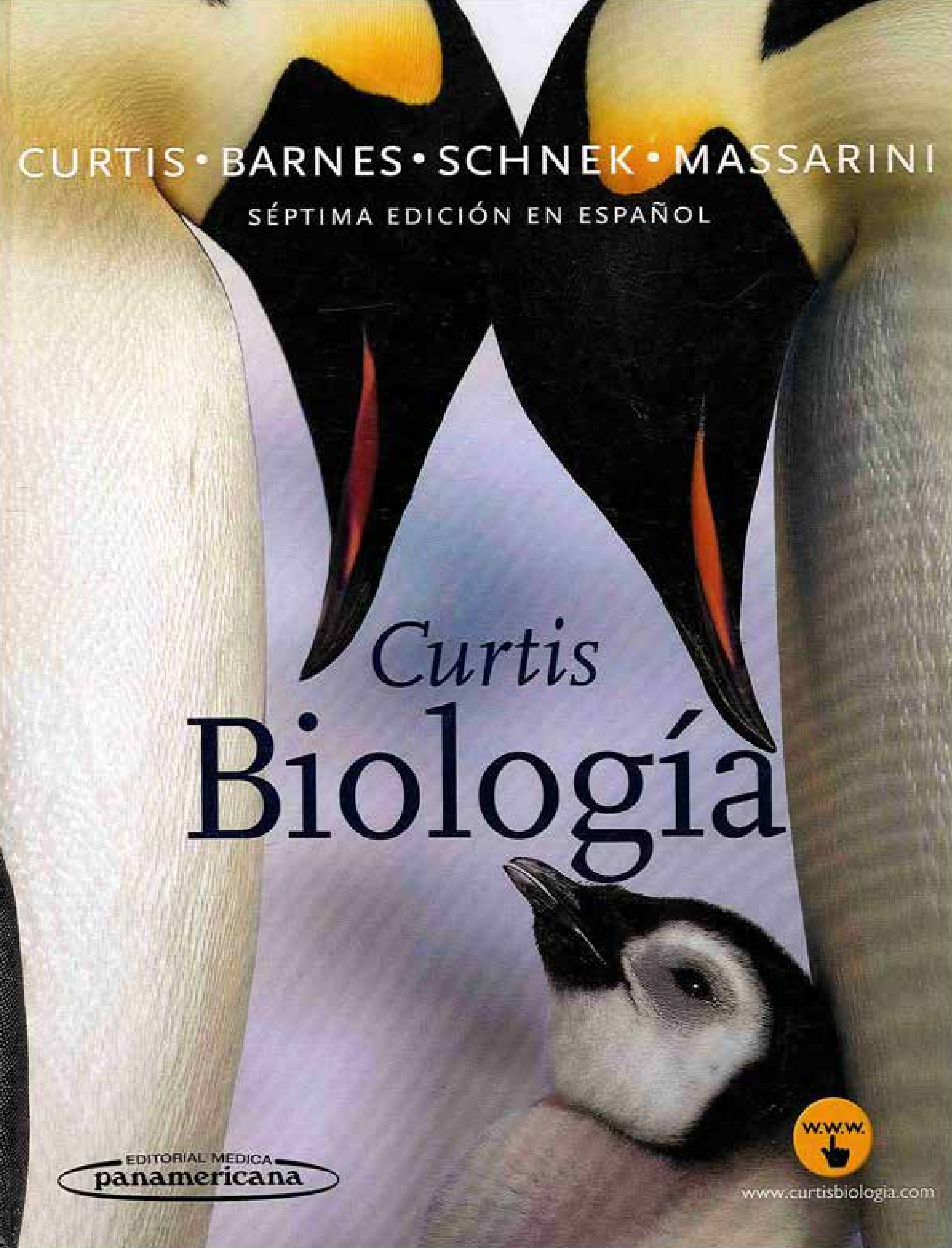
CURTIS • BARNES • SCHNEK • MASSARINI

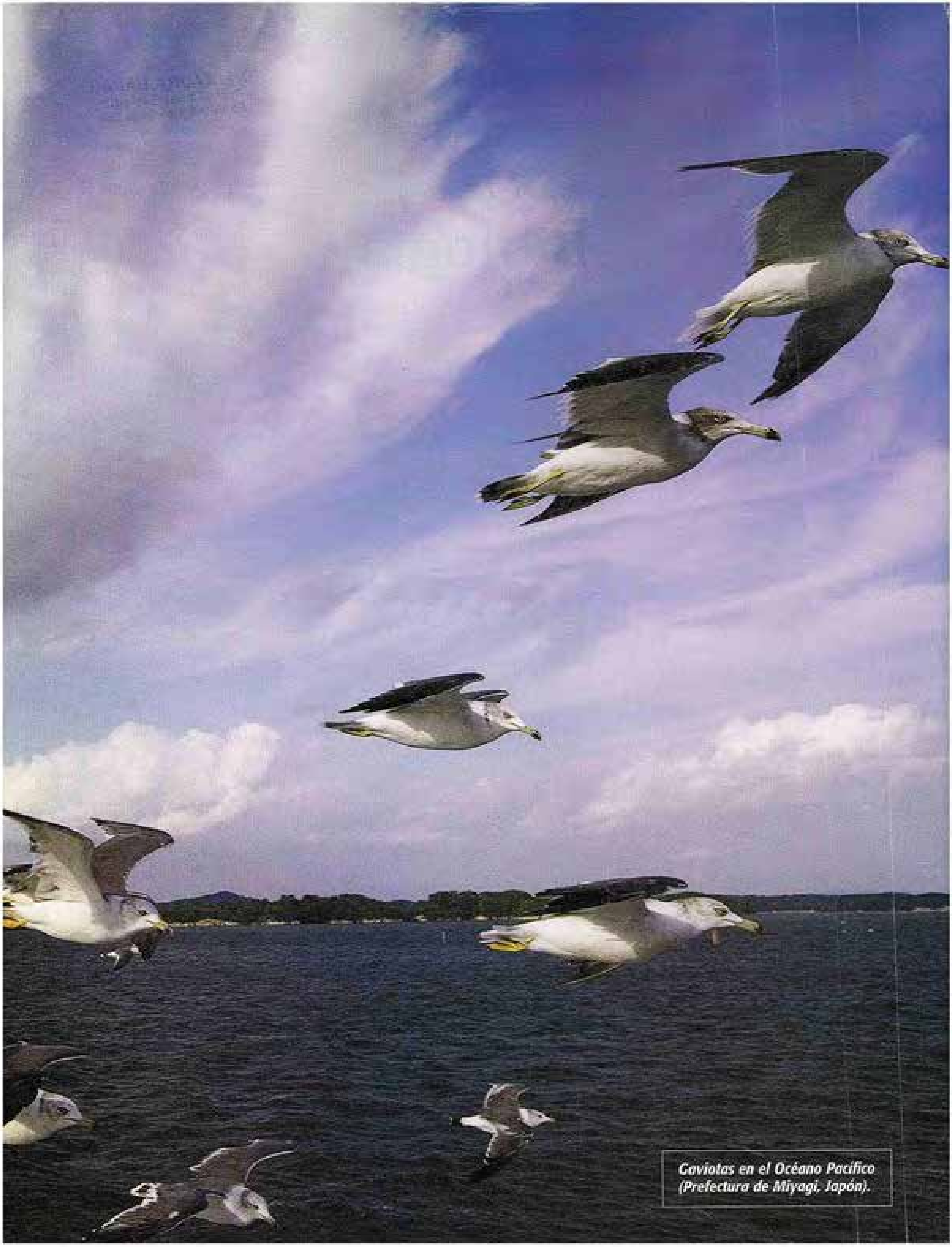
SÉPTIMA EDICIÓN EN ESPAÑOL

Curtis
Biología



EDITORIAL MEDICA panamericana

www.curtisbiologia.com



Gaviotas en el Océano Pacífico (Prefectura de Miyagi, Japón).

Curtis
Biología

7ª edición en español

Helena Curtis
N. Sue Barnes
Adriana Schnek
Alicia Massarini

Adriana Schnek
Licenciada en Ciencias Biológicas, Universidad de Buenos Aires
Master en Epistemología e Historia de la Ciencia, Universidad Paris VII, Francia

Alicia Massarini
Doctora en Ciencias Biológicas, Universidad de Buenos Aires
Investigadora del CONICET. Docente de la Universidad de Buenos Aires

EDITORIAL MEDICA panamericana

BUENOS AIRES - BOGOTÁ - CARACAS - MADRID - MÉXICO - PORTO ALEGRE
e-mail: info@medicapanamericana.com
www.medicapanamericana.com

Biología
2008 - 7ª edición en español
Directoras
ADRIANA SCHNEK
ALICIA MASSARINI
Basada en la 6a edición en español, © 2000, Editorial Médica Panamericana



Ilustración de cubierta
Pareja y cría de pingüino emperador *(Aptenodytes forsteri)*. En otoño, los pingüinos emperador en edad reproductiva inician un viaje desde el océano hacia el interior de la Antártida donde buscan pareja, se reproducen y anidan. Ambos progenitores realizan alternativamente largos viajes en busca de alimento para la cría.

EDITORIAL MEDICA panamericana

Visite nuestra página web:
http://www.medicapanamericana.com

ARGENTINA
Marcelo T. de Alvear 2145
(C1122AAG) Buenos Aires, Argentina
Tel.: (54-11) 4821-5520 / 2066 / Fax (54-11) 4821-1214
e-mail: info@medicapanamericana.com

COLOMBIA
Carrera 7a A Nº 69-19 - Santa Fe de Bogotá D.C., Colombia
Tel.: (57-1) 345-4508 / 314-5014 / Fax: (57-1) 314-5015 / 345-0019
e-mail: infomp@medicapanamericana.com.co

ESPAÑA
Alberto Alcocer 24, 6º (28036) - Madrid, España
Tel.: (34) 91-1317800 / Fax: (34) 91-1317805 / (34) 91-4570919
e-mail: info@medicapanamericana.es

MÉXICO
Hegel Nº 141, 2º piso
Colonia Chapultepec Morales
Delegación Miguel Hidalgo - C.P. 11570 -México D.F.
Tel.: (52-55) 5262-9470 / Fax: (52-55) 2624-2827
e-mail: infomp@medicapanamericana.com.mx

VENEZUELA
Edificio Polar, Torre Oeste, Piso 6, Of. 6 C
Plaza Venezuela, Urbanización Los Caobos,
Parroquia El Recreo, Municipio Libertador, Caracas
Depto. Capital, Venezuela
Tel.: (58-212) 793-2857/6906/5985/1666 Fax: (58-212) 793-5885
e-mail: info@medicapanamericana.com.ve

ISBN: 978-950-06-0334-8

IMPRESO EN CHILE

Biología / Helena Curtis...[et al.]; ilustrado por Pablo Bolaños; Juan Aráoz; Verónica Behrens. - 7ª ed. - Buenos Aires: Médica Panamericana
1160 p.; 28x22 cm.

ISBN 978-950-06-0334-8

1. Biología. I. Curtis, Helena II. Bolaños, Pablo, ilus. II. Aráoz, Juan, ilus. III. Behrens, Verónica, ilus.
CDD 570

Esta edición se terminó de imprimir y encuadernar en el mes de enero de 2008
en los talleres de RR Donnelley Chile, Ltda
Antonio Escobar Williams 590,
Cerrillos, Santiago de Chile

Dedicatoria

A Helena Curtis (1923-2005)
Por haber sentado las bases de esta obra.

Prefacio

La biología, un objeto de estudio complejo

Por muchas razones, la biología, no deja de sorprendernos. Por un lado, dado que su objeto de estudio es complejo y diverso, el conocimiento biológico se organiza en diferentes ramas, cada una de las cuales se sustenta en marcos conceptuales, modelos y procedimientos específicos, que divergen y se especializan crecientemente. Pero al mismo tiempo, a medida que se profundiza el conocimiento en las distintas especialidades que constituyen esta disciplina –ecología, fisiología, genética, evolución, entre otras–, se pone de manifiesto la importancia de considerar y comprender cómo los diferentes niveles de análisis se articulan y se superponen. Una aproximación significativa a la biología actual requiere el abordaje de sus conceptos de manera interrelacionada, teniendo en cuenta que aunque se fragmenten a los efectos de su estudio, los sistemas biológicos conforman un todo integrado, lo cual obliga a tratar cada contenido en forma integral, tratando de incorporar la mayor cantidad de elementos que contribuyan a construir y contextuar cada tema. Del mismo modo, cada vez resulta más claro que, dado que los modelos y explicaciones de la ciencia no son dogmas ni verdades absolutas, sino construcciones provisionales que deben considerarse críticamente, es necesario abandonar las lecturas lineales e incorporar sus distintas dimensiones: su historia, sus procedimientos, su relación con la sociedad.

La biología y su permanente cambio

La biología es en la actualidad una de las ciencias más dinámicas y pujantes. El conocimiento acerca del mundo biológico se modifica y se enriquece a un ritmo extraordinario. Es una disciplina en pleno movimiento, que constantemente plantea nuevas preguntas y genera nuevos enfoques.

Semana tras semana, cientos de publicaciones científicas impactan con sus titulares: se ha descubierto un nuevo detalle del mecanismo de transformación de una célula sana en tumoral, se ha comprendido una etapa más de la cascada de eventos por la cual una célula indiferenciada pasa a ser un individuo complejo, se ha arribado a una nueva hipótesis sobre el establecimiento de la memoria y el aprendizaje, se ha dilucidado un nuevo "truco" por el cual el virus causante del SIDA ingresa en las células del sistema inmunitario.

A diario se describen especies nuevas y se registra con gran aflicción la desaparición de muchas otras conocidas; continuamente se desentrañan nuevas relaciones entre los individuos que forman las comunidades y con frecuencia se revelan parentescos insospechados entre las diferentes especies que habitan nuestro planeta. De esta manera, el árbol del conocimiento biológico no deja de "agitar" sus ramas. En ocasiones, esas ramas en movimiento sacuden a las demás y muchas veces los resultados de nuevas investigaciones plantean problemas que obligan a los biólogos a redefinir el marco teórico preexistente y, en algunos casos, a reestructurar los límites de las ramas de esta ciencia.

Estos cambios, sin embargo, se mantienen articulados por un eje unificador de gran significación: la teoría de la evolución, que constituye el principal marco teórico de la biología contemporánea. Este enfoque permite superar las descripciones estáticas y fragmentadas, posibilita interpretar los procesos y los patrones biológicos en diferentes escalas espaciales y temporales y permite concebir la diversidad de la vida como el resultado de su historia, todo lo cual contribuye a dimensionar el lugar que el ser humano tiene en la naturaleza.

El ritmo acelerado del cambio en el conocimiento biológico, además, tiene un impacto profundo en nuestras vidas. La investigación biológica no sólo ha dotado a nuestra especie de la capacidad de comprender fenómenos asombrosos, sino también del alarmante poder de modificar el planeta en el que vivimos, en ocasiones, en forma irreversible y en detrimento de muchas formas de vida, incluida la nuestra. En esta época, reflexionar sobre estos aspectos es fundamental.

Equilibrar "lo viejo y lo nuevo"

En nuestra tarea de actualizar un texto como *Biología* nos hemos enfrentado con grandes desafíos. El primero de ellos fue dar cuenta de algunos de los grandes problemas que en el presente llevan a redefinir con mayor o menor profundidad los marcos conceptuales de diferentes ramas de la biología. La importancia relativa de estos cambios se puso de manifiesto a la hora de establecer un índice general. El siguiente desafío fue

el de incorporar una parte del torrente de nuevos descubrimientos, hipótesis y debates –que con frecuencia llevan a reformular o resignificar conceptos previamente definidos– sin comprometer la presencia de aquellos contenidos que constituyen las bases necesarias para comprender los fundamentos de la biología, es decir, una vez más, debimos abocarnos a la delicada tarea de intentar equilibrar "lo viejo y lo nuevo". Más grande aún es otro desafío: el de analizar críticamente el valor de las novedades científicas, algunas de las cuales forman parte de líneas de investigación que luego quedan truncas o plantean problemas que la comunidad científica desestima al poco tiempo de formularse. Por ello, en cada edición debemos ser cautelosos a la hora de incorporar las novedades de último momento.

A la luz de los nuevos temas y enfoques seleccionados, de las controversias y de los debates, hemos revisado y reelaborado cada capítulo y cada sección. Al mismo tiempo, al organizar y desarrollar los temas, debimos optar por algunas de las muchas concepciones que coexisten acerca del modo de abordar y comunicar con un enfoque didáctico el conocimiento biológico, en detrimento de otras. Esta elección no fue arbitraria, pero no excluye que otras concepciones, diferentes de las que hemos privilegiado, también sean válidas. A la hora de seleccionar los temas para incorporar en esta nueva edición, una vez más hemos tenido en cuenta su relevancia, su capacidad de ilustrar principios biológicos básicos y su importancia como parte necesaria de la cultura general de un ciudadano, privilegiando la idea de que actualmente la apropiación social del conocimiento científico es una necesidad de primer orden para la toma informada de importantes decisiones personales y colectivas que no pueden quedar sólo en manos de especialistas. También hemos considerado su inherente atractivo para aquellas personas que se acercan por primera vez a la biología. Pero sobre todo, como es tradición en esta obra, hemos tratado de sentar cimientos firmes sobre los cuales el lector pueda construir su conocimiento biológico.

Eje evolutivo

El eje principal de *Biología* sigue siendo, como lo fue desde sus comienzos, la evolución que, como vimos, es el hilo conductor que estructura toda la biología contemporánea. En torno de ese eje se organizan la Introducción y las ocho secciones que componen el libro.

Estructura general de la obra y principales novedades de esta edición

Introducción

En ella se realiza un breve recorrido por la historia de la biología. Esto llevó a diferenciar el ordenamiento cronológico del ordenamiento lógico de esta disciplina. A lo largo de la obra se privilegia un ordenamiento lógico, que permite construir los conceptos en forma paulatina, en la medida en que ciertos temas sientan la base para otros. Pero, de alguna manera, la historia de las ideas siempre está presente a lo largo de los capítulos y sus vicisitudes ponen de manifiesto que la biología, como toda ciencia, no es un producto acabado. La comprensión de la génesis de las ideas permite acercarse a los conceptos de modo crítico, principalmente cuando se comprueba que prácticamente no hay verdades absolutas y que varios conceptos cambiaron a lo largo del tiempo, algunos caducaron mientras que otros aún perduran. Así, la biología es una ciencia en permanente construcción en la que muchas preguntas se contestaron, otras se reemplazaron y unas cuantas siguen abiertas. Al final de la Introducción se profundiza sobre el aspecto dinámico de la biología y se invita al lector a discutir acerca de la naturaleza de la ciencia y del quehacer de los científicos.

Sección 1. La unidad de la vida

Esta sección se inicia con un tema en el que confluyen todas las preguntas: el comienzo de la vida. En el capítulo destinado a este tema (cap. 1) se han actualizado las hipótesis y los debates que giran alrededor del origen de las primeras células. A continuación (cap. 2) se ingresa en el microcosmos de la célula comenzando con su organización general. En el capítulo 2 se

ha incorporado un ensayo relacionado con los instrumentos y los procedimientos que permiten observar la célula con mayor detalle. En el recorrido hacia el interior celular (cap. 3) se discuten los mecanismos que regulan el pasaje de sustancias a través de las membranas celulares.

Nuevo capítulo: el capítulo 3 se ha reformulado completamente para esta edición de acuerdo con el conocimiento actual de los procesos fisicoquímicos involucrados en este nivel. Así, los conceptos incorporados constituyen los cimientos para los capítulos de fisiología de plantas y animales que se encuentran en las Secciones 6 y 7. El análisis de las bases fisicoquímicas de los seres vivos se desarrolla a lo largo de toda la sección y en los Apéndices 1 y 2, por lo cual no está restringido a los primeros capítulos, como lo estaba en ediciones anteriores. A diferencia de las ediciones precedentes, el papel de la energía en el mundo vivo se discute en esta primera sección para otorgar unidad a la compresión de la organización y el metabolismo de las células. Así, el capítulo destinado a Metabolismo y energía (cap. 4) se ha reformulado completamente con la incorporación del análisis bien detallado de los conceptos fisicoquímicos necesarios para profundizar la comprensión de los mecanismos y los procesos metabólicos.

Sección 2. Genética: las bases celulares y químicas de la herencia

Sección 3. Los genes en acción: estructura, expresión y control de la información genética

Una vez establecidas las bases necesarias para comprender la estructura y la función de las células, se desarrollan los mecanismos de la herencia (Sección 2) y la estructura, la expresión y el control de la información genética (Sección 3). Estas secciones son las que más se han modificado. Esto no resultará sorprendente; la genética, junto con la biología molecular y celular, es una de las ramas de la biología que más se agitan. Estas secciones también experimentaron una gran reorganización: se han fusionado los capítulos referidos a los procesos de mitosis y meiosis (cap. 7, La reproducción celular) y los capítulos introductorios de genética (cap. 8, Los experimentos de Mendel y el nacimiento de la genética) para dar mayor unidad a estos temas. Se han desarrollado con mayor profundidad temas específicos como la regulación del ciclo celular, el desarrollo del cáncer, el control de la transcripción, la clonación y la producción de animales transgénicos. Una vez más, se ha revisado el estado actual de la discusión en torno del concepto de gen y se han introducido conceptos nuevos, entre ellos los de transcriptoma y proteoma. A la vez, se ha agregado una comparación entre algunos de los genomas que se secuenciaron y mapearon más recientemente, entre varios otros temas de actualidad. El capítulo sobre ingeniería genética (cap. 14) también experimentó importantes y numerosas revisiones y se han agregado algunas de las tantas discusiones de actualidad relacionadas con el desarrollo de la biotecnología moderna. El capítulo sobre genética humana (cap. 16) se modificó ampliamente, ya que se abordan las relaciones entre la genética, la medicina y algunos aspectos sociales.

Nuevos capítulos: se agregaron los capítulos 12 y 15. El primero gira sobre la comunicación celular que aborda el análisis de las diferentes modalidades en que se produce este fenómeno y el segundo trata las bases genéticas del desarrollo.

Sección 4. Evolución

Si bien la evolución de la vida está presente a lo largo de todo el texto, en esta sección se profundizan los conceptos y los modelos de la biología evolutiva, ya que resulta necesario presentar previamente las bases biológicas generales para luego introducir las bases genéticas de la evolución y los procesos de cambio. Asimismo, se han reorganizado los temas con fines didácticos de modo que los aspectos históricos que llevaron a la construcción de la teoría de la evolución abren la sección y los procesos del cambio evolutivo ocupan un nuevo capítulo, a continuación de las bases genéticas de la evolución. Se realizaron cambios en la presentación de la historia del pensamiento evolutivo, con énfasis en los aspectos culturales y filosóficos relacionados con las diferentes aproximaciones a este problema. Se profundizaron de una manera articulada los conceptos fundamentales de la teoría de la genética de poblaciones con el objeto de introducir de manera consistente el principio de Hardy-Weinberg y las ecuaciones básicas del funcionamiento de una población ideal. En relación con la medición de la variación genética, se incorporaron de una manera general los desarrollos más recientes de la genética molecular de poblaciones. Esto último permitió sustentar con mayor solidez las ideas básicas de la teoría neutralista de la evolución. En cuanto a los procesos microevolutivos, se definieron más rigurosamente algunos conceptos mientras que se incorporaron otros sobre la base de los nuevos conocimientos generados desde la edición anterior y se incluyeron nuevos ejemplos. Los modelos de especiación se actualizaron con la incorporación de los últimos desarrollos en la genética de la especiación.

Nuevo capítulo: se agregó el capítulo 21 referido a macroevolución en el que se destacan conceptos que permiten comprender los fundamentos de la controversia entre macroevolución y microevolución. Finalmente, en el capítulo de evolución de los homínidos se retoman las novedades incorporadas en los capítulos anteriores y las integra en el análisis de este caso especialmente ilustrativo. Al mismo tiempo, incorpora las principales novedades que los hallazgos de nuevos fósiles y los estudios moleculares aportan a la comprensión de la evolución de este

grupo. Se han introducido también discusiones candentes, como la que cuestiona la idea de la existencia de razas humanas.

Sección 5. La diversidad de la vida

Una vez establecidas las bases evolutivas, se aborda la vasta diversidad de los seres vivos. Se ha reformulado esta sección en su totalidad a la luz de las hipótesis filogenéticas más aceptadas en la actualidad y se han organizado los capítulos de modo consistente con las visiones sistemáticas actuales. De esta manera, la diversidad de la vida ha quedado vinculada con su historia evolutiva, el eje central alrededor del cual se presenta cada grupo de organismos. Necesariamente se debió reducir la discusión sobre las características particulares de cada grupo para centrar la atención en una visión filogenética global. El capítulo 24, dedicado a los procariontes (Archaea y Bacteria) se organiza en torno de la versatilidad metabólica y de la actividad de los microorganismos en relación con las condiciones de la biosfera actual. En el capítulo 25, dedicado a los tradicionalmente conocidos como protistas, se revalorizó y amplió la presentación de la teoría de la endosimbiosis. Como muestra de la amplia radiación adaptativa, se resaltó la importancia ecológica de algunos protistas como base de redes tróficas, principalmente acuáticas, y como patógenos de plantas y animales, incluido el hombre.

Sección 6. Biología de los animales

En esta sección se presentan en forma comparada algunos aspectos relevantes de la fisiología y la anatomía animal para luego centrar el tema específicamente en la especie humana. Los capítulos referidos a la respuesta inmunitaria, el sistema nervioso, la reproducción y el desarrollo embrionario son los que más se han modificado, al incorporar algunos de los resultados más recientes. Se han incluido conceptos de actualidad como los de ingeniería de tejidos y *stem cells* (cap. 30) y clonación (cap. 41). En el capítulo 31 (El sistema nervioso: estructura y función) se revisaron los conceptos relacionados con la organización del sistema nervioso en vertebrados y con las bases electroquímicas de la señalización nerviosa. En el capítulo 32 (Procesamiento sensorial y respuesta motora) se incluyeron nuevos conceptos sobre fisiología sensorial. En el capítulo 33 (Procesamiento de la información) se redefinieron y actualizaron algunos conceptos: las regiones de la corteza cerebral, el procesamiento subcortical (formación reticular, conciencia-atención y ciclo vigilia-sueño) y funciones cerebrales superiores humanas, entre otros. En los capítulos siguientes se actualizaron los mecanismos fisiológicos que son la base del control y la regulación de los diferentes sistemas de los animales. En el capítulo 38 (Tasa metabólica y regulación térmica) se introdujo un nuevo criterio para la clasificación de los organismos según sus respuestas metabólicas ante cambios de la temperatura ambiente, en concordancia con el criterio utilizado para definir las estrategias de respuesta de los organismos frente a la variación de otros factores ambientales. En el capítulo 40 (La respuesta inmunitaria) se incorporó una breve reseña de los antecedentes de la inmunología moderna y su contexto histórico. Entre los conceptos introducidos se destaca el de especificidad de la respuesta inmunitaria innata debida a la presencia en las membranas celulares de receptores para el reconocimiento de patrones moleculares. Asimismo, se ampliaron conceptos relacionados con el papel de las moléculas de histocompatibilidad en la presentación antigénica a fin de incluirlos en el contexto fisiológico de las respuestas inmunitarias e integrarlos como elemento esencial en la interacción entre células que participan de la respuesta inmunitaria.

Sección 7. Biología de las plantas

Esta sección está dedicada a la estructura y la fisiología vegetal. Aquí también se han reorganizado los capítulos con fines didácticos. Se han incorporado y actualizado conceptos relacionados con el control genético de distintos aspectos del desarrollo vegetal, como la diferenciación del meristema floral y procesos fisiológicos como la dormición. Se ha profundizado además en el fascinante funcionamiento de los fotorreceptores.

Sección 8. Ecología

En esta sección se aborda el estudio del planeta como un sistema dinámico, en el cual interactúan seres vivos con su entorno físico, transformándolo y a su vez cambiando ellos mismos. Se analiza la complejidad de los ecosistemas con énfasis en la necesaria interacción entre las ciencias biológicas y las ciencias de la Tierra y la atmósfera, de modo que lleve al lector a comprender que el estudio del funcionamiento de los ecosistemas y su persistencia requiere enfoques holísticos que integren diferentes disciplinas y escalas de percepción de los procesos que allí ocurren. Los flujos de energía y los ciclos de la materia son los principales actores. Al mismo tiempo, se considera que la ecología como ciencia no sólo da cuenta de la comprensión de los sistemas naturales, sino que se constituye en una base para poder definir pautas de uso del medio natural que garanticen una calidad de vida adecuada y que al mismo tiempo sean compatibles con la conservación de la biodiversidad y las funciones esenciales de los ecosistemas del planeta. En esta edición se incluyen nuevos ejemplos, análisis de casos y fotos de América latina referidos a las particularidades de sus biomas.

Nuevo capítulo: se ha agregado el capítulo 51 que aborda problemáticas ambientales relevantes que involucran problemas globales de gran significación social.

Nuevos recursos didácticos

En esta edición se han incluido nuevas herramientas para facilitar la lectura y comprensión de los conceptos.



Navegador

Al principio de cada capítulo se incluye un índice para indicar al lector la correlación entre la temática tratada en el capítulo y la del resto de la sección.

Frase introductoria

Cada capítulo comienza con una cita que pueda estimular al lector a la reflexión sobre los aspectos más relevantes que se desarrollan en el texto.

Nuevas ilustraciones

Se han renovado muchas de las imágenes originales y se han agregado otras que ilustran los nuevos contenidos.

Se ha actualizado la representación gráfica de varios procesos y estructuras que se describen en el texto. Muchas figuras se han reelaborado y se les han agregado más referencias en su interior para otorgarles un mayor potencial explicativo.

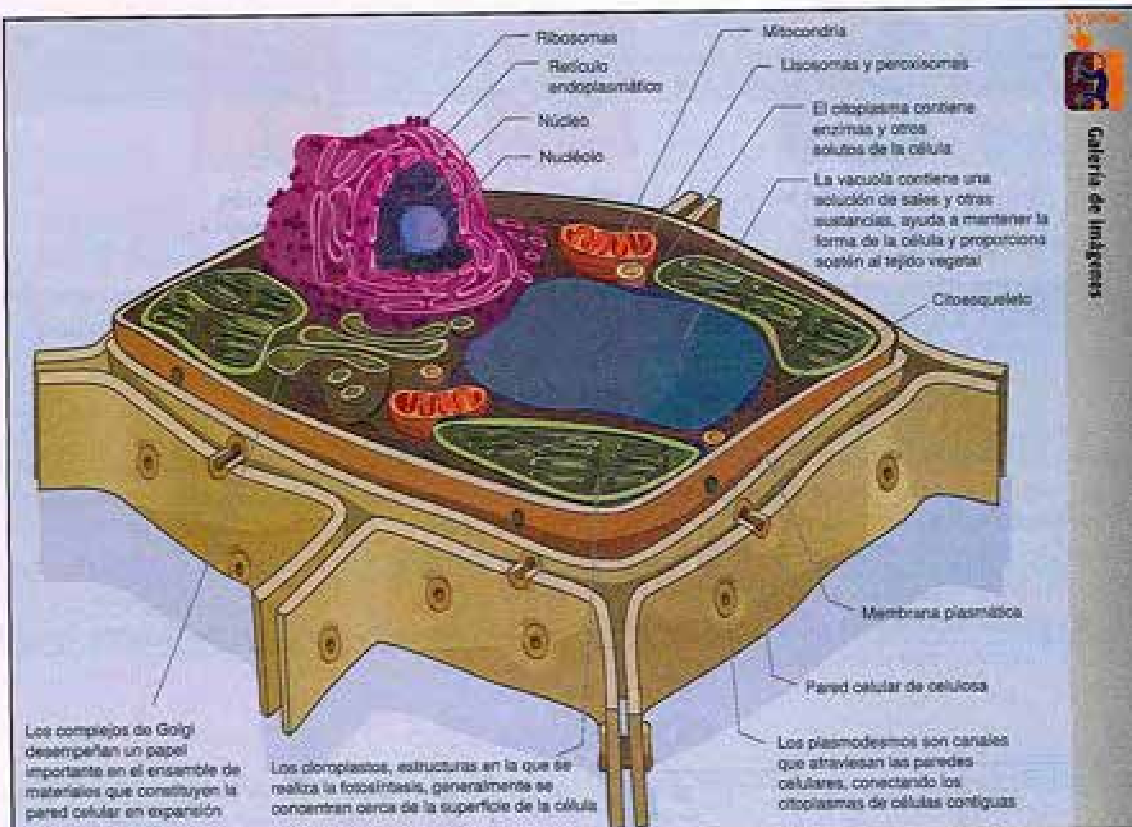


Fig. 2-11. UNA CÉLULA VEGETAL TÍPICA. *Dibujo esquemático del interior y de parte de la superficie con su pared, de una célula vegetal joven interpretado a partir de microfotografías electrónicas y datos bioquímicos.*

Referencias a las figuras

Cada figura se resalta en el texto en color azul, de modo que el lector pueda volver con facilidad al sitio de lectura inmediatamente después de analizar la figura.

plantas comenzaron a suministrar alimento, alojamiento y sitios en los que los animales podían reproducirse, tal como lo siguen haciendo en la actualidad (fig. 44-1).

La impresionante riqueza de especies que caracteriza a las plantas hace imposible abarcar con detalle la descripción de su variabilidad de formas, respuestas fisiológicas y, sin duda, su belleza. En consecuencia, en esta Sección nos concentraremos sólo en el grupo de plantas que evolucionó más recientemente, las angiospermas. Como vimos en el capítulo 26, las gimnospermas constituyen un grupo parafilético; en cambio, el de las angios-

Referencias al sitio web

Todos los materiales relacionados con contenidos del sitio web se indican con las siguientes leyendas e íconos:



Figura interactiva



Figura animada



Figura en la Galería de imágenes



Historia de la Biología



Niveles de organización



Situación problemática

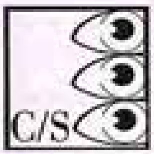
Recuadros y ensayos

A lo largo del libro se incorporan recuadros que complementan algunos de los temas mencionados en el texto. Los ensayos son temas más amplios que los recuadros y pueden leerse independientemente del texto. Muchos ensayos se han actualizado y se han incorporado varios nuevos.

Tanto en los recuadros como en los ensayos el lector encontrará diversas temáticas: procedimientos científicos relacionados con el tema que se aborda en el capítulo, la relación entre el tema tratado y el contexto social actual, una referencia a la historia de la ciencia o bien información adicional que aporta más elementos para la comprensión o la reflexión de los contenidos del capítulo. Estas temáticas se identifican con diferentes íconos:



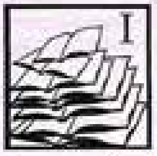
Procedimientos



Ciencia y sociedad



Historia de la ciencia



Para ampliar la información

Recuadro 2-2

¿Citoesqueleto en bacterias?



Las bacterias no presentan un citoesqueleto organizado como las células eucariontes, aunque se han encontrado varias proteínas bacterianas cuya secuencia de aminoácidos es semejante a la actina de los eucariontes. Sin embargo, muchas de estas proteínas tienen una variedad de funciones diferentes, algunas de las cuales no están relacionadas con el citoesqueleto. No obstante, algunas están involucradas en el control de la forma de la célula y se sospecha que son los precursores del citoesqueleto de actina de los eucariontes. Un tipo de proteína bacteriana tiene una secuencia de aminoácidos semejante a la que constituye los microtúbulos, y forma filamentos que participan en la división celular. También puede determinar la forma celular a través de la rigidez mecánica de los filamentos o por medio del ensamblado de nuevos filamentos que presionan contra la membrana.

Ensayo 14-1

El Proyecto Genoma Humano

C/S

A principios de 1990 se dio inicio al Proyecto Genoma Humano. Su meta era determinar la secuencia completa de nucleótidos de los genes del DNA humano e identificar y localizar esos genes en los cromosomas. Este proyecto comenzó con el mapeo de los diferentes genes a través de marcadores que permitieron su localización cromosómica y siguió con su secuenciación. Se estima que existen alrededor de 25.000 genes y se conoce la función de cerca de un tercio.

El proyecto original involucraba un consorcio de unos veinte laboratorios de los Estados Unidos y otros centros de Francia, Alemania y Japón. Sin embargo, la empresa privada Celera, liderada por el estadounidense Craig Venter, decidió encarar el proyecto en forma paralela e independiente del consorcio oficial. La meta original era finali- datos no fueran del todo correctos, pasaban al dominio público. Así se podrían mejorar pero no patentar. Para evitar pugnas mayores, luego de un acuerdo entre los gobiernos de los Estados Unidos e Inglaterra, se anunció la finalización de la secuenciación del genoma humano en junio de 2000. La rivalidad entre ambos grupos, sin embargo, ha provocado una gran serie de mezquindades: promesas incumplidas, alianzas y acusaciones que aún continúan.

Desde algunos sectores científicos se pensó que el análisis detallado de la información genética contenida en nuestros cromosomas podría dar respuesta a interrogantes profundos: ¿Qué caminos tomó la evolución desde que surgió la vida?, ¿cómo se regula la expresión de los genes en los eucariontes?, ¿cuáles son los fenómenos moleculares que subyacen a las enfermedades humanas? Sin embargo, la

En síntesis

Al final de cada capítulo se resumen los temas desarrollados puntualizando los contenidos más importantes.

En síntesis

Se forma la tierra

1. Nadie sabe con exactitud cuándo o cómo comenzó su existencia la célula viva. Las evidencias disponibles sugieren que los precursores de las primeras células surgieron en forma espontánea, mediante el autoensamblaje de moléculas simples.
2. El Universo habría comenzado con una gran explosión o "Big Bang". Antes de esta explosión, probablemente toda la energía y la materia se encontraban en forma de energía pura, comprimida en un punto. Según este modelo, a medida que el Universo se expendió, su temperatura descendió y la energía se fue convirtien- de todos los seres vivos (hidrógeno, oxígeno, carbono y nitrógeno) estaban disponibles en el aire o en el agua. La energía abundaba en forma de calor, rayos, radiactividad y radiación solar. En estas condiciones, en microambientes relativamente protegidos de las severas condiciones ambientales, se habrían formado moléculas de complejidad creciente. La evolución química habría sido seguida por la evolución prebiológica de los sistemas plurimoleculares. La complejidad siguió aumentando y condujo a la aparición de un metabolismo sencillo.
7. En 1953, Stanley Miller aportó las primeras evidencias experimen-

Cuestionario

Luego de la síntesis, el capítulo finaliza con varias preguntas cuyo objetivo es que el lector ponga a prueba los conocimientos adquiridos en el estudio del capítulo correspondiente.

Cuestionario

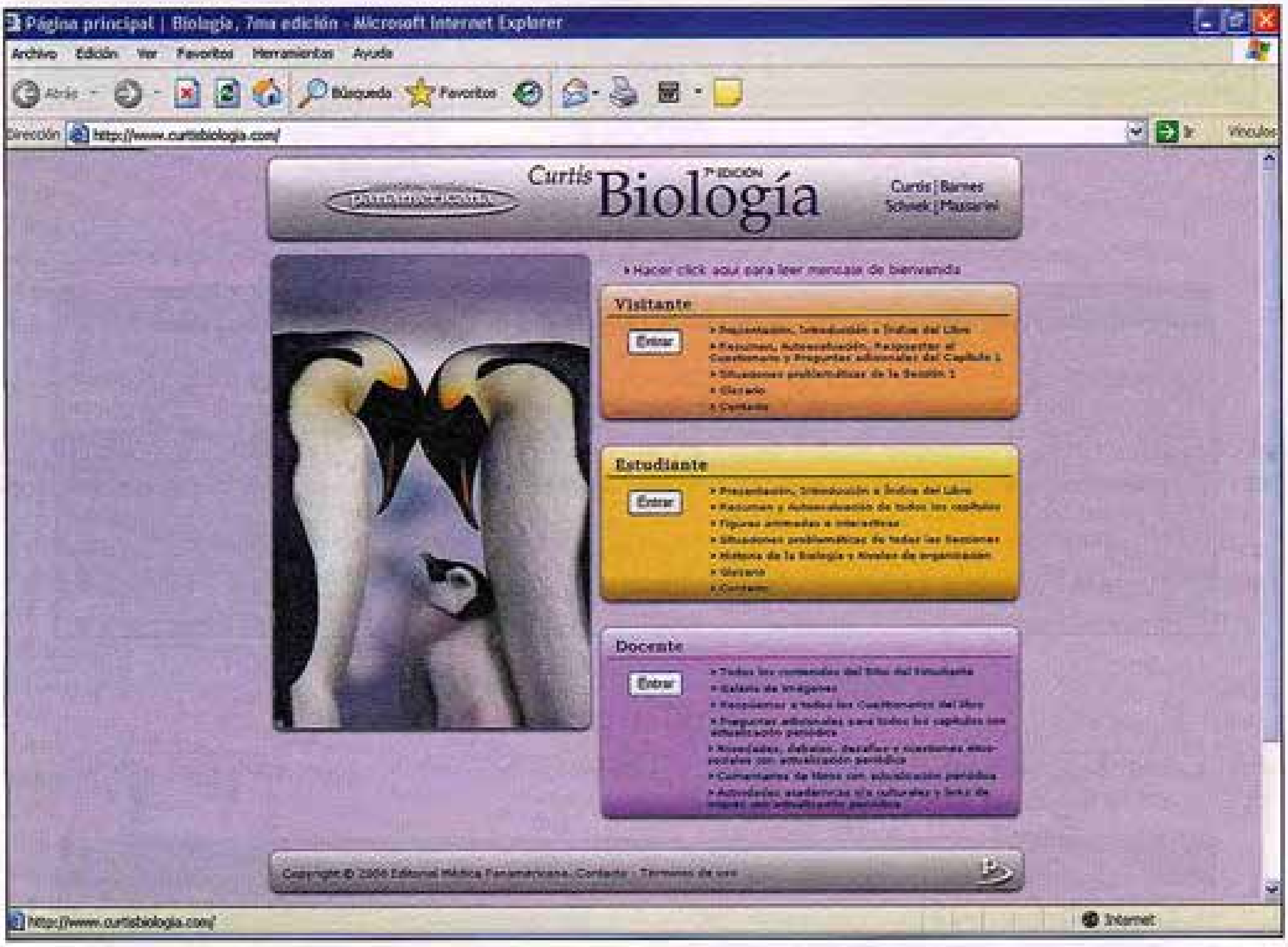
1. En la actualidad varios laboratorios, en distintas partes del mundo, tratan de fabricar nuevas formas de vida microbiana, ensamblando componentes de organismos existentes en la naturaleza o reuniendo componentes especialmente fabricados para este fin. Un ejemplo de este último caso es el de un grupo dirigido por Norman Packard y Steen Rasmussen (Laboratorio Nacional de Los Álamos, Nuevo México). A partir de moléculas orgánicas que ellos mismos han diseñado, estos investigadores intentan crear un ser vivo al que han bautizado el "Bicho de Los Álamos". Packard y Rasmussen afirman que deben proporcionarle al "Bi- *versal Common Ancestor*, "Último Ancestro Universal Común". ¿Cuál de las siguientes afirmaciones sobre LUCA es verdadera?
   a. Fue el primer ser vivo.
   b. Fue el más primitivo de los seres vivos.
   c. En su momento, fue el único ser vivo.
4. ¿Por qué no es posible imaginar un escenario para el origen de la vida sin fuentes de energía?
5. Aunque hay cierta incertidumbre acerca de los gases que constituyeron la primitiva atmósfera terrestre, hay acuerdo general en que el oxígeno libre no era uno de ellos. ¿Por qué?

Glosario

Al final del libro se presenta un extenso glosario con la definición y la etimología de más de 1.100 términos importantes de la biología.

Sitio web complementario

La obra se complementa con el sitio web *www.curtisbiologia.com* en el que se presentan variadas herramientas adicionales que enriquecen los contenidos del texto. Los recursos en Internet, gracias a las posibilidades que ofrece ese medio, permitirán al estudiante abordar esta disciplina en forma más amena, acceder a nuevos enfoques didácticos y profundizar así el aprendizaje de la biología. El sitio aporta también materiales para el docente, quien tendrá acceso a todos los recursos del estudiante, pero dispondrá además de otras herramientas que facilitarán su práctica educativa cotidiana.



Recursos para el estudiante

Resumen de capítulos
Una síntesis con los conceptos más relevantes de cada capítulo y una selección de imágenes y enlaces al glosario.

Figuras animadas
Atractivas figuras con movimiento que explican con claridad procesos o cambios de estado a lo largo del tiempo.

Autoevaluación
Diferentes herramientas (Preguntas de elección múltiple, Ejercicios y Figuras interactivas) para evaluar la comprensión de cada capítulo.

Situaciones problemáticas
Problemas en varias etapas, relacionados con cada sección de la obra, con animaciones que ponen a prueba la adquisición de los contenidos.

Historia de la biología
Hitos en la historia y línea de tiempo que presenta eventos o momentos clave en la historia de la biología a través de siete temas centrales.

Niveles de organización
Los diferentes niveles en que se organiza la materia con figuras ilustrativas de cada nivel.

Glosario
Listado completo con las definiciones de términos importantes de la biología y enlaces a esta definición cada vez que los términos aparecen en otros contenidos del sitio.

Recursos para el docente

Galería de imágenes
Figuras seleccionadas de cada capítulo que pueden utilizarse para hacer diapositivas.

Respuestas al cuestionario del libro
Respuestas a las preguntas de los cuestionarios de cada capítulo.

Cuestionario adicional y sus respuestas
Preguntas adicionales al cuestionario de cada capítulo con actualización semestral.

Novedades, debates, desafíos y cuestiones ético-sociales
Artículos con temas actuales de interés, con actualización periódica.

Comentario de libros
Relato de libros de biología, actuales o clásicos, con actualización periódica.

Actividades académicas y culturales
Encuentros, congresos y otras actividades culturales relacionadas con la biología o temas afines, con actualización periódica.

Enlaces de interés
Enlaces a sitios relacionados con la biología, con actualización periódica.

Agradecimientos

Para llevar a cabo la tarea de actualizar *Biología* hemos contado con el impulso y el apoyo de Editorial Médica Panamericana a través de Hugo Brik, Daniel Brik y Fernando Norbis. Horacio Argente y Alejandro Maveroff también fueron interlocutores muy importantes y aportaron una gran ayuda y sugerencias útiles en todas las etapas. Ha sido valiosa además la colaboración de Silvio Paradiso en los aspectos contractuales, y la de Pablo Pecorelli y en especial la de Ulises Lamborghini quienes nos ayudaron a atravesar las innumerables etapas que conforman el proceso de edición. Agradecemos también la asistencia permanente de Flavia Vallejos, María Valeria Godard y todo el resto del equipo editorial.

En la preparación del libro también intervinieron muchos profesionales, en su mayoría profesores e investigadores en diversas áreas de las ciencias biológicas, cuyos nombres e instituciones de pertenencia enumeramos a continuación. Sus aportes fueron enormemente ricos y las largas y valiosas discusiones que mantuvimos con ellos han sido fundamentales para la selección del material.

En el transcurso del largo proceso de elaboración de *Biología* hemos contado con el respaldo permanente de colegas, amigos y familiares que, sin ser parte del equipo, siguieron de cerca nuestra tarea. Ellos fueron testigos de los desafíos a los que nos enfrentamos a diario durante tantos meses y de la gran satisfacción de ver publicada esta obra tan querida.

Por último, agradecemos los comentarios y las críticas de los lectores, incluidos alumnos, docentes e investigadores, quienes directa o indirectamente nos alientan para continuar con la permanente tarea de actualización y reformulación de la obra.

Una vez más queremos agradecer a N. Sue Barnes quien junto a Helena Curtis ha sentado las bases de esta preciada obra. La semilla que han sembrado a lo largo de las 5 primeras ediciones ha crecido y ha dado nuevos frutos.

Adriana Schnek y Alicia Massarini

Colaboradores

Investigadores y profesores que participaron en la actualización, revisión y elaboración de los capítulos de la 7ª edición de *Biología*

Prof. Claudio Alonso (University of Cambridge, United Kingdom)*
Dra. Gabriela Amadeo (UBA, CONICET)*
Ing. Agr. M. Sc. Adriana Bartola (UBA)
Dr. Andrés Bercovich (Bio Sidus S.A.)
Dra. Marta Cabello (CICBA, Instituto Spegazzini, UNLP)
Dr. Aníbal Carballo (UBA, CONICET)
Dr. Eduardo Ceccarelli (UNR, CONICET)
Dr. Claudio Cervino (UM)
Dr. Alejandro Colaneri (NIEHS North Carolina, USA)
Dr. Fabián Crespo (University of Louisville, USA)
Dr. Jorge Crisci (Museo de La Plata)
Dra. Cora Cymering (UBA, CONICET)*
Dra. Alejandra Cherñavsky (UBA, CONICET)
Dr. Nelson Dusetti (INSERM, Francia)
Dra. Dina Foguelman* (ex UBA)
Dr. Guillermo Folguera (UBA)
Dr. Adonis Giorgi (UNLu, CONICET)
Dr. Luis González Flecha (UBA, CONICET)*
Lic. Elizabeth González Urda (UBA, ISFT Nº 22) *
Dr. Esteban Hasson (UBA, CONICET)
Dr. Norberto Iusem (UBA, CONICET)
Dra. Diana Jerusalinsky (UBA, CONICET)
Dra. Patricia Kandus (UBA)
Dra. Diana Kirilovsky (CNRS/CEA, Francia)
Dra. Lilia Lauria (UBA)
Dra. Fabiana lo Nostro (UBA, CONICET)
Dr. Alejandro Marileñarena (CIC, Buenos Aires)
Dra. Adali Pecci (UBA,CONICET) *
Dr. Victor Penchaszadeh (Universidad de Columbia, New York, y OPS, Buenos Aires)
Dra. Paula Posadas (CONICET, UNLP)
Lic. Diego Presman (UBA, CONICET)
Dr. Enrique Rodríguez (UBA, CONICET)
Dra. Juliana Sesma (University of North Carolina, USA)
Dr. Roberto Tortosa (UBA, CONICET)
Dr. Sergio Vizcaíno (UNLP, CONICET)
Dr. Marcelo Yanovsky (IFEVA, CONICET)

* Los siguientes investigadores realizaron nuevos capítulos:
Dres. Gabriela Amadeo y Luis González Flecha: cap. 3.
Dra. Adali Pecci y Dra. Cora Cymering: cap. 12.
Dr. Claudio Alonso: cap. 15. Los contenidos de este capítulo están inspirados en discusiones con muchos de sus colegas en la Universidad de Cambridge (Reino Unido), en particular con el Profesor Michael Akam.
Dra. Dina Foguelman y Lic. Elizabeth González Urda: cap. 51.

Investigadores y profesores que confeccionaron nuevos ensayos

Dra. Gabriela Amadeo (UBA, CONICET) y Dr. Luis González Flecha (UBA,-CONICET): Comportamiento oscilatorio del calcio intracelular (cap. 3).

Dr. Raúl Alzogaray (Centro de Investigaciones de Plagas e Insecticidas CITEFA/CONICET): Depredación y parasitismo: armas naturales para el control biológico de insectos (cap. 47).

Prof. Dr. Pablo Argibay (Instituto de Ciencias Básicas y Medicina Experimental, Hospital Italiano de Buenos Aires): Medicina regenerativa, ingeniería de tejidos y *stem cells* (cap. 30).

Dr. Lino Barañao (UBA, CONICET): Clonación.

Dr. Andrés Bercovich (Bio Sidus S.A.): El Proyecto Genoma Humano (cap. 14).

Prof. Rodolfo Coria (Museo Carmen Funes - Secretaría de Estado de Cultura de Neuquén, CONICET): Dinosaurios de la Patagonia: una pieza clave para reconstruir la historia del linaje (cap. 21).

Dr. Aníbal Carballo (UBA, CONICET) y Dra. Patricia Kandus (UBA): Dinámica de parches. ¿Competencia y depredación conducen siempre a un mismo resultado? (cap. 48).

Dr. Claudio Cervino (UM): ¿Se puede regenerar el sistema nervioso?; Percepción, ilusiones y alucinaciones; Rita Levi-Montalcini: biografía de una mujer con "factor de crecimiento" (cap. 33).

Dr. Alejandro Colaneri (NIEHS North Carolina, USA): Las redes metabólicas y las nuevas tecnologías (cap. 4).

Dr. Hernán Dopazo (CIPF, España) y Dra. Romina Piccinali (UBA, CONICET): Algunos elementos con los que se construye un cladograma (cap. 23).

Dr. Nelson Dusetti (INSERM, Francia): El cáncer: células en división desenfrenada (cap. 7); El desarrollo tumoral y las herramientas terapéuticas de la medicina moderna (cap. 16).

Dr. Diego Golombek (UNQ, CONICET): Detrás de todo gran descubrimiento... Rosalind Franklin y la estructura del DNA (cap. 9).

Dra. Dina Foguelman (ex UBA) y Lic. Elizabeth González Urda (UBA, ISFT N° 22): El problema del agua; La globalización de la biota (cap. 51).

Dr. Nicolás Frenkel (UBA, CONICET) y Lic. Julián Mensch (UBA, CONICET): Biología del desarrollo + evolución: un nuevo campo de la biología evolutiva (cap. 21).

Dr. Adonis Giorgi (UNLu, CONICET): Endosimbiosis secundaria y terciaria; Malaria: infección parasitaria tropical; La enfermedad de Chagas; Los organismos no respetan reinos (cap. 25).

Dr. Alberto Kornblihtt (UBA, CONICET): Genomas: genes y regiones intergénicas (cap. 11).

Dr. Pablo Lorenzano (UNQ, CONICET): ¿El redescubrimiento o la reinterpretación del trabajo de Mendel? (cap. 8).

Dr. Alejandro Mariñarena (CIC, Bs. As.): En la búsqueda de agentes causales de enfermedad; La tercera forma de vida; Dinosaurios microbianos (cap. 24).

Dr. Fabián Menalled (Department of Land Resources and Environmental Sciences, USA): Ecología y agricultura: estrategias alternativas para el manejo de agroecosistemas (cap. 49).

Prof. Héctor Méndez (ISFD35, UNSAM): El impacto de las actividades humanas en la pérdida de biodiversidad: el caso de los caracoles *Aylacostoma* en Yacyretá (cap. 51).

Dra. Gabriela Paglini (INIMEC, CONICET): Las células pueden sobrevivir y crecer fuera del cuerpo (cap. 2).

Dra. Paula Posadas (CONICET, UNLP): Arañas: leyendas y realidades (cap. 28).
Dra. Marina Omacini (UBA, CONICET): Microorganismos simbiontes en hojas y raíces (cap. 27).

Dra. Irene Schloss (Dirección Nacional del Antártico/Instituto Antártico Argentino, CONICET): La fragilidad de los ecosistemas polares (cap. 51).

Dr. Sergio Vizcaíno (UNLP, CONICET): Origen de los cordados y vertebrados (cap. 29).

Lectura crítica
Prof. Héctor Méndez (ISFD35, UNSAM).

Prof. Liliana Mengarelli (ISFD N° 35, UNLZ).

Lic. Alberto Onna (UBA).

Resúmenes y actividades
Dr. Raúl Alzogaray (Centro de Investigaciones de Plagas e Insecticidas CITEFA/CONICET).

Lic. Silvia Blaustein (Col. N° 4 "Nicolás Avellaneda", Ministerio de Educación, Ciudad de Buenos Aires.).

Glosario
Prof. Héctor Méndez (ISFD35, UNSAM).

Prof. Liliana Mengarelli (ISFD N° 35- UNLZ).

Diccionario etimológico
Prof. Héctor Méndez (ISFD35-UNSAM).

Dibujantes
Shirley Baty (ideas originales).

Pablo Bolaños, Ana Dulce Collados y ayudantes: Magdalena Gasquet y Pilar González.

Juan Aráoz.

Verónica Behrens y ayudantes: Alfredo Bugueiro, Gustavo Peón, Gabriel Albornoz y Martín Castagnola.

Búsqueda y selección fotográfica
Juan Pablo Vittori.

Aportes para el sitio web
Actividades de autoevaluación: Prof. Héctor Méndez (ISFD35, UNSAM).

Situaciones problemáticas: Dr. Raúl Alzogaray (Centro de Investigaciones de Plagas e Insecticidas CITEFA/CONICET).
Animaciones: Leticia Arias

Investigadores y profesores que participaron en la actualización de *Invitación a la Biología* 6ª edición, sobre la cual se basa la presente edición de *Biología*

Dr. Hernán Aldana Marcos (UB-UM)
Dr. Claudio Alonso (Universidad de Cambridge, Reino Unido)
Dra. Élida Álvarez (UBA, CONICET)
Dra. Gabriela Amodeo (UBA, CONICET)
Dr. Lino Barañao (UBA, CONICET)
Dr. Andrés Bercovich (Bio Sidus S.A.)
Dr. Eduardo A. Ceccarelli (UNR, CONICET)
Dr. Hernán Dopazo (CIPF, España)
Dr. Luis González Flecha (UBA, CONICET)
Dra. Dina Foguelman (UBA)
Dr. Diego Golombek (UNQ, UBA, CONICET)
Lic. Elizabeth González Urda (UBA, CENT 22)
Dr. Norberto D. Iusem (UBA, CONICET)
Dra. Rosa Liascovich (CENAGEM)
Dra. Gabriela Levitus (UBA, ArgenBio)
Dra. Alicia Massarini (UBA, CONICET)
Dra. Alejandra Mella (UBA, CONICET)
Dra. Marina Omacini (UBA, CONICET)
Dra. M. Gabriela Paglini (UNC, INIMEC, CONICET)
Dr. Juan Carlos Reboreda (UBA, CONICET)
Dr. Martín Vázquez (UBA, CONICET)
Dr. Marcelo Yanovsky (UBA, CONICET)

El Dr. Alberto Kornblihtt (UBA, CONICET) supervisó y nos asesoró para la confección de las Secciones 2 y 3 (capítulos 6 a 14).

Investigadores y profesores que participaron en la actualización de *Biología* 6ª edición

Dr. Edgardo Albertó (CONICET), Lic. Gabriela Arenas (Instituto Médico Argentino de Ginecología y Esterilidad (IMAGEM), Dra. Ana María Baez (UBA, CONICET), Dra. Visitación Conforti (UBA, CONICET), Dr. Ariel Danón (CNEA), Dr. Hernán Dopazo (UBA, CONICET), Dr. Walter Farina (UBA, CONICET), Lic. Analía Fernández Reggiardo (Universidad de Rennes), Dr. Gabriel Gellon (Florida Day School, Colegio Sir Thomas Mallory), Dra. Susana Giambiagi (UNSAM), Dr. Diego A. Golombek (UNQ, UBA, CONICET), Lic. Elizabeth González Urda (UBA, CENT 22), Dr. Esteban Hasson (UBA, CONICET), Dra. Teresita Concepción Insausti (UBA), Dr. Claudio Ricardo Lazzari (UBA, CONICET), Dra. Rosa Liascovich (UBA), Dra. Nora M. López (CONICET), Dra. Alicia Massarini (UBA, CONICET), Dr. Alejandro N. Mazzadi (Centre d' Etudes et Recherches Médicales par Emission de Positons CERMEP, Lyon), Dr. Daniel Eduardo Nahabedian (UBA), Dr. Guillermo Santa María (CONICET), Dra. Marina Omacini (UBA, CONICET), Lic. Luis A. Riquelme (UBA), Dr. Pablo J. Schwarzbaum (UBA, CONICET), Dra. Élida Álvarez (UBA, CONICET), Dra. Dina Foguelman (UBA).

Agradecemos también a los siguientes colaboradores por sus valiosas sugerencias y contribuciones para Biología e Invitación a la Biología: Dra. María José Burguin (UBA, CONICET), Dr. Ariel Danon (CNEA), Lic. Valeria Rudoy (Tecnoplant, Bio Sidus S.A.).

Referencias

ArgenBio: Consejo Argentino para la Información y el Desarrollo de la Biotecnología
CEA: Commissariat de l'Énergie Atomique
CENAGEM: Centro Nacional de Genética Médica, Ministerio de Salud y Ambiente de la Nación
CICBA: Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires
CIPF: Centro de Investigación Príncipe Felipe. Valencia, España
CITEFA: Instituto de Investigaciones Científicas y Técnicas de las FF.AA.
CNEA: Comisión Nacional de Energía Atómica
CNRS: Centre National de la Recherche Scientifique
CONICET: Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas
IFEVA: Instituto de Investigaciones Fisiológicas y Ecológicas vinculadas a la Agricultura
INIMEC: Instituto de Investigaciones Médicas de Córdoba
INSERM: Institut National de la Santé et de la Recherche Médicale
ISFD35: Instituto Superior de Formación Docente Nº 35, Provincia de Buenos Aires
ISFT: Instituto Superior de Formación Técnica Nº 22, GCBA
NIEHS: National Institute of Environmental Health Sciences
OPS: Organización Panamericana de la Salud
UB: Universidad de Belgrano
UBA: Universidad de Buenos Aires
UNLu: Universidad Nacional de Luján
UNLP: Universidad Nacional de La Plata
UNLZ: Universidad Nacional de Lomas de Zamora
UM: Universidad de Morón
UNC: Universidad Nacional de Córdoba
UNQ: Universidad Nacional de Quilmes
UNR: Universidad Nacional de Rosario
UNSAM: Universidad Nacional de San Martín

Índice resumido

Sección 6
Biología de los animales

Sección 7
Biología de las plantas

Sección 8
Ecología

Índice general



Introducción: el estudio de la biología en la actualidad



Sección 1 La unidad de la vida

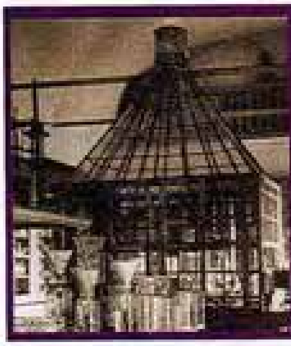
Capítulo 3 Cómo entran y salen sustancias de la célula 58

Capítulo 4 Metabolismo y energía 73

Capítulo 5 Glucólisis y respiración celular 92



Sección 2
Genética: las bases celulares y químicas de la herencia



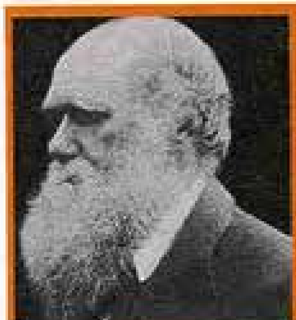
Sección 3
Los genes en acción: estructura, expresión y control de la información genética

Capítulo 12 Comunicación celular 230

Capítulo 13 Elementos genéticos móviles 248

Capítulo 14 La manipulación de la información genética 266

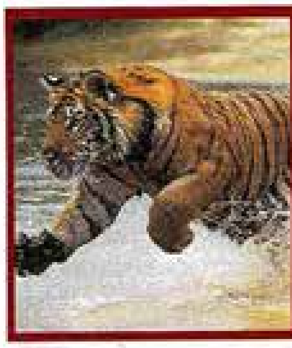
Capítulo 15 Desarrollo: la ejecución de un programa genético 290



Sección 4
Evolución



Sección 5
La diversidad de la vida



Sección 6
Biología de los animales



Sección 7 Biología de las plantas



Sección 8
Ecología





Introducción: el estudio de la biología en la actualidad

¿**P**or qué las aves insectívoras de las zonas templadas migran en otoño a regiones subtropicales o tropicales? ¿Por qué los monos araña sólo habitan en el Nuevo Mundo? ¿Por qué algunas plantas pueden vivir en el desierto y otras no?

Si analizamos en detalle los diferentes aspectos involucrados en estos interrogantes, podremos reconocer la diversidad de factores que intervienen en los fenómenos que atañen al mundo vivo: grupos de organismos, clima, regiones, estaciones, etc.

Cuando un biólogo trata de responder interrogantes como los iniciales, suele recurrir a una pluralidad de hipótesis con el fin de aproximarse a una explicación. Ello se debe a que, en general, es muy poco frecuente identificar un único tipo de causa que sea claramente responsable del fenómeno biológico estudiado. Incluso en muchos casos, no es posible determinar *con certeza* qué tipo de causas o combinación de factores causales están involucradas en el fenómeno en cuestión.

Ello se vincula con el hecho de que el objeto de estudio de la biología es diverso y complejo, lo cual no significa "inabordable" o "incomprensible". La complejidad mencionada requiere reconocer y caracterizar los diferentes procesos y patrones biológicos que operan en distintas escalas de espacio y de tiempo. Este reconocimiento permite acercarse al mundo biológico desde una multiplicidad de miradas.

Al mismo tiempo, la actual problemática de la biología plantea la necesidad de una reflexión crítica acerca de la naturaleza de la ciencia. Con el objeto de comprender los procesos de construcción del conocimiento científico y los contextos sociales y culturales en que los diferentes modelos se han producido, se hace necesario referirse continuamente tanto a los aspectos históricos, a la relación ciencia-sociedad, así como a los procedimientos y a los valores involucrados, enfatizando los temas controversiales, señalando las preguntas abiertas y rescatando el pensamiento divergente.

Iniciaremos esta Introducción con una caracterización del estado de la disciplina. Ello supone definir sus principales alcances y limitaciones, identificar las preguntas abiertas y reconocer los principales desafíos planteados en el campo de la biología contemporánea (fig. I-1).

El Nautilus presenta un caparazón tabicado internamente lo que le facilita la flotabilidad y los desplazamientos en el agua. Es el único sobreviviente de un grupo de cefalópodos muy extendido en el pasado.

Multiplicidad de enfoques

Para tratar de comprender acabadamente los procesos biológicos es de gran utilidad trabajar en forma simultánea con distintos tipos de explicaciones. Para cada fenómeno biológico que se desea interpretar, existen diversas descripciones legítimas posibles; todo de-

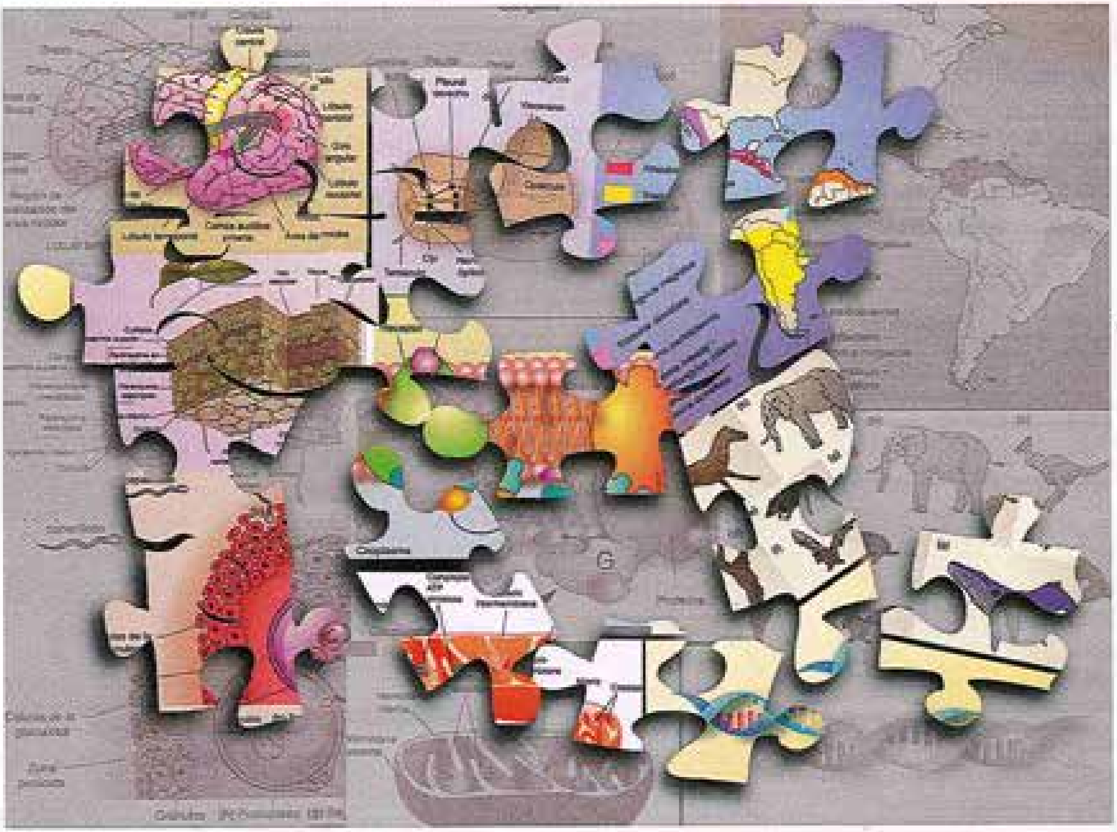


Fig. I-1. **EL OBJETO DE ESTUDIO DE LA BIOLOGÍA SE CARACTERIZA POR SU DIVERSIDAD Y COMPLEJIDAD.**

pende de los fines de la interpretación y del marco en que se realice la pregunta inicial. Como vimos, en los sistemas vivos, las causas de un fenómeno determinado en general son múltiples y se pueden analizar en distintos niveles, partiendo de diferentes marcos de interpretación. A su vez, cualquier fenómeno biológico posee una gran riqueza de interconexiones con otros fenómenos de la misma naturaleza o incluso de una naturaleza aparentemente diferente.

Las unidades de estudio

El mundo material constituye una unidad pero nos acercamos a él desde una diversidad de concepciones y de enfoques epistemológicos (fig. I-2).

Una selva tropical se puede estudiar de diferentes maneras. El estudio puede enfocarse en el análisis de las relaciones de las plantas con el tipo específico de suelo, en la caracterización de los recursos que pueden utilizarse en forma sustentable, en el tipo de insectos que en ella habitan, en la estructura o en la dinámica del ecosistema en su totalidad.

En los sistemas biológicos, como en otros sistemas complejos, debido a la multiplicidad de conexiones, la delimitación de las unidades de estudio sólo se puede hacer una vez definido apropiadamente el "todo".

Aun conociendo el todo, en ciertos casos es posible separar las partes y otras veces, no. Se podría decir que no existen reglas universales para segmentar el objeto de estudio del mundo vivo, sino que éstas deben definirse de acuerdo con el contexto y el tipo de problema que se desea indagar.

Las narraciones históricas

Cuando un biólogo trata de responder una pregunta acerca de un fenómeno particular, por ejemplo, *"¿Por qué los monos araña sólo habitan en el Nuevo Mundo?"*, no se basa en leyes universales. El investigador en biología necesita estudiar todos los datos conocidos relacionados con el tema en cuestión (por ejemplo, puede incorporar en su análisis datos referidos a la biología de la especie, hipótesis de parentesco provenientes de los árboles filogenéticos, información acerca de la distribución geográfica presente y pasada de los monos, correlaciones de estos datos con los eventos de deriva continental o con cambios en las condiciones ambientales, etc.). A partir de hipótesis generales sobre las vinculaciones entre los posibles factores involucrados, el análisis de la información puede permitir la inferencia de una diversidad de relaciones. Cuanto más complejo es el sistema en estudio, más interacciones comprende. Estas interacciones no se pueden identificar por simple observación, sino que, en la mayor parte de los casos, sólo se pueden inferir en forma deductiva, es decir, mediante el análisis de los casos particulares a partir de ciertas hipótesis generales.

Luego, el biólogo intenta elaborar un *argumento* que explique el fenómeno. En síntesis, elabora una *narración histórica*. El biólogo Ernst Mayr (1904-2005) sostenía que el enfoque histórico-narrativo es el más adecuado, científica y filosóficamente, para referirse a fenómenos



Fig. I-2. LA SELVA TROPICAL. *Éste es un ejemplo de objeto de estudio que puede considerarse como un "todo". Sin embargo, varios componentes de la selva pueden constituir en sí un todo por estudiar, como la comunidad de plantas o –en otro nivel– las enredaderas, las lianas o los árboles.*

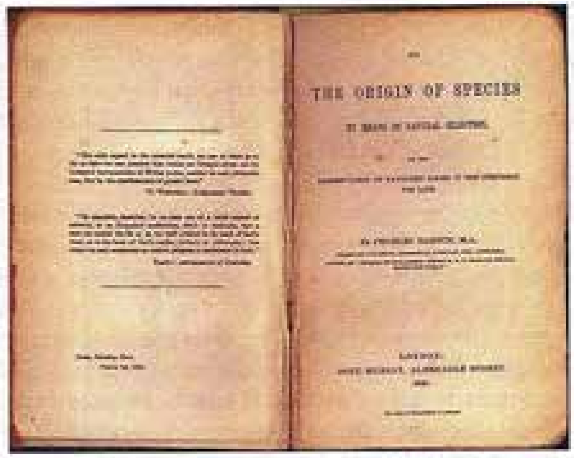


Fig. I-3. EL ORIGEN DE LAS ESPECIES. *El 24 de noviembre de 1859 se publicó la primera edición de El Origen de las Especies y se agotó ese mismo día. En este libro, Darwin, a través de su larga argumentación como él mismo la llamó, expone la teoría de la descendencia con modificación por medio de la selección natural, que hoy conocemos como Teoría de la Evolución, valiéndose de narraciones históricas.*

únicos, como es el caso de gran parte de los procesos y sistemas en biología.

Generalmente, la naturaleza de las inferencias deductivas depende de la formación, del marco teórico y de la experiencia previos del científico; por lo tanto, en la explicación de un mismo fenómeno pueden competir varias narraciones alternativas que, en algunos casos, dan lugar a controversias. La mayoría de las veces no se puede afirmar taxativamente cuál es la explicación más adecuada ya que toda narración es susceptible de refutación y no es posible demostrar en forma categórica que una narración histórica sea verdadera (fig. I-3).

Un hilo conductor

Se ha estimado que en la biosfera actual conviven más de diez millones de especies. Además de esta vasta diversidad, el mundo biológico comprende diferentes niveles de organización (véase cap. 1, Las características de los seres vivos): células, tejidos, órganos, poblaciones, especies, ecosistemas. Sabemos también que en los niveles de organización de mayor complejidad emergen nuevas propiedades que no están presentes en los niveles inferiores.

Hemos visto que debido a ello, para aproximarnos al conocimiento del mundo vivo, es necesario recurrir a distintos enfoques y modelos. En esta multiplicidad de abordajes fragmentados podemos encontrar, sin embargo, un hilo conductor: *la historia de la vida*. Todas las formas de vida comparten características básicas que ponen de manifiesto la existencia de un ancestro común. El eje temporal es el hilo conductor en la comprensión del mundo biológico.

Para abordar el estudio del mundo biológico debemos tener en cuenta que todo ser vivo es producto de una larga historia, de más de 3.800 millones de años. Toda estructura o función de un organismo sólo se puede comprender si se consideran los procesos que experimentó a lo largo del tiempo el linaje al que pertenece. Por ello, el objetivo principal de este libro es presentar y analizar las causas históricas de las características propias de los organismos. Partiendo de la extraordinaria diversidad de seres vivos y reconstruyendo las vías por las que se formaron, se pueden estudiar los procesos que operaron y operan sobre ellos.

Cuando vemos una flor delicada y de colores brillantes, de inmediato tendemos a suponer que cada característica de esa flor surgió con un propósito, "para" un fin determinado. Sin embargo, existen muchas variedades de flores que no son tan delicadas ni tienen colores tan brillantes, que a nuestros ojos parecen "imperfectas". Comprender los procesos que ocurren y ocurrieron durante millones de años y los mecanismos de adaptación es uno de los principales objetivos de este libro.

Al explorar la historia de la vida en la Tierra, el enfoque evolutivo constituye el marco fundamental de interpretación de fenómenos muy diversos.

En ese sentido, la mayoría de los biólogos contemporáneos coinciden con el genetista Theodosius Dobzhansky (1900-1975) en la idea de que "nada tiene sentido en biología si no es a la luz de la evolución". El enfoque evolutivo constituye en la actualidad el marco teórico de referencia para la producción de conocimientos de las más diversas especialidades de la biología. Así, la teoría evolutiva constituye el marco integrador y organizador de la biología contemporánea.

Ciencia-sociedad

En otras épocas, las ciencias, como las artes, se practicaban principalmente por el placer y la excitación que brindan, porque satisfacían la curiosidad. En este siglo, aunque persiste la curiosidad, la actividad científica está sujeta a normas más rígidas que se han ido construyendo a

medida que las sociedades científicas se constituyeron en instituciones modernas que regulan y evalúan la investigación. Al mismo tiempo, la dimensión actual del impacto económico, social y ambiental del conocimiento científico-tecnológico hace indispensable la reflexión sobre los rumbos y los objetivos de un saber científico que, lejos de ser neutral, involucra valores e intereses que se deben explicitar y analizar críticamente. La ciencia ha engendrado una miríada de resultados tecnológicos cuyo impacto es gigantesco: la bomba de hidrógeno, la vacuna contra la polio, los pesticidas, los plásticos indestructibles, las plantas de energía nuclear, los organismos modificados genéticamente. La ciencia como generadora de estos mismos resultados aparece inmensamente poderosa. Pero lejos de encandilarnos con sus potencialidades, es necesario comprender que en la actualidad estamos inmersos en diversas encrucijadas relacionadas con las aplicaciones de la ciencia y la tecnología, en cuya resolución debe participar el conjunto de la sociedad. Por ello es indispensable que la formación científica favorezca la participación consciente de todos los sectores involucrados en la toma de decisiones en este campo, considerando los contextos de producción y aplicación del conocimiento científico, las controversias y los actores involucrados. En este texto trataremos algunos de los problemas que se manifiestan en la actualidad.

En la elaboración de este texto, nuestra mayor preocupación ha sido proveer al lector del conocimiento necesario para comprender la información biológica que desde los laboratorios de investigación llega al público a través de textos de divulgación y de los medios de comunicación, en los que su presencia es creciente. Con esta herramienta, esperamos que pueda formular sus propios juicios de valor acerca de los problemas con los que nos enfrentamos y con los que nos enfrentaremos en el porvenir.

La naturaleza de la ciencia

Las ciencias biológicas, como las ciencias en general, son una manera de interpretar el mundo que nos rodea. Los científicos obtienen datos para responder una pregunta, para apoyar o rechazar una idea. Las preguntas y las ideas son el disparador de toda actividad científica.

Los datos biológicos se pueden generar por la observación sistemática, incluso con experimentos deliberados y planeados, de los cuales veremos muchos ejemplos a lo largo de este texto. También se pueden interpretar retrospectivamente, como cuando se reconsidera la determinación de un organismo y su asignación a cierto grupo taxonómico.

Las grandes contribuciones de la ciencia no son simplemente la adición de datos nuevos, sino la percepción de nuevas relaciones entre datos ya existentes; en otras palabras, implican el desarrollo de nuevas ideas. Las ideas de la ciencia se organizan en distintas categorías que, en orden creciente en cuanto a su alcance, se denominan *hipótesis*, teorías y principios o leyes.

En un comienzo se hallan el pálpito o la conjetura informada, que es la manera en que nace la mayoría de las hipótesis. Una aproximación intuitiva se transforma en una hipótesis –y por lo tanto, en una idea que se puede investigar científicamente– sólo cuando se expresa de modo tal que sea susceptible de ser puesta a prueba, aun cuando la prueba no pueda hacerse de inmediato. La puesta a prueba de una hipótesis a menudo puede hacerse rápido pero, en algunos casos, sufre una larga demora. Por ejemplo, algunas hipótesis corrientes sobre las interacciones que determinan la estructura de las selvas tropicales no se pueden evaluar hasta que los biólogos que trabajan en el tema hayan reunido una gran cantidad de datos. Asimismo, hubo varias hipótesis respecto de la organización de la célula que no pudieron ponerse a prueba hasta que se fabricó el microscopio electrónico; los organismos más sencillos también se pudieron estudiar con más detalle sólo cuando se contó con instrumentos de observación de mayor precisión (👁 fig. I-4).

En algunos casos, una hipótesis puede someterse a prueba mediante ensayos experimentales sencillos. Por ejemplo, si se postula que una especie de planta es enana porque crece en una región de condiciones climáticas que le son desfavorables, y que no le permiten desarrollarse en todo su potencial, esta hipótesis se puede evaluar haciendo crecer la planta en distintas condiciones de humedad, temperatura, acceso a nutrientes, entre otros factores. Este tipo de prueba con frecuencia implica el diseño de un experimento controlado, en el cual dos grupos de organismos se exponen a condiciones idénticas en todos los aspectos posibles, excepto aquel que se está estudiando. A menudo, sin embargo, las pruebas más importantes de una hipótesis son indirectas.

Aunque una prueba clave obtenida en un experimento o mediante una observación puede demostrar que una hipótesis es falsa e indicar que debe ser modificada, ningún dato puede confirmar en forma definitiva que una hipótesis es verdadera, simplemente porque nunca podemos estar seguros de que hemos examinado toda la evidencia relevante.

Sin embargo, repetidas pruebas exitosas de una hipótesis constituyen una evidencia poderosa en su favor.

Cuando un científico ha reunido datos suficientes para validar una hipótesis, comunica los resultados a otros científicos; esta comunicación por lo general se realiza en un congreso científico o en una publicación científica especializada, como una revista o un libro. Si los datos son suficientemente interesantes o la hipótesis es suficientemente importante, otros investigadores repetirán las observaciones o los experimentos en el intento de confirmarla, negarla o ampliarla.

Cuando una hipótesis amplia y de importancia fundamental ha sobrevivido a un número de pruebas independientes, con un número suficiente de datos, recibe el nombre de *teoría*. Así, en ciencia, una teoría tiene un significado un poco diferente del que tiene en su uso común, en el cual la expresión "sólo una teoría" lleva consigo la implicación de un vuelo de la imaginación, un presentimiento o una noción abstracta y especulativa, antes que el de una proposición cuidadosamente formulada y que se ha sometido a diversas pruebas experimentales confiables. Una teoría que ha resistido repetidas pruebas se eleva al estatus de ley o principio, aunque no siempre se identifique como tal.

Dado que los temas de estudio de la biología son enormemente diversos, los biólogos utilizan una amplia variedad de enfoques en sus investigaciones (👁 fig. I-5). La observación cuidadosa y sistemática sigue siendo una piedra angular. Actualmente se lleva a cabo con un imponente conjunto de innovaciones tecnológicas que comenzaron con el microscopio. Los procedimientos experimentales de la química son esenciales para estudiar los procesos fisiológicos que ocurren dentro de los organismos y de sus células constituyentes. El estudio de poblaciones de organismos y de sus interacciones depende del mismo tipo de matemática estadística usado por los economistas y se intensifica con

(a) (b) (c)

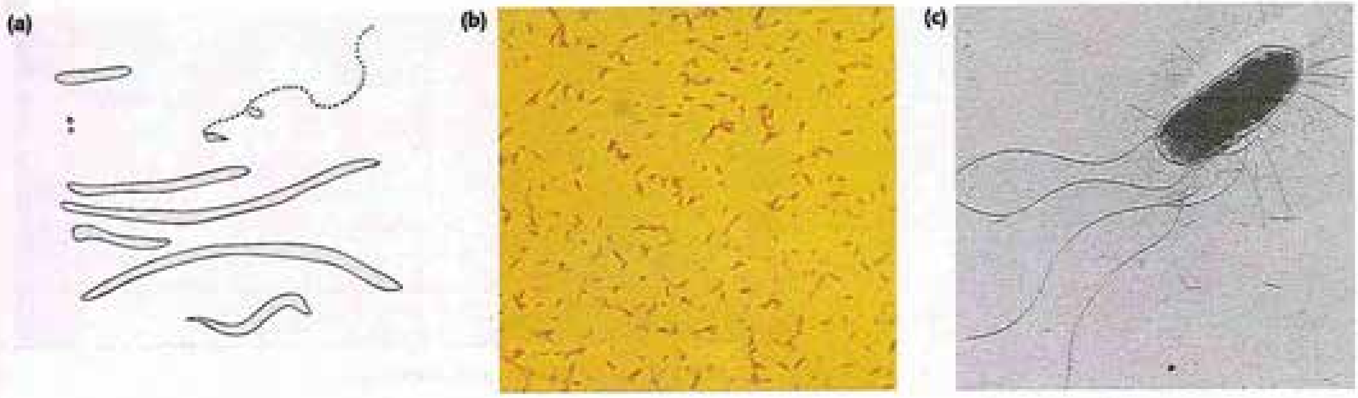


Fig. I-4. OBSERVACIÓN DE BACTERIAS. ***(a)*** *Estas bacterias bucales fueron observadas con un microscopio como el que construyó el fabricante de lentes holandés Antonie van Leeuwenhoek en 1677.* ***(b)*** *Células de E. coli, fotografiadas con un microscopio óptico. Se han teñido con un colorante que se adhiere a su superficie y facilita su observación. Aunque estas células, aumentadas 450 veces, son diminutas, su estructura es muy compleja y presentan todas las propiedades que caracterizan a un sistema vivo.* ***(c)*** *Una célula de E. coli, aumentada 11.280 veces con un microscopio electrónico.*

el perfeccionamiento de las computadoras, que pueden analizar con rapidez grandes cantidades de datos. Determinar el derrotero de la evolución en el pasado depende no sólo del trabajo de los paleontólogos de campo y de laboratorio, sino también de las herramientas intelectuales del historiador y del detective de homicidios.

Como veremos en este texto, no hay un "método científico" único en biología; en cambio, hay una multiplicidad de métodos y las metodologías que deben usarse en cada caso están relacionadas con la pregunta que se intenta contestar.

La biología: en busca del origen de la disciplina

La palabra "biología" –del griego *bios*, vida y *logos*, estudio– fue acuñada hace poco más de doscientos años. Se la atribuye al naturalista alemán Gottfried R. Treviranus (1776-1837) y también al naturalista francés del siglo XIX, Jean Baptiste de Monet, Chevalier de Lamarck (1744-1829). Sin embargo, algunos historiadores de la ciencia piensan que Lamarck tomó el nombre biología de Treviranus y muchos de ellos continúan buscando rastros aún más antiguos de este término.

Antes del siglo XIX no existían las "ciencias biológicas" tal como las conocemos hoy. Existían la medicina y la historia natural. La anatomía fue hasta el siglo XVIII una rama de la medicina y la botánica la practicaban principalmente los médicos que buscaban nuevas hierbas medicinales y los mejoradores de vegetales que buscaban aumentar la calidad y el rendimiento de los cultivos. La historia natural de los animales se estudiaba en el contexto de la teología natural, tratando de encontrar las causas finales en la armonía de la naturaleza, según los principios del filósofo griego Aristóteles (384-322 a. C.). Durante los siglos XVII y XVIII, la historia natural comenzó a diferenciarse claramente en zoología y botánica. A partir de entonces se abrieron numerosas ramas de estudio que se diversificaron y complejizaron a medida que se incrementaban los estudios sobre los seres vivos.

La palabra biología definió, entonces, con más claridad la ciencia de la vida y con ello se unificó un campo de conocimiento muy vasto. Esto posibilitó la formulación de nuevas generalizaciones sobre el fenómeno de la vida.

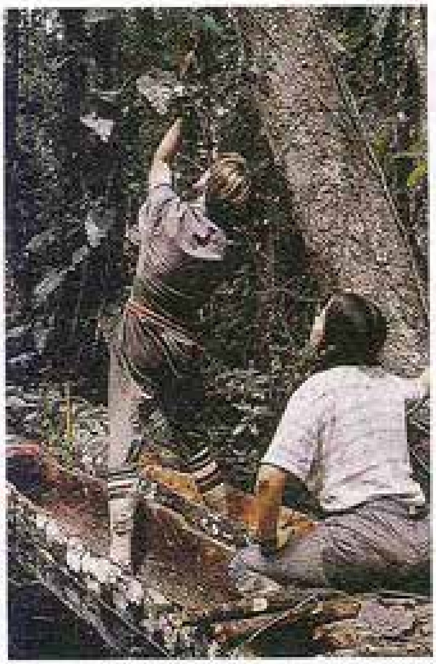


Fig. I-5. PANTANO DE PERÚ. *Dos biólogos reuniendo datos acerca de la estructura de la población de una selva tropical. Uno de ellos está lanzando un cordel hacia la copa de los árboles como un primer paso para recolectar insectos. Muchos de los especímenes que encontraron son completamente nuevos para la ciencia.*

La historia de la biología: una red intrincada de preguntas y respuestas

La historia de la biología está atravesada por problemáticas que, de diferentes modos según sus contextos culturales, se fueron establecien-



Fig. I-6. ***LA DIVERSIDAD DE LOS SERES VIVOS NO DEJA DE ASOMBRARNOS.***

do desde la antigüedad hasta nuestros días. A pesar de nuestro afán de asignarles posiciones en el tiempo, algunas de estas problemáticas no tienen un principio ni un fin claros, sino que se extienden a lo largo de la historia, superponiéndose e influyéndose unas a otras. Existen además momentos de estancamiento, retrocesos, controversias, conocimientos excluidos y obstáculos que persistieron a lo largo de siglos. Por esta razón, la historia de la biología, como la de otras ciencias, no es un proceso lineal que se pueda representar fácilmente en una única línea de tiempo. Y por esta misma razón, un ordenamiento "lógico" de los conceptos biológicos fundamentales no siempre se correlaciona con el ordenamiento cronológico de los procesos históricos que les dieron origen.

Este libro está dividido en secciones, cada una de las cuales articula conceptos que pertenecen a grandes ramas de la biología. Hemos privilegiado un ordenamiento que permita construir los diferentes marcos conceptuales necesarios para la interpretación de distintos procesos y niveles de organización biológicos de manera paulatina, en la medida en que ciertos temas sientan la base para otros.

A su vez, la dimensión histórica será integrada toda vez que su presencia favorezca la comprensión y el análisis crítico de los modelos y los conceptos expuestos, teniendo como referentes algunos ejes centrales que consideramos particularmente significativos. La siguiente reseña histórica pone de manifiesto cómo los diferentes nudos problemáticos que surgieron a lo largo de la historia de esta ciencia serán ordenados a lo largo de las secciones del libro.

La diversidad y la clasificación

Entre las preguntas más antiguas acerca del mundo natural tal vez se encuentren aquellas relacionadas con la *diversidad* de los seres vivos. Nunca sabremos con exactitud en qué momento el primer homínido fue consciente de la enorme variedad de peces, pájaros, insectos y plantas que lo rodeaban. Sin embargo, sabemos que diversas culturas a lo largo de los siglos centraron su atención en el análisis, la descripción, la comparación y la clasificación de los organismos (fig. I-6).

Los primeros naturalistas limitaban sus estudios a la flora y la fauna de la región que habitaban. Sin embargo, no les era ajeno, por los relatos que traían los primeros viajeros de entonces, que otras regiones del mundo estaban pobladas por seres vivos muy diversos. Este conocimiento era, sin embargo, limitado y no llegaba a proporcionar una idea de la gran amplitud de la distribución geográfica de los seres vivos.

A partir de los grandes viajes como el de Marco Polo (1254-1323) a Asia, los de los portugueses en el siglo XV por las costas de África y los de Cristóbal Colón (1451-1506) a América, entre otros, la conciencia entre los naturalistas de la diversidad de organismos que habitaban la Tierra se acrecentó (fig. I-7). Estas exploraciones se produjeron en un marco de expansión colonial de las potencias europeas, en el que el conocimiento de la geografía y los recursos naturales de nuevos territorios constituían una clave para consolidar su calidad de imperios. Expediciones más metódicas, orientadas a abrir rutas marítimas y ejercer una hegemonía comercial y militar, comenzaron a incluir naturalistas. Si bien las primeras colecciones estaban concentradas en especímenes exóticos, poco a poco comenzaron a elaborarse instrucciones precisas sobre qué objetos



Fig. I-7. LA BELLEZA DE LA DIVERSIDAD. *Este cuadro muestra la visión del artista del Renacimiento Jacopo Zucchi (1540-1596) sobre el exotismo y las riquezas de nuevas tierras.*

(a)



(b)



Fig. I-8. LOS VIAJES TENÍAN DIVERSOS OBJETIVOS. ***(a)*** *Una historieta francesa describe las peripecias del viaje del navegante francés Louis Antoine de Bougainville (1729-1811) al Río de la Plata. Su misión, en 1776, era devolver las Islas Malvinas al gobierno español a quien pertenecían por el tratado de Tordesillas establecido en 1494. En su viaje anterior, en 1763, Bougainville había instalado allí una colonia francesa. El nombre de Malvinas proviene del francés Malouines, de Saint Malo, puerto de donde salían los navegantes. "¡Señores! Es en nombre del Rey que les anuncio el lanzamiento antes del fin de este año de una gran expedición alrededor del mundo bajo el alto comando del señor Bougainville". "Esta expedición tendrá varios objetivos, entre los cuales uno de los principales será restituir las Islas Malvinas a la corona de España."* ***(b)*** *Bougainville llevó en su viaje alrededor del mundo al botánico Philibert Commerson (1727-1773), quien, entre otros especímenes, describió en Río de Janeiro la planta a la que dio el nombre de bougainvillea (Bougainvillea glabra), también conocida comúnmente como Santa Rita.*

y seres vivos se debían observar, describir y recoger. Estas instrucciones eran oficiales y surgían de los intereses que definían el objetivo del viaje (👁 fig. I-8). De esta manera, la primera tarea para los naturalistas fue la de hacer un inventario de la naturaleza.

Las instrucciones escritas fueron reglamentando entonces la forma de coleccionar. Las colecciones resultantes, tanto las públicas como las privadas, dieron lugar a los gabinetes de historia natural alrededor de los cuales crecieron los museos y los herbarios de toda Europa (👁 fig. I-9).

Dentro de Europa, algunos viajeros también realizaron aportes especialmente importantes para el conocimiento de los seres vivos. En su expedición a Laponia, Carl von Linneo (1707–1778) escribió un diario de viaje en el que plasmó una enorme cantidad de observaciones con gran precisión. En 1753, Linneo publicó *Species Plantarum*, donde describió en dos volúmenes enciclopédicos cada especie de planta conocida en esa época. Mientras Linneo trabajaba en este proyecto, otros exploradores regresaban a Europa desde África y el Nuevo Mundo con plantas no descritas previamente y con animales desconocidos y aun, aparentemente, con nuevos tipos de seres humanos. Si bien no fue el primero en clasificar a los organismos, Linneo introdujo un sistema de *clasificación jerárquica* y un sistema de nomenclatura que es el que se utiliza en la actualidad.

Linneo reescribió repetidas veces su *Species Plantarum* para dar cabida a estos incontables hallazgos, pero la enorme diversidad descubierta no cambió su opinión de que todas las especies existentes hasta ese momento habían sido creadas en el sexto día del trabajo de Dios y habían permanecido fijas desde entonces. No obstante, estos aportes demostraron que el "patrón de la creación" era mucho más complejo que el que se había pensado originalmente.

Desarrollaremos estos conceptos en la Sección 5: Diversidad de la vida

Los rastros de la vida: los fósiles

A lo largo de la historia se registraron numerosos testimonios del hallazgo de fósiles. Al arar la tierra, explorar acantilados y excavar la roca en busca de minerales se fueron descubriendo restos mineralizados de diversos organismos. Sin embargo, durante 10.000 años estos hallazgos no fueron interpretados correctamente y el origen de los fósiles permaneció como un misterio. Las curiosas y bellas formas de algunos fósiles inspiraron fantasías, mitos populares, creencias, leyendas y costumbres que se incorporaron a las culturas de diferentes pueblos del planeta (👁 fig. I-10).

George Cuvier (1769-1832), el "padre de la paleontología", hizo los mayores aportes para la reconstrucción de los organismos fósiles de vertebrados. Este naturalista francés propuso que las diferentes partes de un organismo están correlacionadas. Estableció que, por ejemplo, los mamíferos con cuernos y pezuñas son todos herbívoros y que a este tipo de alimentación le corresponde un tipo de dientes fuertes y aplanados. Esta forma de interpretar los fósiles posibilitaba la reconstrucción de un animal completo a partir de evidencias fragmentarias y permitía proponer las características externas, los hábitos y el ambiente en el que había vivido el animal fósil estudiado.

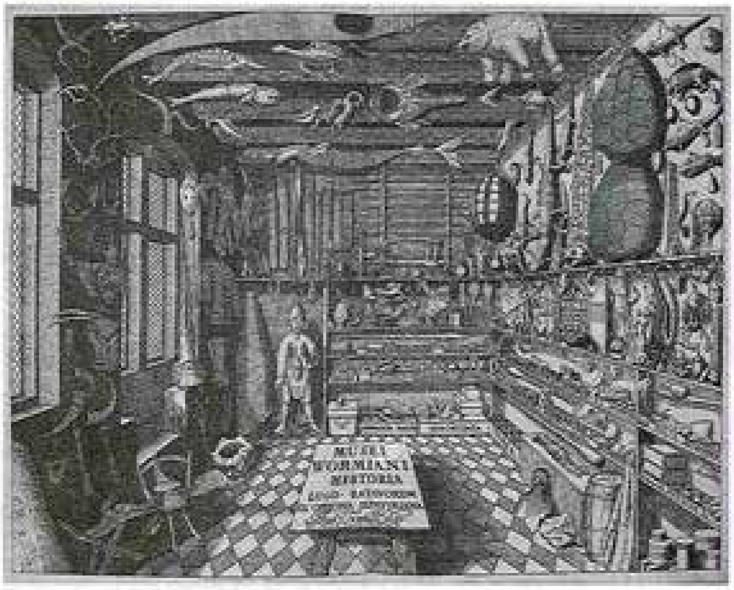


Fig. I-9. LOS GABINETES DE CURIOSIDADES. *Minerales y fósiles, hierbas, conchas marinas, animales embalsamados, esqueletos y otras piezas de anatomía eran curiosidades que se exponían en los gabinetes que solían abrirse a un público selecto.*



Fig. I-10. DISTINTOS TIPOS DE FÓSILES. *Un fósil es un resto o una impronta de un organismo que murió hace muchos años.* ***(a)*** *Una hoja de cicada, del período Jurásico, hace alrededor de 144 a 213 millones de años. Pudo haberse producido por una precipitación de minerales que rellenó los espacios huecos de sus tejidos blandos en descomposición. Una gran variedad de cicadas fueron contemporáneas de los dinosaurios; en la actualidad sobreviven unas cien especies.* ***(b)*** *Un mosquito primitivo atrapado dentro del ámbar formado por la resina de un árbol que vivió hace unos 25 a 40 millones de años. La sangre ingerida por el mosquito, procedente de la última comida, todavía se puede apreciar en su estómago.* ***(c)*** *Uno de los fósiles primitivos más comunes son los procedentes de esqueletos externos de trilobites, invertebrados marinos que aparecen en el registro fósil correspondiente al período Cámbrico (hace unos 505 a 590 millones de años). Este fósil, con sus antenas y patas muy bien conservadas, está impregnado de pirita. El grupo de los trilobites se expandió y se diversificó durante más de 300 millones de años, hasta que se extinguió definitivamente.*

A pesar de sus profundos conocimientos acerca de los seres vivos actuales y extintos, Cuvier consideraba que las especies habían sido creadas simultáneamente por un acto sobrenatural o divino y que, una vez creadas, se mantuvieron fijas o inmutables. Esta postura que se conoce como *fijismo* era predominante en el pensamiento de los naturalistas de la época.

Cuvier reconoció que muchos fósiles correspondían a formas de vida que ya no existían y propuso que estas especies habrían sido exterminadas en sucesivas catástrofes, la última de las cuales habría sido el Diluvio Universal. Aunque realizó contribuciones sumamente importantes –tanto estudios de anatomía comparada como la reconstrucción de fósiles–, Cuvier no pudo interpretar correctamente el significado de estos fósiles.

En contraste, Lamarck, quien como Cuvier trabajaba en el Museo de Historia Natural de París, realizó interpretaciones diferentes de los fósiles de invertebrados, oponiéndose al catastrofismo y al fijismo de Cuvier. Lamarck se dedicó exhaustivamente al estudio y la clasificación de los organismos invertebrados, tanto contemporáneos como fósiles. Indudablemente, fue su largo estudio de estas formas de vida, cuyo registro fósil es especialmente completo, lo que lo llevó a considerar la idea de una complejidad en continuo aumento y a cada especie como derivada de una más primitiva y menos compleja. A partir de las evi-

dencias, Lamarck propuso que las formas más complejas habían surgido de las formas más simples por un proceso de transformación progresiva.

Posteriormente, el geólogo inglés Charles Lyell (1797-1875), apoyándose en la comparación de fósiles de distintas eras, dio un vuelco en la concepción de la época. En su libro *Principios de geología*, publicado en 1830, Lyell expuso la *teoría uniformitarista* (ya esbozada en 1788 por el geólogo escocés James Hutton [1726-1797]) en la que sostenía que un efecto lento, constante y acumulativo de las fuerzas naturales había producido un cambio continuo en el curso de la historia de la Tierra. Las causas naturales que intervienen actualmente y de una manera observable en la determinación de los procesos geológicos son las mismas que siempre modelaron la superficie de la Tierra. Las ideas de Lyell inspiraron a Darwin en su interpretación del mundo biológico.

Dos viajes que cambiaron el rumbo del pensamiento

Entre los siglos XVIII y XIX, los trabajos de dos grandes viajeros marcaron los cambios que sentaron las bases de la biología moderna. Uno de ellos fue el geógrafo y físico alemán Alexander von Humboldt (1769-1859). A partir de sus viajes surge un nuevo modelo de ciencia natural, más centrado en las características del terreno de donde provenían los especímenes recolectados que en una mera descripción de esas especies. El objetivo era comparar y combinar los hechos observados. Humboldt analizó tanto la morfología de las plantas como la dinámica de las *interacciones* de sus elementos (véase cap. 50, recuadro 50-1).

Desarrollaremos estos conceptos en la Sección 8: Ecología.

Humboldt ejerció una influencia profunda en un joven inglés que había abandonado sus estudios de medicina para dedicarse ávidamente a los de historia natural. Charles Darwin (1809-1882) había leído con enorme interés los relatos del viaje de Humboldt a Tenerife (Islas Canarias) y había decidido que él también recorrería esas islas. Pero la propuesta de embarcarse a bordo del *Beagle* como naturalista no oficial cambió sus planes y el rumbo de la historia.

El viaje representó un hecho fundamental en la formación intelectual de Darwin (fig. I-11). Mientras el *Beagle* descendía a lo largo de la costa atlántica de Sudamérica, atravesaba el Estrecho de Magallanes y ascendía por la costa del Pacífico (fig. I-12), Darwin viajaba por el interior del continente y exploraba los Andes a pie y a caballo. Allí observó distintos estratos geológicos, descubrió conchas marinas fósiles a aproximadamente 3.700 metros de altura y fue testigo del cataclismo terrestre producido por un gran terremoto. Además, coleccionó ejemplares de numerosas plantas y animales desconocidos.

Darwin se impresionó fuertemente durante su largo y lento viaje, a lo largo de una y otra costa, por las diferencias que observó entre las distintas variedades de organismos. Las aves y otros animales de la costa oeste eran muy diferentes de los de la costa este, e incluso, a medida que él ascendía lentamente por la costa occidental, una especie iba siendo reemplazada por otra.

Aunque Darwin no fue el primero en proponer que los organismos evolucionan, o cambian, a lo largo del tiempo, fue el primero en acumular una cantidad importante de evidencia en apoyo de esta idea y en proponer un mecanismo válido por el cual podría ocurrir la evolución.



Fig. I-11. Charles Darwin en 1840, cuatro años después de regresar de su viaje de cinco años en el H. M. S. Beagle.

Historia de la biología
Evolución · 1836

Volveremos sobre estos conceptos en la Sección 4: Evolución.

Después de Darwin

La teoría de Darwin se constituyó, así, en el principio fundamental de la biología. En los siglos XIX y XX, otros principios –que en la actualidad consideramos que subyacen en la Teoría de la Evolución– permitieron que la biología se consolidara como ciencia:

- Entre 1838 y 1858 se estableció la idea de que todos los organismos vivos están compuestos por una o más células y que éstas pueden originarse exclusivamente a partir de células preexistentes. Este principio universalmente aceptado se conoce como *teoría celular*. A mediados del siglo XIX comenzaron a realizarse estudios bioquímicos y metabólicos siguiendo modelos experimentales cada vez más precisos y rigurosos (fig. I-13).

Desarrollaremos estos conceptos en la Sección 1: Unidad de la vida.

- En la segunda mitad del siglo XIX se comenzó a estudiar científicamente la herencia, es decir, la transmisión de las características de los progenitores a los descendientes. En la actualidad, estos temas investigados por la genética moderna se encuentran entre los problemas fundamentales de la biología contemporánea.

Desarrollaremos estos conceptos en la Sección 2: Genética: bases celulares y químicas de la herencia y en la Sección 3: Los genes en acción: estructura, expresión y control de la información genética.

Además, se fue avanzando en los estudios anatómicos y fisiológicos de plantas y animales. Poco a poco, los procesos del desarrollo se

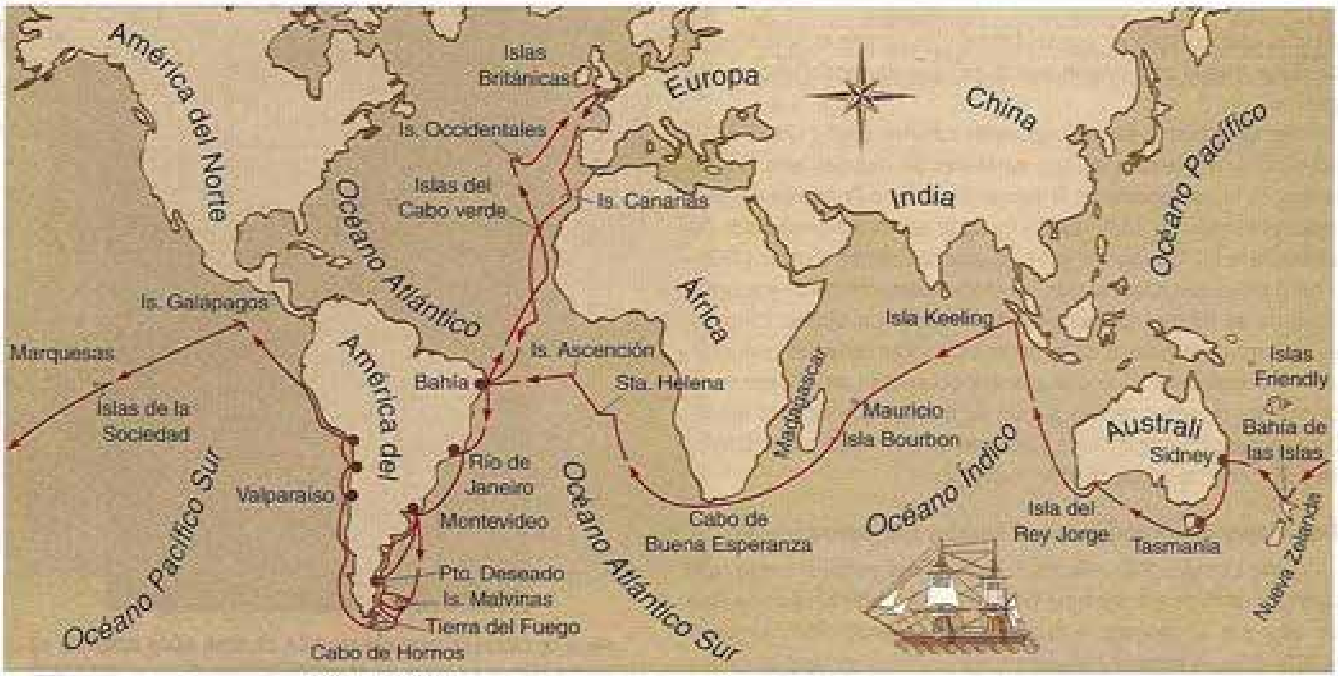


Fig. I-12. EL VIAJE DEL BEAGLE. *El barco dejó Inglaterra en diciembre de 1831 y luego de pasar por cabo Verde, llegó a Bahía, Brasil, a fines de febrero de 1832. Sus tripulantes, durante aproximadamente tres años y medio, recorrieron las costas de América del Sur y realizaron incursiones y exploraciones tierra adentro. En las Islas Galápagos, el Beagle se detuvo poco más de un mes y durante ese corto lapso Darwin hizo las valiosas observaciones que cambiarían el curso de la ciencia biológica. El viaje a través del Pacífico hasta Nueva Zelanda y Australia, a través del océano Índico hasta el Cabo de Buena Esperanza, el regreso a Bahía y, finalmente, la vuelta a Inglaterra, consumió otro año.*

fueron estudiando con más detalle y se fueron rompiendo viejas y erradas concepciones. La zoología y la botánica, primeras ramas fundamentales de la biología, se enriquecieron con el aporte de numerosos campos de estudio.

Desarrollaremos estos conceptos en la Sección 6: Biología de los animales y en la Sección 7: Biología de las plantas.

Muchas otras ramas se fueron interrelacionando; por ejemplo, la ecología utiliza conceptos de la fisiología y la genética a las que a su vez aporta sus propios conceptos.

La biología actual

Podemos considerarnos afortunados los que estudiamos biología hoy, ya que nuevas ideas y descubrimientos inesperados han abierto

Historia de la biología
Preguntas sobre la vida 1838-1839



Fig. I-13. CREADORES DE LA TEORÍA CELULAR. *Como veremos en el capítulo 1, **(a)** el zoólogo Friedrich T. Schwann, **(b)** el botánico Matthias Schleiden y **(c)** el patólogo Rudolf Virchow contribuyeron al desarrollo de la Teoría Celular, que comenzó a edificarse durante la primera mitad del siglo XIX. Ello fue posible, por un lado, por la construcción de microscopios con lentes acromáticas y, por otro, por la aplicación de este instrumento al estudio de los seres vivos.*

fronteras en excitantes áreas de la ciencia como biología celular, genética, inmunología, neurobiología, desarrollo, evolución, ecología, entre muchas otras.

Este libro recoge muchos de los estudios, aportes y discusiones realizados. Los temas se han organizado en secciones y las secciones en capítulos para hacer más práctico su estudio. Sin embargo, los temas están interconectados, como podremos comprobarlo a través de las numerosas citas cruzadas entre capítulos. Además, como surge de la breve reseña histórica que acabamos de presentar, el orden de las secciones no se corresponde con el orden histórico.

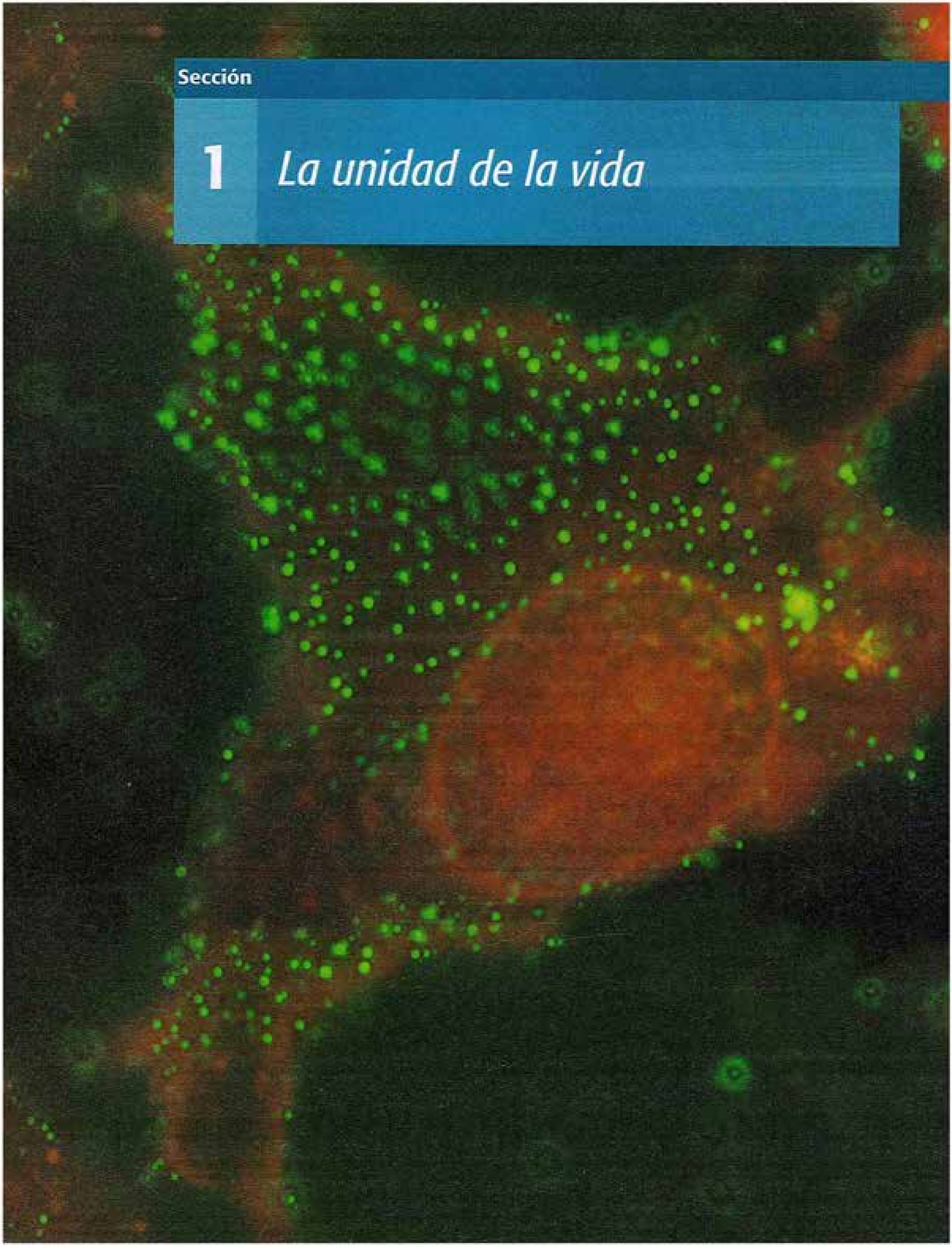
Como vimos, desde su nacimiento como ciencia independiente, la biología ha sufrido cambios radicales. Se ha diversificado y especializado de tal manera que, en ocasiones, los científicos de distintas áreas tienen dificultades para comunicar sus resultados a colegas de otras especialidades. Algunas áreas de investigación, como la neurobiología o la biología molecular, producen enormes volúmenes de trabajos. Esto es consecuencia del interés de los científicos por dar respuesta a interrogantes ancestrales, como la lógica que subyace al funcionamiento del cerebro o los detalles moleculares que impulsan la diferenciación de las células. También es consecuencia de las necesidades humanas de nuevos medicamentos y nuevos tratamientos para viejas y nuevas enfermedades y, no menos importante, de los intereses económicos de empresas que se benefician con la comercialización de productos biológicos.

Así como varias ramas de la biología se fueron afinando, especializando en sus intereses y alcances, otras disciplinas surgieron de la fusión de dos o más ramas. Tal es el caso de la paleoecología, que estudia las interacciones en los ecosistemas del pasado. A su vez, se comenzó a implementar enfoques más integradores, que analizan un problema determinado desde varias disciplinas, como es el caso del estudio de la obesidad tanto en sus aspectos biológicos como psicológicos.

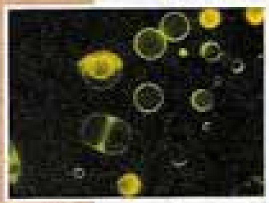
La ciencia no es información contenida en los libros de texto o en las bibliotecas, o en los centros de obtención de datos; es un proceso dinámico que tiene lugar en las mentes de los científicos inmersos en una sociedad y en una época dada. Nuestro entusiasmo por narrar lo que los biólogos han aprendido hasta ahora acerca de los organismos vivos, su historia, sus propiedades y sus actividades no debe convencer al lector de que hay respuestas para todo. Muchas preguntas aún no tienen respuesta. Lo que es más importante, muchas buenas preguntas aún no se han formulado. Tal vez sea usted quien las formule.

Sección

1 *La unidad de la vida*



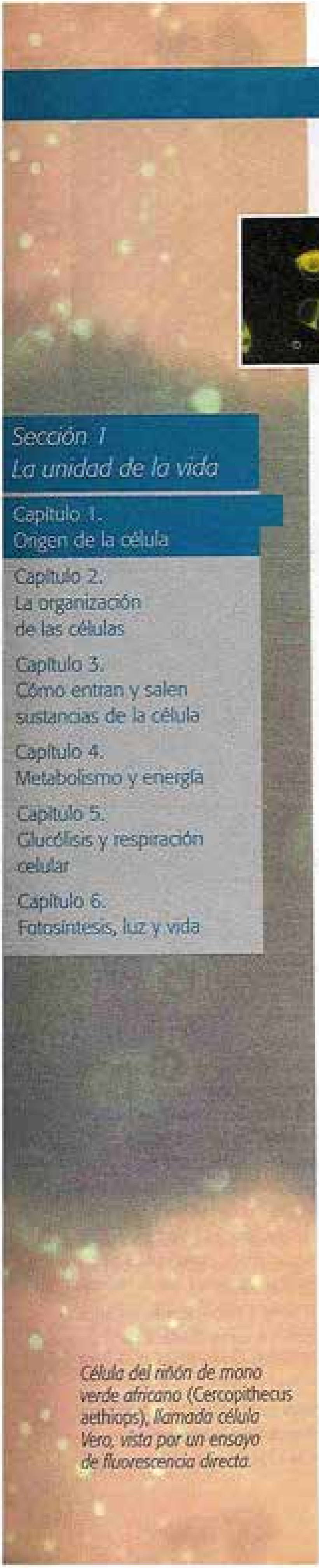
Capítulo 1



Origen de la célula

La cuestión del origen de la vida es uno de los problemas fundamentales de las ciencias naturales, dado que en tanto no sea resuelto, el intelecto humano no podrá ser capaz de comprender la naturaleza de la vida misma.

A. I. OPARIN



¿A qué nos referimos cuando hablamos de vida en frases como "la evolución de la vida" o "la vida en otros planetas" o "cuándo comenzó la vida"? En realidad, no hay una definición simple de qué es la vida. La vida no existe en abstracto. No hay vida, sino organismos vivos. Más aún, no hay una manera sencilla y única de trazar una línea demarcatoria entre lo vivo y lo no vivo.

Nadie sabe con exactitud cuándo o cómo comenzó su existencia la célula viva (fig. 1-1). Sin embargo, el conocimiento creciente de la historia de nuestro planeta y los resultados de numerosos experimentos de laboratorio favorecen la hipótesis de que los sistemas precursores de las primeras células vivas son el resultado de un proceso espontáneo de autoensamblaje o de moléculas simples. En algún momento de la historia de este planeta, a partir de la complejización de sistemas polimoleculares, se originaron células sencillas capaces de producir descendientes similares a sí mismas y de evolucionar. La aparición de estos sistemas estuvo íntimamente asociado con los cambios que sufrió la Tierra. Por ello, para analizar el origen de la vida, debemos conocer las condiciones a partir de las cuales estas células primordiales aparecieron.

Se forma la Tierra

El Universo comenzó, según teorías actuales, con una gran explosión o "Big Bang". Antes de esta explosión, toda la energía y la materia presentes en el Universo en la actualidad probablemente se encontraban en forma de energía pura, comprimidas en un único punto. Este modelo cosmológico propone que con el "Big Bang" o "Gran Explosión", esta energía se liberó y cada partícula de materia formada posteriormente se alejó de manera violenta de toda otra partícula. Se supone que la temperatura en el momento de la explosión, ocurrida hace aproximadamente 13.700 millones de años, era cercana a los 100 mil millones de grados Celsius (10^{11} °C). A esta temperatura no podrían existir átomos (véase Apéndice 1); toda la materia estaría en forma de partículas elementales subatómicas. Estas partículas, de muy corta existencia, se acelerarían, colisionarían y se aniquilarían unas a otras, formando partículas nuevas y liberando más energía.

El modelo propone que a medida que el Universo se expandía y se enfriaba, gradualmente se formaba más materia a partir de energía. Alrededor de 100 segundos después del "Big Bang", la temperatura habría descendido a 1.000 millones de grados Celsius.

En ese momento, dos tipos de partículas estables que hasta ese momento eran escasas habrían comenzado a combinarse. Estas partículas, los protones y los neutrones, for-

Célula del riñón de mono verde africano (Cercopithecus aethiops), *llamada célula Vero, vista por un ensayo de fluorescencia directa.*

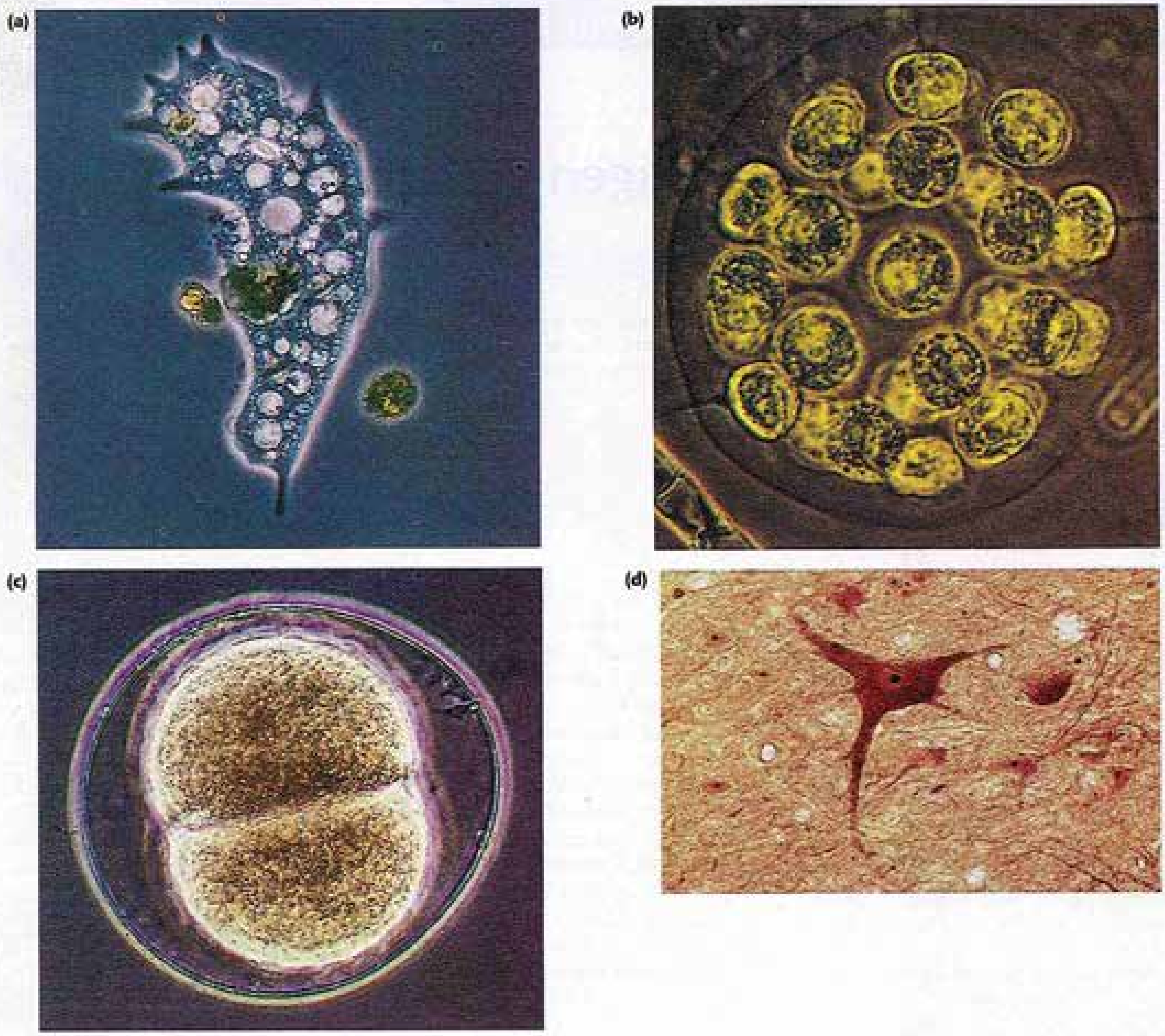


Fig. 1–1. GALERÍA DE CÉLULAS. ***(a)*** *Amoeba proteus, organismo unicelular que recibió su nombre de Proteo, dios griego capaz de cambiar de forma a voluntad. Las prolongaciones de la célula, conocidas como seudópodos, la capacita para moverse y capturar a sus presas.* ***(b)*** *Este organismo simple, llamado Pandorina, está constituido por 32 células, la mayoría de las cuales se mantienen unidas por una sustancia gelatinosa. Cada una de estas células puede sobrevivir independientemente de las otras. En el momento de la reproducción, cada célula se divide, produciendo una nueva célula en el interior, y luego la colonia progenitora se disocia.* ***(c)*** *El embrión de un erizo de mar en la etapa de dos células. Dentro de cada célula se encuentra un núcleo que lleva toda la información genética necesaria para el desarrollo de un erizo maduro.* ***(d)*** *Una neurona de cerebro humano.*

maron los núcleos de los átomos. Se postula que cuando el Universo alcanzó unos 2.500 °C, esos núcleos, con sus protones de carga positiva, atrajeron a pequeñas partículas livianas de carga negativa –los electrones– que se movían rápidamente alrededor de ellos. Así se habrían formado los primeros átomos.

Es a partir de estos átomos, desintegrados y vueltos a formar en el curso de varios miles de millones de años, que probablemente surgieron todas las estrellas y comenzaron a formarse los planetas del Universo, incluidos nuestra estrella y nuestro planeta (fig. 1-2). Hace unos 5.000 millones de años, según calculan los cosmólogos, nació la estrella que es nuestro Sol. Se piensa que el Sol también se formó a partir de partículas de polvo y gases de hidrógeno y helio que formaban remolinos en el espacio entre las estrellas más viejas.

Se postula que hace aproximadamente 4.600 millones de años los planetas del Sistema Solar comenzaron a condensarse a partir de los restos de gas y de polvo que giraban alrededor de la estrella recién constituida.

Mientras la Tierra y los otros planetas se conformaban, la energía proveniente de materiales radiactivos mantenía sus interiores muy calientes. En esta etapa, es probable que la superficie de la Tierra se ha-



Fig. 1-2. LA "MUERTE" DE UNA ESTRELLA. *Esta explosión en el cielo, una supernova en términos de los astrónomos, fue causada por la muerte de una estrella. Hace aproximadamente 170 mil años, la estrella agotó su combustible. A lo largo de su historia, las reacciones termonucleares, como las que ocurren ahora en nuestro Sol, convirtieron el hidrógeno en helio y el helio en carbono y oxígeno, que a su vez se fusionaron en elementos aún más pesados. La estrella, que alguna vez tuvo un tamaño veinte veces mayor que el Sol, se enfrió, y por la fuerza de la gravedad sufrió una implosión. Esta supernova, la primera que se registró en 383 años, fue vista por primera vez en 1987 por astrónomos del observatorio Las Campanas de Chile.*



Fig. 1-3. UN PLANETA SINGULAR. *Este planeta, la Tierra, es marcadamente distinto del resto de los planetas conocidos hasta el momento. Desde cierta distancia se ve azul y verde, y brilla un poco. El azul es agua, el verde es clorofila y el brillo es la luz reflejada por la capa de gases que rodea la superficie del planeta. La vida, tal como la conocemos, depende, y a la vez mantiene, estos rasgos tan visibles de la Tierra.*

llara en un estado turbulento. Se propone que, cuando aún estaba tan caliente que era casi líquida, los materiales más pesados comenzaron a reunirse en un núcleo central denso. A medida que la superficie de la Tierra se enfriaba, fue formándose una corteza externa (fig. 1-3).

Se supone que la atmósfera primitiva estaba constituida principalmente por hidrógeno y helio, pero que rápidamente estos elementos se habrían fugado hacia el espacio exterior debido a que las fuerzas gravitacionales eran muy débiles como para retenerlos. Posteriormente, a partir de los gases desprendidos por los volcanes, se habría formado una atmósfera secundaria, diferente tanto de la atmósfera primitiva como de la actual. El agua habría emanado de los volcanes en forma gaseosa enriqueciendo la atmósfera en vapor de agua. Gradualmente, conforme descendía la temperatura, estas nubes de vapor se habrían condensado y formado los primeros océanos calientes y poco profundos de la Tierra primitiva.

Comienza la vida

Actualmente se propone que es a partir de los átomos presentes en este planeta que los sistemas vivos se autoorganizaron y evolucionaron. Visto de este modo, cada átomo de nuestro cuerpo tiene su origen en la enorme explosión. En palabras del célebre estudioso catalán Joan Oró (1923-2004), quien se especializó en el estudio de la síntesis de moléculas orgánicas previa a la aparición de la vida, somos carne y hueso pero "también somos polvo de estrellas".

Toda la vida que existe en el planeta habita un área denominada **biosfera**. Esta capa que abarca toda la superficie terrestre, se extiende entre 8 y 10 kilómetros hacia el espacio exterior, en la atmósfera, y alrededor de la misma distancia hacia las profundidades del mar.

Desde una perspectiva bioquímica, cuatro características distinguen a las células vivas de otros sistemas químicos:

- la existencia de una membrana que separa a la célula del ambiente circundante y le permite mantener su identidad bioquímica;
- la presencia de enzimas, proteínas complejas esenciales para las reacciones químicas de las que depende la vida (véase cap. 4, Las enzimas y la energía de activación);
- la capacidad para replicarse generación tras generación;
- la posibilidad de evolucionar a partir de la producción de descendencia con variación.

WWW
Historia de la biología
Preguntas sobre la vida - 1922



Fig. 1-4. LA TIERRA PRIMITIVA. *La energía abundaba en la Tierra primitiva: probablemente había violentas tempestades, rayos, partículas de alta energía y luz ultravioleta. Se postula que el vapor de agua ascendía hacia el aire desde la superficie de los mares primitivos, se enfriaba en las capas superiores de la atmósfera, formaba nubes, volvía a caer como lluvia sobre la corteza terrestre y nuevamente se transformaba en vapor. Es probable que violentas tempestades acompañadas de rayos, suministraran energía eléctrica. El Sol bombardearía la superficie terrestre con partículas de alta energía y luz ultravioleta. Los elementos radiactivos del interior de la Tierra aportarían su energía a la atmósfera.*

¿Cómo surgieron estas características? ¿Cuál de ellas apareció primero e hizo posible el desarrollo de las otras? Si bien los trabajos sobre el origen de la vida han proliferado enormemente, han suscitado muchas controversias que aún no se han dilucidado.

En este caso, como en otros frente a ciertas preguntas acerca del mundo natural, la comunidad científica no adhiere a un único modelo explicativo, sino a la coexistencia de varios modelos, lo cual da lugar a diferentes hipótesis que deben ser analizadas críticamente.

El primer conjunto de hipótesis contrastables acerca del origen de la vida fue propuesto por el bioquímico ruso A. I. Oparin (1894-1980) y por el inglés J. B. Haldane (1892-1964), quienes trabajaban en forma independiente, cada uno de ellos en su país de origen y sin conocimiento del trabajo del otro. De manera convergente y contemporánea, estos científicos postularon que la aparición de la vida fue precedida por un largo período que denominaron *evolución química*. Cuáles eran las sustancias, en especial los gases, presentes en la atmósfera primitiva y en los mares durante este período, es objeto de controversias. Sin embargo, hay consenso en dos aspectos críticos:

1. *Había muy poco o nada de oxígeno libre (o molecular) presente (la atmósfera era reductora).*
2. *Los cuatro elementos (hidrógeno, oxígeno, carbono y nitrógeno) que constituyen más del 95% de los tejidos vivos estaban disponibles en alguna forma en la atmósfera y en las aguas de la Tierra primitiva.*

Además de estos materiales simples, la energía abundaba en forma de calor, rayos (descargas eléctricas), radiactividad y radiaciones provenientes del Sol (fig. 1-4). Oparin propuso que, en esas condiciones, los gases atmosféricos acumulados en los mares y los lagos de la Tierra se habrían condensado formando moléculas orgánicas. Como no había oxígeno libre, estas moléculas orgánicas no habrían sido degradadas a sustancias simples tal como ocurriría en la actualidad.

Debido a la radiación ultravioleta, muchas moléculas se habrían destruido y vuelto a formar pero, protegidas por el agua del océano que actúa como un filtro para las radiaciones, algunas de ellas habrían logrado persistir. En ciertos ambientes, estas moléculas habrían quedado más concentradas, por ejemplo por la desecación de un lago, formando pequeñas charcas costeras o por la adhesión a superficies sólidas protegidas de la luz. En esos microambientes, las moléculas orgánicas pequeñas habrían reaccionado entre sí formando moléculas más grandes. A medida que aumentaban su concentración, diferentes tipos de moléculas se habrían acercado entre sí cada vez más, combinándose o asociándose en pequeños sistemas, como consecuencia de las mismas fuerzas químicas que actúan sobre las moléculas en la actualidad. Una vez constituidos estos sistemas, la etapa de evolución química habría dado lugar a una nueva etapa, a la que Oparin denominó *evolución prebiológica*.

De modo progresivo, estos sistemas plurimoleculares habrían sido capaces de intercambiar materia y energía con el ambiente y de optimizar en su interior la eficiencia de ciertas reacciones. En los sistemas químicos actuales, ya sea en el laboratorio o en los organismos vivos, las moléculas y los agregados moleculares más estables tienden a persistir y los menos estables, a desintegrarse. De igual modo, los sistemas constituidos por agregados moleculares que tenían mayor estabilidad química o mayor capacidad para duplicarse en las condiciones de la Tierra primitiva habrían tendido a aumentar su frecuencia a través del tiempo, respecto de otros sistemas con composiciones menos eficientes. Este mecanismo análogo a la selección natural (véase cap. 19), al que Oparin denominó *protoselección natural*, habría favorecido un aumento de la complejidad, que condujo a la adquisición de un metabolismo sencillo, punto de partida de todo el mundo viviente (véase cap. 4).

Oparin publicó su teoría en 1924. Sin embargo, recién en 1953 el bioquímico estadounidense Stanley Miller aportó las primeras evidencias experimentales que constituyeron un fuerte sustento para la propuesta de Oparin (fig. 1-5). Los experimentos de Miller, que fueron repetidos varias veces, mostraron que casi cualquier fuente de energía (rayos, radiación ultravioleta o ceniza volcánica caliente) puede convertir las moléculas simples, posiblemente presentes sobre la superficie terrestre, en una variedad de compuestos orgánicos complejos. En experimentos posteriores realizados en distintas condiciones experimentales se obtuvieron casi todos los aminoácidos, así como las unidades constitutivas de los nucleótidos del DNA y del RNA (véase Apéndice 2).

Pese a que existen ciertas objeciones a la composición de la atmósfera supuesta por Miller en su trabajo, su experimento es importan-

(a)



(b)

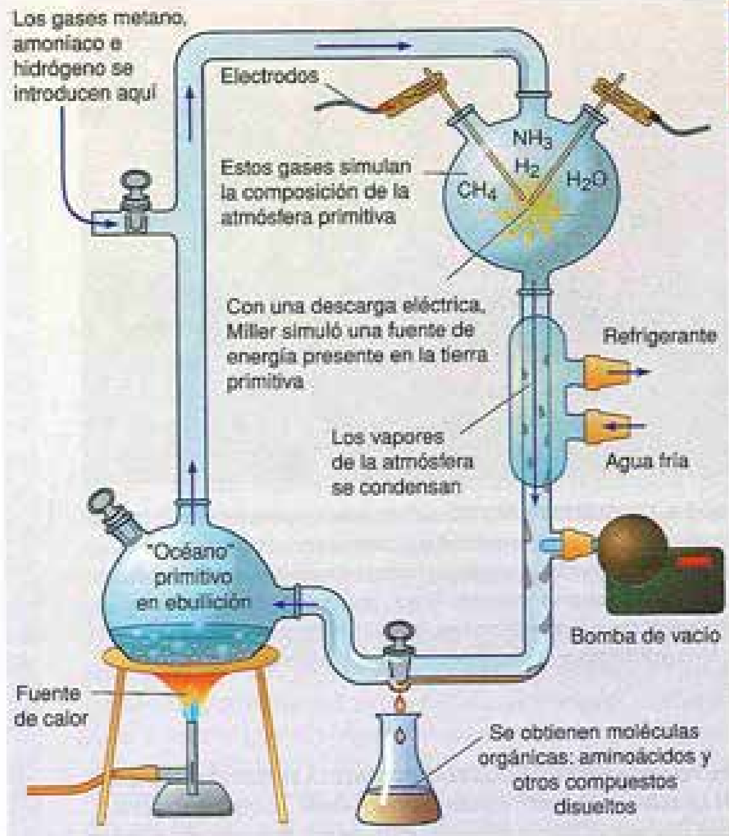


Fig. 1-5. EXPERIMENTO DE MILLER. (a) *Fotografía y* ***(b)*** *esquema del experimento. Miller simuló en el laboratorio las condiciones que habrían imperado en la Tierra primitiva. Hizo circular el gas hidrógeno (H_2), el vapor de agua, el metano (CH_4) y el amoníaco (NH_3) permanentemente entre el "océano" y la "atmósfera" de su dispositivo. El "océano" se calentaba, el agua se evaporaba y pasaba a la "atmósfera", donde se producían descargas eléctricas. El vapor de agua, al ser refrigerado, se condensaba y el agua líquida arrastraba las moléculas orgánicas recién formadas. Estas moléculas se concentraban en la parte del tubo que conducía al "océano". Al cabo de 24 horas, cerca de la mitad del carbono presente originalmente como metano se había convertido en aminoácidos y otras moléculas orgánicas. Ésta fue la primera evidencia experimental de la teoría de Oparin.*

Galería de imágenes

te porque muestra que ciertos compuestos orgánicos podrían haberse formado en las condiciones de la Tierra primitiva, quizás no en los mares abiertos como Oparin propuso inicialmente, pero sí en microambientes protegidos, con condiciones particulares favorables. La mayoría de los bioquímicos coinciden en que, dada la disponibilidad de moléculas precursoras y fuentes de energía existentes en la Tierra joven, las reacciones químicas productoras de aminoácidos, nucleótidos y otras moléculas orgánicas fueron inevitables. Cabe entonces preguntarnos por qué este proceso no ocurre actualmente. La respuesta es simple: las condiciones descritas por Oparin no existen ya en ninguna parte de la superficie terrestre. En la Tierra actual, las moléculas orgánicas se degradarían en presencia de oxígeno o serían devoradas por los organismos que pueblan el planeta. Además, a partir de la aparición de organismos capaces de liberar oxígeno a la atmósfera, se fue constituyendo la capa de ozono (O_3) capaz de filtrar, y así disminuir, las radiaciones ultravioleta.

Así, los seres vivos modificaron la atmósfera primitiva, los mares y cada rincón de la Tierra, lo que impidió, a su vez, la formación posterior de nueva vida a partir de sustancias inorgánicas. En ese sentido, según palabras de Oparin, ..."*por paradójico que ello pueda parecer, debemos admitir que la causa principal de la imposibilidad de la aparición de la vida en las condiciones naturales actuales reside en el hecho de que ya existe*".

Hipótesis alternativas sobre el origen de la vida

Oparin experimentó sus hipótesis utilizando un modelo al que llamó **coacervados**. Los coacervados son sistemas constituidos por distintas macromoléculas en suspensión en un fluido –sistema coloidal– que se habrían formado en la Tierra primitiva en un medio acuoso. Se han postulado modelos alternativos, entre otros, el del científico norteamericano Sidney W. Fox. En experimentos en los que simularon las condiciones existentes durante los primeros cientos de millones de años de la Tierra, Fox y sus colaboradores obtuvieron estructuras formadas por una membrana proteica –llamadas microesferas proteinoides– dentro de las cuales ocurrían reacciones químicas análogas a las de las células vivas (fig. 1-6).

Las microesferas no son células vivas, pero el hecho de que puedan formarse en el laboratorio en condiciones que simulan las de la Tierra primitiva permite proponer modelos sobre los mecanismos que podrían haber dado origen a estructuras autónomas similares.

Sin embargo, para explicar el origen de la vida es necesario responder a una pregunta fundamental: ¿cuál fue la entidad molecular capaz de acumular información genética, de producir copias de su propia estructura y de transmitirlas a la descendencia? Los biólogos actuales acuerdan en que cualquier forma ancestral de vida necesitó un rudimentario "manual de instrucciones" que pudiera ser copiado y transmitido de generación en generación, un requisito esencial para que ocurra un cambio evolutivo.

En el modelo de Fox, esta entidad molecular eran las proteínas. Muchos científicos apoyaron durante un tiempo esta posibilidad, dado que ciertas proteínas, como veremos en el capítulo 4, pueden acelerar ciertas reacciones químicas sin sufrir cambios en su estructura (capacidad catalítica).

Hoy se sabe que las proteínas no son capaces de portar información genética y transmitirla a la descendencia. Este papel lo cumplen los

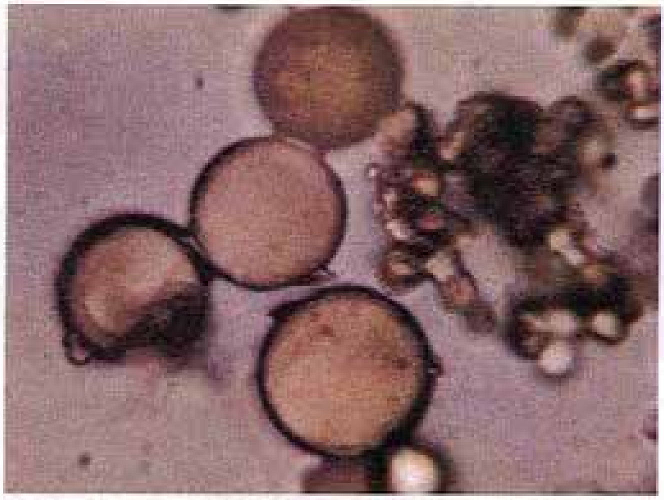


Fig. 1-6. EXPERIMENTO DE FOX. *Las microesferas proteinoides se producen mediante una serie de reacciones químicas, que comienzan con mezclas secas de aminoácidos. Cuando las mezclas se calientan a temperaturas moderadas, se forman polímeros, los cuales, en condiciones adecuadas, forman espontáneamente las microesferas. Las microesferas crecen lentamente mediante la adición del material proteinoide en solución y, finalmente, forman por gemación microesferas más pequeñas.*

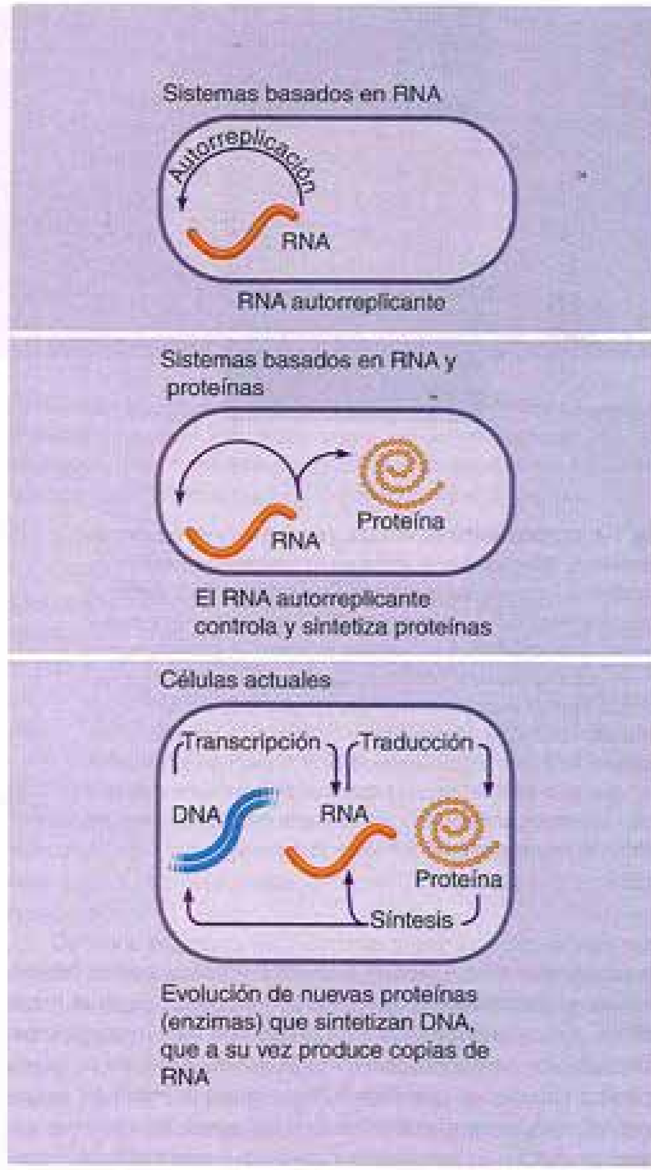


Fig. 1-7. ENSAMBLE DE MOLÉCULAS DURANTE LA EVOLUCIÓN TEMPRANA DE LA VIDA. *Posible camino evolutivo de sistemas simples autorreplicantes de moléculas de RNA hasta los sistemas presentes en las células actuales, en las cuales el DNA almacena la información genética y el RNA actúa como un intermediario en la síntesis de proteínas. En los inicios del proceso, es posible que coexistiera una inmensa variedad de diferentes moléculas de RNA surgidas por errores de copia en su duplicación. Posteriormente, el RNA habría pasado a ejercer control sobre la síntesis de proteínas. En una etapa posterior, las proteínas habrían reemplazado al RNA en la función de acelerar las reacciones químicas. Mediante un proceso aún no esclarecido, la función de almacenar la información genética de gran parte de los organismos habría sido transferida del RNA al DNA, que es menos susceptible a la degradación química. Entre los ácidos nucleicos y las proteínas se habría desarrollado una compleja y cooperativa serie de interacciones de controles y equilibrios. Así, estos compuestos, en un proceso de autoorganización, habrían resultado complementarios.*

ácidos nucleicos, generalmente el DNA (véase cap. 9). Sin embargo, el problema no queda resuelto, porque el DNA necesita de las proteínas para replicarse y, a su vez, las proteínas necesitan de la información que provee el DNA para sintetizarse. Entonces, ¿quién surgió primero? Este dilema acerca de quién tuvo primacía se asimila al viejo acertijo: "¿quién fue primero, el huevo o la gallina?".

Por otra parte, el RNA, que transporta la información para la síntesis de proteínas, se copia a partir del DNA (véase cap. 10). Es improbable que el DNA y las proteínas hayan surgido en el mismo lugar y en el mismo momento y parece también improbable que el uno pueda existir sin las otras.

Uno de los mayores desafíos de la investigación sobre el origen de la vida es dilucidar una historia posible acerca de cómo el DNA, el RNA y las proteínas aparecieron y se vincularon entre sí. La propuesta más aceptada es que el RNA habría sido el primer polímero en realizar las tareas que el DNA y las proteínas llevan a cabo actualmente en las células. El RNA podría copiarse a sí mismo a partir de sus propios componentes. Numerosos estudios de laboratorio apoyaron este argumento y se propusieron modelos que explican cómo se pudieron ensamblar las funciones del DNA, el RNA y las proteínas durante la evolución temprana de la vida (fig. 1-7).

Son muchos los trabajos realizados y las hipótesis propuestas para explicar cómo surgió el mundo de los RNA y posteriormente la vida; sin embargo, la evidencia en favor de cada una es, a lo sumo, fragmentaria. La colaboración entre químicos, bioquímicos y biólogos moleculares en la realización de experimentos aún más ingeniosos y de modelos más integradores probablemente proporcionará algunas de las piezas faltantes de este rompecabezas.

Las primeras células: algunas evidencias

Si bien no se sabe cuándo aparecieron las primeras células vivas sobre la Tierra, podemos establecer alguna suerte de escala temporal. Los fósiles más tempranos encontrados hasta el momento, semejantes a las bacterias actuales, datan de 3.500 millones de años, alrededor de



Fig. 1-8. LOS FÓSILES MÁS TEMPRANOS. *Este microfósil de células con aspecto de bacterias se encontró en Australia Occidental. Data de 3.500 millones de años y es uno de los fósiles más antiguos conocidos.*

1.100 millones de años después de la formación de la Tierra (fig. 1-8).

Hay también evidencias de vida incluso más antiguas, de alrededor de 3.800 millones de años, que no son fósiles de organismos, sino evidencias indirectas de su actividad química. Uno de estos indicios proviene de depósitos sedimentarios de la isla de Isua, al oeste de Groenlandia. Al analizar esas rocas, los investigadores encontraron una proporción inesperada entre el ^{12}C y el ^{13}C, los dos isótopos estables del carbono que se encuentran en la naturaleza (véase Apéndice 1). Los organismos vivos tienden a incorporar en forma selectiva el ^{12}C, que es levemente más ligero que el ^{13}C. En consecuencia, una proporción mayor que la habitual de ^{12}C en las rocas de Isua indicó que la presencia de alguna forma de vida habría modificado el equilibrio en que se encuentran estos dos isótopos en condiciones abióticas.

Si bien en estas rocas no se hallaron organismos fósiles, tal vez debido a que el calor y los procesos geológicos posteriores los destruyeron, la antigüedad de las evidencias químicas sugiere que los microorganismos responsables de estos desequilibrios se habrían originado incluso antes del fin del bombardeo de meteoritos que sufría la Tierra durante ese período. Los nuevos hallazgos de fósiles o de evidencias indirectas de su existencia nos acercan cada vez más al instante del inicio de la vida.

Sin embargo, es difícil esclarecer cómo en algún momento de la historia de la Tierra algún pequeño agregado de sustancias pudo atravesar la zona de penumbra que separaba lo vivo de lo no vivo, millones de años atrás.

¿Vida sólo en la Tierra?

Los estudios astronómicos y las exploraciones llevadas a cabo por vehículos espaciales no tripulados indican hasta el momento que entre los planetas de nuestro sistema solar, sólo la Tierra sustenta vida. Las condiciones en la Tierra son ideales para los sistemas vivos basados en moléculas que contienen carbono. Un factor principal es que la Tierra no está demasiado cerca ni demasiado lejos del Sol. Las reacciones químicas de las cuales depende la vida tal como la conocemos requieren agua líquida (recuadro 1-1, *El agua y los puentes de hidrógeno*) y virtualmente cesan a temperaturas muy bajas. A su vez, a temperaturas altas, los compuestos químicos complejos esenciales para la vida son demasiado inestables, de modo que en estas condiciones no pueden acumularse.

Una característica de la atmósfera de la Tierra es que filtra muchas de las radiaciones más energéticas provenientes del Sol, capaces de romper los enlaces covalentes entre los átomos de carbono. Sin embargo, permite el pasaje de la luz visible, lo que posibilitó uno de los pasos más significativos en la evolución de los sistemas vivos complejos: la fotosíntesis (véase cap. 6).

No obstante, frente a las controversias sobre el origen de la vida, algunos científicos reconocidos postularon que hasta las formas de vida más simples existentes en la actualidad son demasiado complejas para haberse originado en la Tierra, desplazando la búsqueda del origen de la vida al espacio interestelar.

La hipótesis del origen extraterrestre de la vida fue postulada por primera vez en 1906 por el físico y químico sueco Svante Arrhenius (1859-1927), quien planteó que los primeros gérmenes de la vida (esporas o bacterias) habrían llegado del espacio en meteoritos desprendidos de un planeta en el que ya habría vida. Ideas de este tipo, que han surgido una y otra vez a lo largo de la historia de la ciencia, no hacen más que desplazar el problema del origen de la vida hacia escenarios más lejanos pero no contribuyen a su comprensión, ya que no proveen una explicación acerca de los procesos involucrados en su surgimiento.

Distinta es la hipótesis de que una buena parte de la materia prima para el proceso del origen de la vida podría haber provenido del espacio interestelar. Ciertos estudios muestran que las moléculas orgánicas más simples se sintetizan espontánea y abundantemente en el espacio, de manera que es factible que hayan ingresado en la Tierra primitiva transportadas por cometas y meteoritos. Una evidencia que apoyaría esta propuesta es el hallazgo de aminoácidos en un meteorito encontrado en 1969 en Australia (fig. 1-9).

Más recientemente, en 1996, se encontró otra evidencia de que la vida podría haberse originado en otros planetas: en un meteorito proveniente de Marte hallado en la Antártida aparecieron posibles señales de organismos (fig. 1-10). Sin embargo, muchos investigadores son escépticos respecto de estos hallazgos y sugieren que las estructuras observadas en el meteorito son producto de reacciones inorgánicas. Con esta controversial evidencia en mente, podemos preguntarnos: ¿cuáles son los límites de las condiciones ambientales compatibles con la existencia de vida? (recuadro 1-2, *La vida en ambientes extremos*), ¿podría la vida haber surgido también en otro planeta? Y en ese caso, ¿tendría las características de la vida que conocemos? (véase cap. 49, La hipótesis Gaia). Muchos biólogos evolutivos señalan que si la vida se hubiera originado y evolucionado en otro planeta en forma independiente, los organismos extraterrestres no tendrían por qué compartir rasgos con los seres vivos terrestres. El fenómeno de la vida en otros escenarios podría haber sido el resultado de una combinación inimaginable de moléculas desconocidas y con propiedades completamente diferentes (recuadro 1-3, *¿Por qué no el silicio?*).

Recuadro 1-1

El agua y los puentes de hidrógeno

El agua, el líquido más abundante de la superficie terrestre, es el componente principal, en peso, de los seres vivos. Las propiedades del agua son consecuencia de su estructura molecular y son responsables de su papel protagónico en los sistemas vivos.

La molécula de agua está constituida por dos átomos de hidrógeno y un átomo de oxígeno unidos por enlaces covalentes. Es una molécula *polar*, con dos zonas débilmente negativas y dos zonas débilmente positivas, lo cual provoca la formación de enlaces débiles entre sus moléculas. Estos enlaces, que unen un átomo de hidrógeno de carga positiva débil de una molécula con un átomo de oxígeno de carga negativa débil de otra molécula, son los *puentes de hidrógeno*.



Modelo de la molécula de agua. ***(a)*** *Desde el núcleo de oxígeno de una molécula de agua se ramifican cuatro orbitales (véase Apéndice 1). Dos de los orbitales están formados por los electrones compartidos que enlazan los átomos de hidrógeno al átomo de oxígeno. Debido a la fuerte atracción que ejerce el núcleo del oxígeno hacia los electrones, los electrones que intervienen en los enlaces covalentes pasan más tiempo alrededor del núcleo de oxígeno que el que pasan alrededor de los núcleos de hidrógeno. En consecuencia, la región que se encuentra cerca de cada núcleo de hidrógeno es una zona débilmente positiva. Además, el átomo de oxígeno tiene cuatro electrones adicionales en su nivel energético exterior. Estos electrones, que no están implicados en el enlace covalente con el hidrógeno, están apareados en dos orbitales. Cada uno de estos orbitales es una zona débilmente negativa. Así, la molécula de agua, desde el punto de vista de la polaridad, tiene cuatro "vértices", dos "vértices" cargados positivamente y otros dos cargados negativamente.* ***(b)*** *Como resultado de estas zonas positivas y negativas, cada molécula de agua puede formar puentes de hidrógeno con otras cuatro moléculas de agua.*

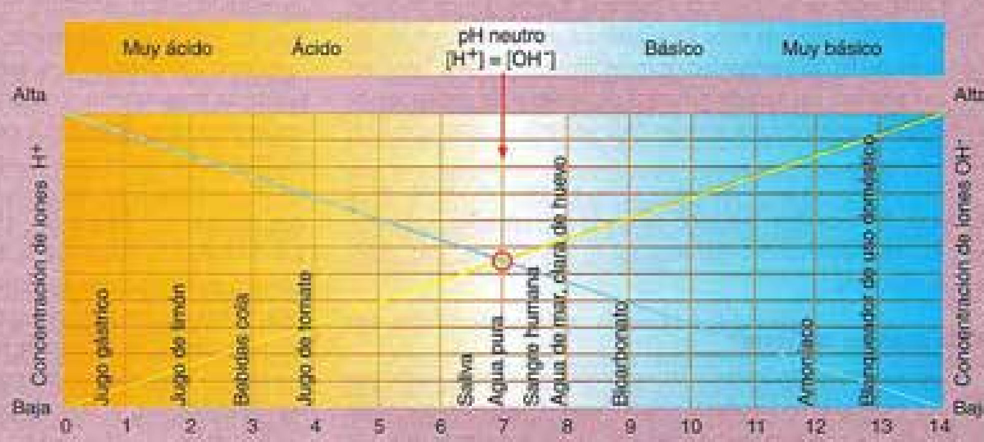
Los puentes de hidrógeno mantienen unidas a las moléculas de agua (cohesión) y, en consecuencia, el agua tiene una alta tensión superficial dada por la cohesión o la atracción mutua de las moléculas de agua y un alto calor específico (la cantidad de calor que una cantidad dada de sustancia requiere para un aumento dado de temperatura). También tiene un alto calor de vaporización (el calor requerido para que un líquido cambie a gas) y un alto calor de fusión (el calor requerido para que un sólido pase al estado líquido). Inmediatamente antes de congelarse, el agua se expande, por lo que el hielo tiene una densidad menor que el agua líquida y, como resultado, el hielo –sólido– flota en el agua líquida.

La polaridad de la molécula de agua es responsable de la adhesión del agua a otras sustancias polares, de aquí su tendencia al movimiento capilar (la combinación de la cohesión y la adhesión hace que el agua ascienda en vasos delgados). De modo similar, la polaridad del agua la hace un buen solvente para iones y moléculas polares. Las moléculas que se disuelven fácilmente en agua se conocen como *hidrófilos*. Las moléculas de agua, a raíz de su polaridad, excluyen activamente de la solución a las moléculas no polares. Las moléculas excluidas de la solución acuosa se conocen como *hidrófobas*.

El agua tiene una ligera tendencia a ionizarse, o sea, a separarse en iones H^+ (en realidad iones hidronio H_3O^+) y en iones OH^-. En el agua pura, el número de iones H^+ y el número de iones OH^- es igual a 10^{-7} mol* por litro. Una solución que contiene más iones H^+ que iones OH^- es ácida; una solución que contiene más iones OH^- que iones H^+ es básica. La escala de pH refleja la proporción de iones H^+ a iones OH^-. Una solución ácida tiene un pH inferior a 7; una solución básica tiene un pH superior a 7. Casi todas las reacciones químicas de los sistemas vivos tienen lugar en un estrecho intervalo de pH alrededor de la neutralidad. Los organismos mantienen este estrecho intervalo de pH por medio de *amortiguadores o buffers*, combinaciones de formas de ácidos débiles o bases débiles, dadores y aceptores de H^+.

* Un mol de una sustancia es la cantidad equivalente al peso molecular de dicha sustancia, expresado en gramos.

Escala de pH. La escala de pH proporciona una medida de la acidez de las soluciones. En esta escala, 7 representa un estado neutro en el que las concentraciones de H^+ y de OH^- son iguales. La línea amarilla indica los valores de concentración de H^+ correspondientes a los distintos valores de pH. La línea celeste indica los valores de concentración de OH^- correspondientes a los distintos valores de pH. En esta escala (logarítmica), una diferencia de una unidad de pH refleja una diferencia de 10 veces en la concentración de iones H^+.



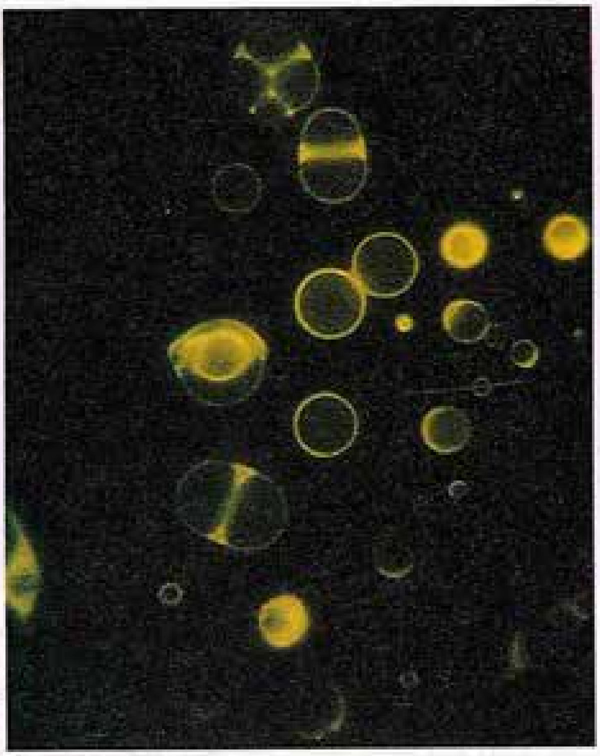


Fig. 1-9. AMINOÁCIDOS EN UN METEORITO. *Estas estructuras limitadas por membranas, separadas de la solución exterior por una bicapa lipídica, se formaron espontáneamente a partir de las moléculas orgánicas extraídas del meteorito Murchison, que cayó en Australia en 1969. Se recogieron muestras del meteorito el día que llegó a la Tierra y se conservaron en condiciones que evitaran la contaminación con material terrestre.*



Fig. 1-10. LA SUPERFICIE DE MARTE. *En 1976, las dos sondas del proyecto Viking que fueron colocadas en dos puntos distantes de la superficie de Marte mostraron áridos desiertos de un tono rojo anaranjado, salpicados de piedras sueltas. Los resultados de los experimentos realizados por esas sondas no pudieron determinar que actualmente exista vida microbiana. Sin embargo, algunos científicos suponen que algunas formas simples de vida podrían haber existido durante un período anterior en que el clima marciano era húmedo y cálido y, a medida que ese clima cambió, se habrían extinguido.*

La marcada unidad que subyace a la vida en la Tierra –es notable, el hecho de que todos los organismos compartamos el mismo mecanismo de transmisión genética basado en el DNA y el RNA– sugiere que toda la vida actual desciende de un ancestro único. Aunque es probable que durante la evolución temprana hayan existido otras formas de vida y que se hayan extinguido sin dejar rastros, actualmente no existen evidencias que sustenten esta idea.

Distintas estrategias energéticas: heterótrofos y autótrofos

Cuando aparecieron las primeras células, o estructuras semejantes a células, requirieron un aporte continuo de energía para mantenerse, crecer y reproducirse. El modo en que estas células obtuvieron la energía es en la actualidad objeto de una discusión vivaz.

Los organismos modernos y las células que los componen satisfacen sus requerimientos energéticos en una de dos formas. Algunos incorporan moléculas orgánicas del ambiente exterior, las que degradan

Recuadro 1-2

La vida en ambientes extremos

Uno de los hechos más reveladores acerca de las distintas formas posibles de vida es el amplio intervalo de condiciones ambientales en que pueden desarrollarse los microorganismos terrestres actuales. En la última década se hallaron ecosistemas bacterianos capaces de vivir en fisuras de la roca a varios kilómetros de profundidad, donde las temperaturas alcanzan más de 100 °C. Asimismo, se han descubierto bacterias que habitan a temperaturas de varias decenas de grados bajo cero en el llamado permafrost, un aglomerado de hielo y roca característico de algunas zonas de Siberia. Por su parte, las bacterias halófilas habitan en ambientes acuáticos con altísimas concentraciones de sal y las termófilas y acidófilas, en hábitat previamente considerados estériles por sus extremas acidez y temperatura. Diferentes grupos de microbiólogos hallaron vida bacteriana en ambientes tan inhóspitos como fuentes de aguas sulfuradas, cuerpos de agua hirvientes asociados con volcanes, depósitos de petróleo caliente o profundas fumarolas marinas donde emergen fluidos de cámaras magmáticas. El conocimiento de estos organismos, a los que se denominó *extremófilos*, constituye un aporte muy significativo, tanto para recrear el escenario del origen de la vida como para orientar la búsqueda de vida fuera de nuestro planeta.

Recuadro 1-3

¿Por qué no el silicio?

El silicio (número atómico 14) es más abundante que el carbono (número atómico 6) (véase Apéndice 1). Como nos indica su número atómico, el silicio también requiere cuatro electrones para completar su nivel de energía exterior. ¿Por qué entonces se lo encuentra tan raramente en la mayoría de los sistemas vivos? Porque los átomos de silicio son más grandes que los átomos de carbono y la distancia entre dos átomos de silicio es mucho mayor que la distancia entre dos átomos de carbono. Así, los enlaces entre los átomos de carbono, que se mantienen más juntos, son casi dos veces más fuertes que los enlaces entre los átomos de silicio. Como resultado de ello, el carbono puede formar cadenas largas y estables y el silicio, no.

La capacidad del carbono para formar enlaces dobles también es crucial para su papel central en el mundo biológico. Un átomo de carbono puede combinarse con dos átomos de oxígeno por medio de dos enlaces dobles; así, la molécula de dióxido de carbono formada flota en el aire como gas, libre e independiente. También se disuelve rápidamente en el agua y, por lo tanto, está disponible en ese medio para los sistemas vivos. En el dióxido de silicio, por oposición, el átomo de silicio forma enlaces simples con los dos átomos de oxígeno, dejando dos electrones sin aparear en el silicio y uno en cada oxígeno. En consecuencia, el átomo de silicio necesita ganar dos electrones para llenar su nivel de energía exterior y cada átomo de oxígeno necesita ganar un electrón. Así, los electrones no apareados rápidamente son compartidos con electrones no apareados de moléculas vecinas de SiO_2 y forman cristales, presentes finalmente en granos de arena, rocas o, con intervención biológica, en las conchillas de los organismos microscópicos como las diatomeas.



Fig. 1-11. BACTERIAS METANÓGENAS. *Las bacterias metanógenas son quimiosintéticas. Producen metano y agua a partir del dióxido de carbono e hidrógeno. Sólo pueden vivir en ausencia de oxígeno, condición común en la Tierra joven, pero actualmente existente sólo en ambientes aislados, como el fango y el cieno del fondo de lagunas (véase cap. 24).*

para obtener energía y componentes para su estructura. Estos organismos, que incluyen a todos los animales, a los hongos, y a muchos unicelulares, se denominan **heterótrofos** (del griego, *heter* "otro" y *trophos* "el que se alimenta"). Otros organismos son capaces de sintetizar moléculas orgánicas ricas en energía a partir de sustancias inorgánicas simples y, por lo tanto, no requieren moléculas orgánicas del exterior. Estos organismos se denominan **autótrofos** (del griego, *auto* "propio"). Entre los autótrofos, las plantas y varios tipos de protistas son fotosintéticos, es decir que utilizan la luz del Sol como fuente de energía para las reacciones de síntesis química. Por otra parte, ciertos grupos de bacterias llamadas quimiosintéticas obtienen la energía para sintetizar moléculas orgánicas de la energía liberada por reacciones inorgánicas.

Tanto los heterótrofos como los autótrofos están representados entre los microfósiles más antiguos. Muchos científicos sostienen que las primeras células vivas fueron heterótrofas. Según esta hipótesis, a medida que los heterótrofos primitivos aumentaron en número, comenzaron a disminuir las moléculas complejas que se habían acumulado durante millones de años, aumentando así la competencia. Entonces, las células que podían usar más eficientemente los recursos limitados fueron las que tuvieron mayor probabilidad de sobrevivir y reproducirse. En el curso del tiempo, habrían aparecido organismos autótrofos, capaces de sintetizar moléculas orgánicas a partir de materiales inorgánicos simples, lo cual habría representado una gran ventaja adaptativa que rápidamente se propagó.

Sin embargo, descubrimientos recientes sugieren que las primeras células podrían haber sido autotróficas, quimiosintéticas o fotosintéticas antes que heterotróficas. Muchas de las bacterias extremófilas que se han descubierto en los últimos años habrían sobrevivido cómodamente en las condiciones de la Tierra primitiva (fig. 1-11). Es probable que sin los autótrofos, la evolución de la vida en la Tierra pronto habría llegado a un callejón sin salida, ya que por medio de procesos como la fotosíntesis, la energía capturada de fuentes como el Sol por los autótrofos fotosintéticos alcanza y sustenta a todas las otras formas de vida.

Dos tipos de células: procariontes y eucariontes

Como vimos en la Introducción, la **teoría celular** es uno de los fundamentos de la biología moderna. Esta teoría afirma que:

- todos los organismos vivos están compuestos por una o más células;
- las reacciones químicas de un organismo vivo, incluidos los procesos que liberan energía y las reacciones biosintéticas, ocurren dentro de las células;
- las células se originan de otras células;

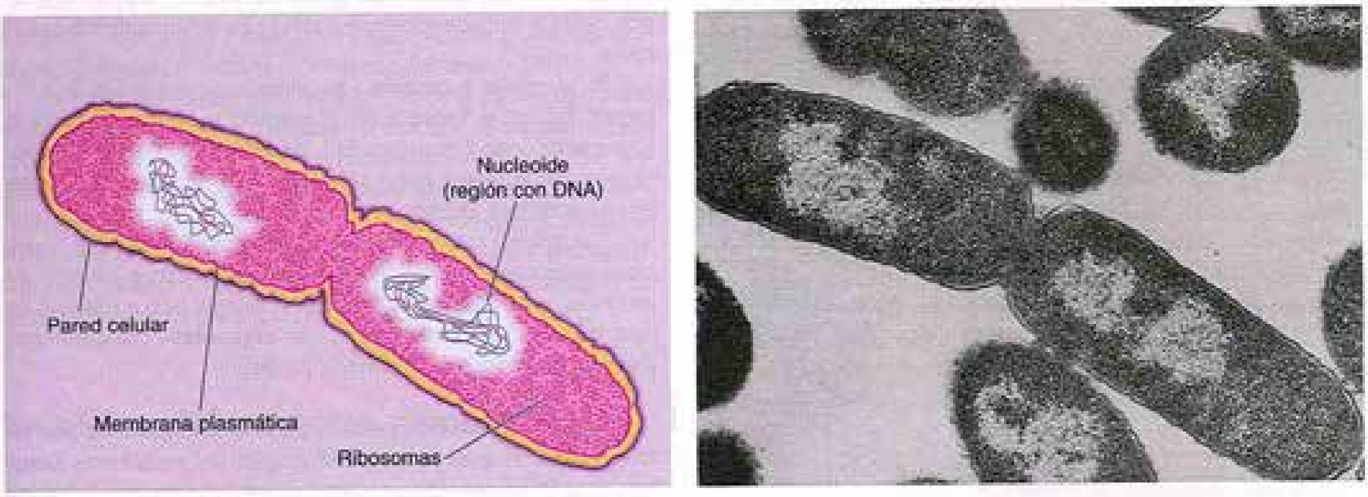


Fig. 1-12. UN ORGANISMO PROCARIONTE *Esquema y microfotografía electrónica de células de Escherichia coli, un procarionte heterótrofo, tal vez el organismo más estudiado. El material genético (DNA) se encuentra en la zona más clara, en el centro de cada célula. Esta región no delimitada por membrana se llama nucleoide. Los pequeños granos densos del citoplasma son los ribosomas. Las dos células del centro se acaban de dividir y no se han separado completamente.*

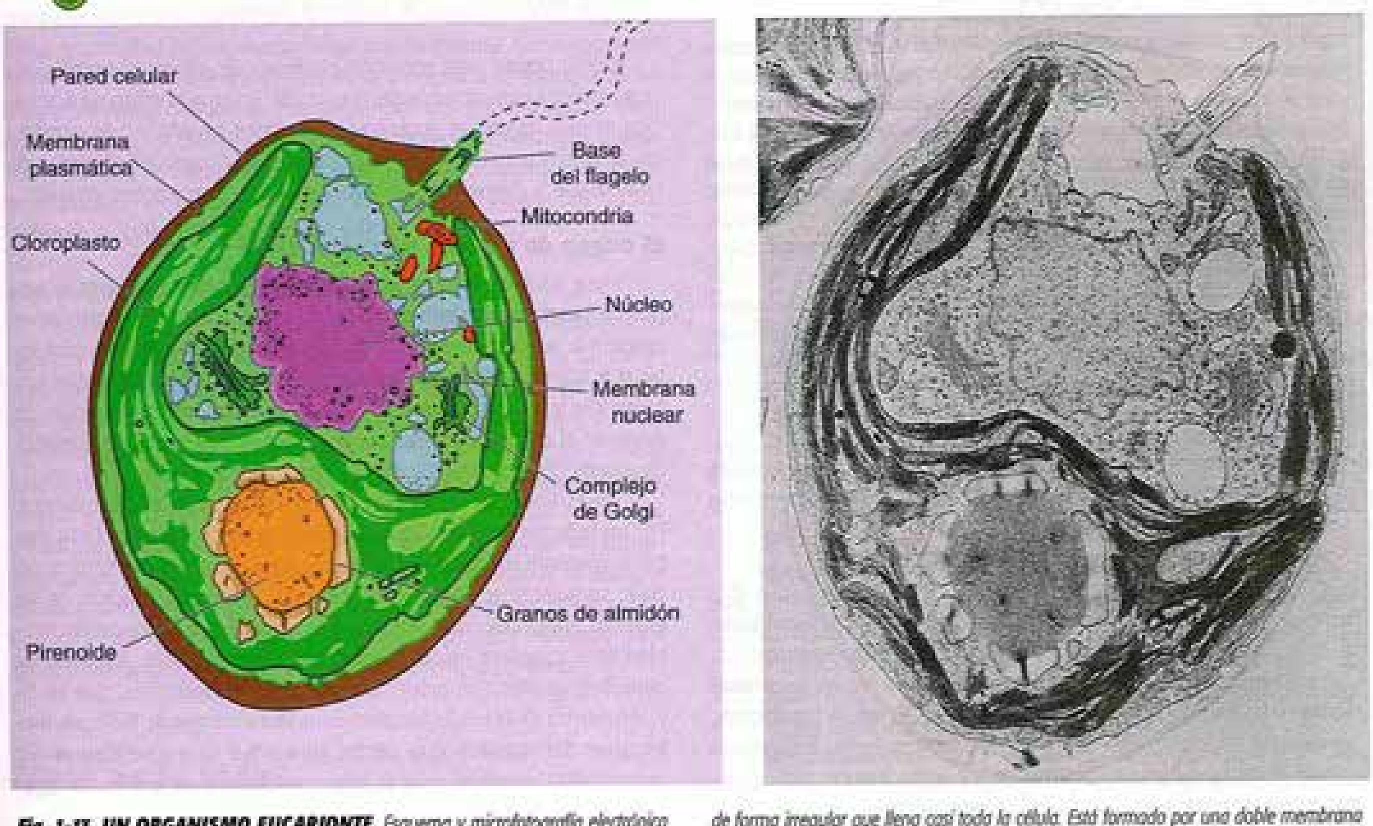


Fig. 1-13. UN ORGANISMO EUCARIONTE. *Esquema y microfotografía electrónica de Chlamydomonas, un organismo unicelular eucarionte fotosintético. El núcleo está rodeado por una membrana nuclear doble. La organela más destacable es el cloroplasto de forma irregular que llena casi toda la célula. Está formado por una doble membrana y es el lugar donde se realiza la fotosíntesis. Otras organelas son las mitocondrias, que proporcionan energía para las actividades de la célula.*

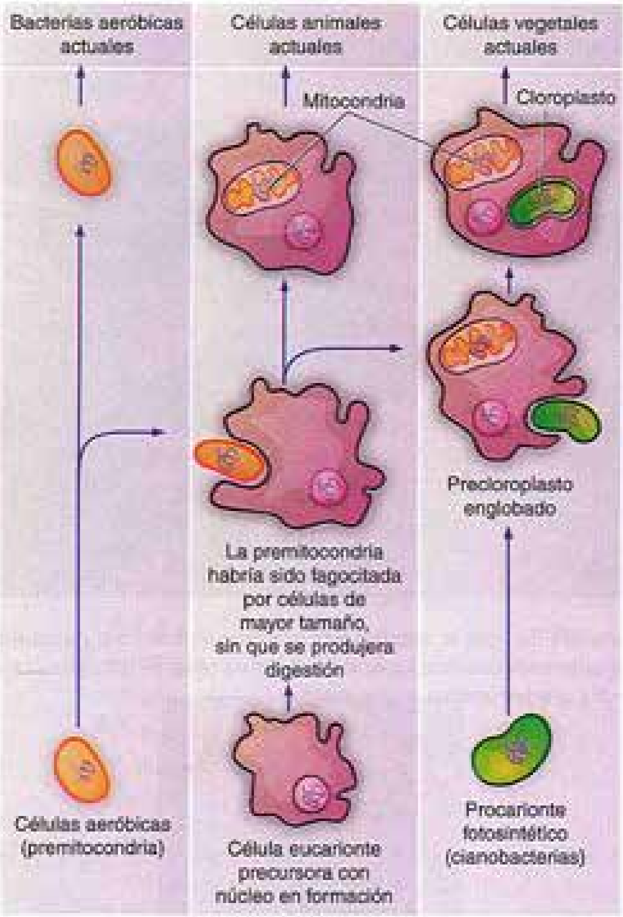


FIG. 1-14. TEORÍA ENDOSIMBIÓTICA. *Según la teoría endosimbiótica, hace aproximadamente 2.500 millones de años, cuando la atmósfera era ya rica en oxígeno proveniente de la actividad fotosintética de las cianobacterias, ciertas células procariontes habrían comenzado a utilizar este gas en sus procesos metabólicos de obtención de energía. La capacidad de utilizar el oxígeno habría conferido una gran ventaja a las células aeróbicas, que habrían prosperado y proliferado. En algún momento, estos procariontes aerobios habrían sido fagocitados por células de mayor tamaño, sin que se produjera una digestión posterior. Algunas de estas asociaciones simbióticas habrían resultado favorables: los pequeños huéspedes aerobios habrían hallado nutrientes y protección en las células hospedadoras, mientras que éstas obtenían beneficios energéticos de su huésped. Esto les permitió conquistar nuevos ambientes. Así, células procariontes respiradoras originalmente independientes se habrían transformado en las actuales mitocondrias.*

- las células contienen la información hereditaria de los organismos de los cuales son parte, y esta información pasa de células progenitoras a células hijas.

Toda la evidencia disponible indica que hay una continuidad ininterrumpida entre las primeras células primitivas que aparecieron sobre la Tierra y las células modernas y los organismos que ellas componen.

Existen dos tipos fundamentalmente distintos de células: las **procariontes** y las **eucariontes** (fig. 1-12 y 1-13). Entre los procariontes, a su vez, las características bioquímicas permiten reconocer dos grandes grupos: Bacteria y Archaea. Así, actualmente se reconocen tres grandes dominios que agrupan a los seres vivos: Bacteria, Archaea y Eukarya (véase Sección 5); los dos primeros agrupan procariontes unicelulares y coloniales y el último a todos los organismos formados por células eucariontes.

En las células procariontes ("antes de un núcleo"), el material genético es una molécula grande y circular de DNA a la que están débilmente asociadas diversas proteínas. Está ubicado en una región definida llamada *nucleoide* y carece de una membrana que lo rodee.

En las células eucariontes (del griego *eu*, que significa "buen" y *karyon*, "núcleo" o "centro"), por el contrario, el DNA es lineal y está fuertemente unido a proteínas. Está rodeado por una doble membrana, la envoltura nuclear, que lo separa de los otros contenidos celulares en un núcleo bien definido.

El citoplasma contiene una enorme variedad de moléculas y complejos moleculares especializados en distintas funciones celulares. En las células eucariontes, varias funciones se llevan a cabo en diversas estructuras rodeadas por membranas –las **organelas**– que constituyen distintos compartimientos dentro del citoplasma.

El registro fósil revela que los primeros organismos vivos eran células semejantes a los procariontes actuales. Los procariontes fueron las únicas formas de vida en nuestro planeta durante casi 2.000 millones de años, hasta que aparecieron los eucariontes.

Si comparamos las células eucariontes con las procariontes, las eucariontes son evidentemente más complejas. Sin embargo, las numerosas semejanzas en su composición y funcionamiento no dejan dudas acerca de su parentesco.

El origen de los primeros eucariontes en un mundo de procariontes fue una de las transiciones evolutivas principales, sólo precedida en orden de importancia por el origen de la vida.

Cómo ocurrió esta transición es objeto de ardientes discusiones. Una hipótesis que actualmente cuenta con un amplio grado de aceptación es que las células eucariontes, de mayor tamaño y más complejas, se originaron cuando ciertos procariotas se alojaron en el interior de otras células y dieron lugar en algunos casos a asociaciones estables.

El origen de algunas organelas clave

Hace 30 años, la investigadora estadounidense Lynn Margulis propuso la **teoría endosimbiótica** (*endo* significa interno y *simbionte* se refiere a la relación de beneficio mutuo entre dos organismos) para explicar el origen de algunas organelas eucariontes, especialmente las mitocondrias y los cloroplastos (fig. 1-14). Esta interpretación no es extensiva al origen de la membrana nuclear, la cual se habría establecido a partir de una invaginación de la membrana celular.

Varias líneas de evidencia sustentan la teoría endosimbiótica. Por un lado, es sugestivo que las mitocondrias contengan DNA propio y diferente del DNA nuclear, una única molécula continua o circular, semejante al DNA de las bacterias. Asimismo, muchas de las enzimas presentes en las membranas celulares de las bacterias también se encuentran en las membranas mitocondriales. Además, las mitocondrias sólo son producidas por otras mitocondrias, que se dividen dentro de la célula hospedadora. Recientemente, biólogos moleculares demostraron que ciertos genes que se encuentran en las mitocondrias tienen el mismo origen evolutivo que genes de organismos procariontes.

De forma análoga, se cree que los cloroplastos se incorporaron cuando ciertos procariontes fotosintéticos fueron ingeridos por células

eucariontes no fotosintéticas de mayor tamaño, que ya poseían núcleo y mitocondrias.

Se piensa que estas simbiosis habrían ocurrido en forma independiente en varios linajes y dado origen a los distintos grupos de eucariontes fotosintéticos modernos (véase cap. 25, ensayo 25-1).

La mayor complejidad de la célula eucarionte la dotó de un número de ventajas que finalmente posibilitaron la evolución de organismos *pluricelulares* o *multicelulares*. Las células eucariontes son más eficientes desde el punto de vista metabólico, dado que, debido a la presencia de membranas, las funciones se reparten en compartimientos específicos. Son de mayor tamaño y son capaces de llevar muchísima más información genética que la célula procarionte, suficiente, por ejemplo, para especificar los caracteres básicos de una planta de roble o de un ser humano.

En busca del ancestro común

La construcción de un árbol genealógico que refleje el parentesco de los tres principales grupos de organismos actuales (Bacteria, Archaea y Eukarya), sobre la base de datos comparativos de moléculas complejas como el RNA que forma parte de los ribosomas (véase cap. 2, Las estructuras en las que se sintetizan las proteínas: los ribosomas), muestra que ninguna de las tres ramas es anterior a las otras dos, aunque el registro fósil pone en evidencia el origen más reciente de los eucariontes. Las tres derivan de un único ancestro común, al que se ha denominado *progenote, ancestro universal* o *LUCA* (de sus iniciales en inglés, *Last Universal Common Ancestor*). Las diferencias existentes entre bacterias, archaeas y eucariontes serían el resultado de la evolución independiente de cada uno de estos grupos. Carl Woese, microbiólogo estadounidense que ha propuesto este modelo, plantea que el proceso de divergencia temprana entre las tres ramas habría ocurrido durante un período de intenso cambio evolutivo en el que a los cambios en la información genética –las mutaciones– se les sumaba un intenso intercambio de información genética entre distintas poblaciones celulares (transferencia horizontal) (véase cap. 23, La clasificación de los reinos y los dominios).

Los orígenes de la multicelularidad

Según el registro fósil, los primeros organismos multicelulares aparecieron hace apenas 750 millones de años (fig. 1-15). Se considera que los principales grupos de multicelulares (protistas pluricelulares –algas–, hongos, plantas y animales) evolucionaron a partir de diferentes eucariontes unicelulares. Las células de los organismos multicelulares modernos son muy semejantes a las de los eucariontes unicelulares: están limitadas por una membrana idéntica a la membrana celular de un eucarionte unicelular y sus organelas comparten la misma estructura. Las células de los organismos multicelulares difieren de los eucariontes unicelulares en que cada tipo celular se especializa y lleva a cabo una función determinada. Sin embargo, cada una sigue siendo notablemente una unidad con mantenimiento autónomo.

¿Qué es la vida?

Toda persona es capaz de reconocer ciertas características comunes que reúnen bajo la noción de "ser vivo" a un hombre, un insecto y una planta, y es capaz también de diferenciarlos de lo no vivo. Pero, ¿cuáles son esas características comunes propias del mundo viviente? Aunque reconocibles, son difíciles de definir.

Las características de los seres vivos

Si hay algo que todos los seres vivos comparten es una *historia evolutiva* que se refleja en cada una de sus características y permite diferenciarlos de aquello que no está vivo. Los fundamentos de la biología moderna incluyen no sólo la evolución, sino también otros principios que subyacen a los procesos evolutivos y que se encuentran tan bien establecidos que los biólogos raras veces los discuten.

Estos principios, al igual que la evolución, se expondrán con mayor detalle a lo largo de este texto, pero deben tenerse en cuenta desde el inicio ya que son los pilares de lo que llamamos *vida* (ensayo 1-1, *Ni máquinas, ni fuerza vital: simplemente sistemas vivos* y ensayo 1-2, *El problema de la generación espontánea*).

Los seres vivos: una organización jerárquica

Niveles de organización

Los seres vivos son sistemas altamente organizados y complejos. Uno de los principios fundamentales de la biología establece que los seres vivos obedecen a las leyes de la física y la química. Pero el análisis de estos niveles no es suficiente para comprenderlos ya que, aunque los organismos están constituidos por los mismos componentes químicos –átomos y moléculas– que los objetos inanimados, son sistemas integrados cuyas propiedades distintivas exceden a las que resultan de considerar la suma de esos átomos y moléculas individuales. El **nivel de organización** más simple de la materia es el **subatómico**. En este nivel se encuentran principalmente los protones, los neutrones y los electrones que constituyen los **átomos**. En un siguiente nivel, los átomos individuales forman **moléculas**. El nivel molecular contiene los niveles atómico y subatómico y moléculas más complejas o macromoléculas formadas a partir de moléculas simples.

Las interacciones entre los componentes de un nivel dan lugar a propiedades nuevas y diferentes de las que caracterizan el nivel anterior. Por ejemplo, a temperatura ambiente (aproximadamente entre 18 y 30 °C), el oxígeno y el hidrógeno son gases. El agua –molécula compuesta por hidrógeno y oxígeno– es líquida a esas temperaturas y tiene propiedades muy distintas de las de cada uno de estos gases.

En un nuevo nivel de organización surge la propiedad más notable de todas, la vida, en la forma de organismos unicelulares o multicelulares. Como establece la teoría celular (véase fig. I-13) todos los organismos vivos están compuestos de una o más **células**. Este concepto es de gran importancia en biología, porque coloca el énfasis en la uniformidad básica de todos los sistemas vivos y así provee un fundamento a las similitudes encontradas en una amplia diversidad de organismos.

Las células vivas especializadas se organizan en **tejidos** como el epitelial, conectivo y nervioso, los que a su vez pueden constituir **órganos** como el hígado, el tracto intestinal o el cerebro humano, que presentan un grado extraordinario de complejidad. Sin embargo, el cerebro es, a su vez, parte de una entidad mayor, el *sistema nervioso*, con nuevas propiedades que a su vez dependen de las del cerebro (fig. 1-16).

El **organismo** individual no es el nivel último de organización biológica. Como veremos en la Sección 8, los organismos interactúan y, así, constituyen parte de un sistema más vasto de organización, las **poblaciones**. Éstas, a su vez, constituyen las **comunidades** que forman un **ecosistema**. El nivel último de organización, la biosfera, compren-

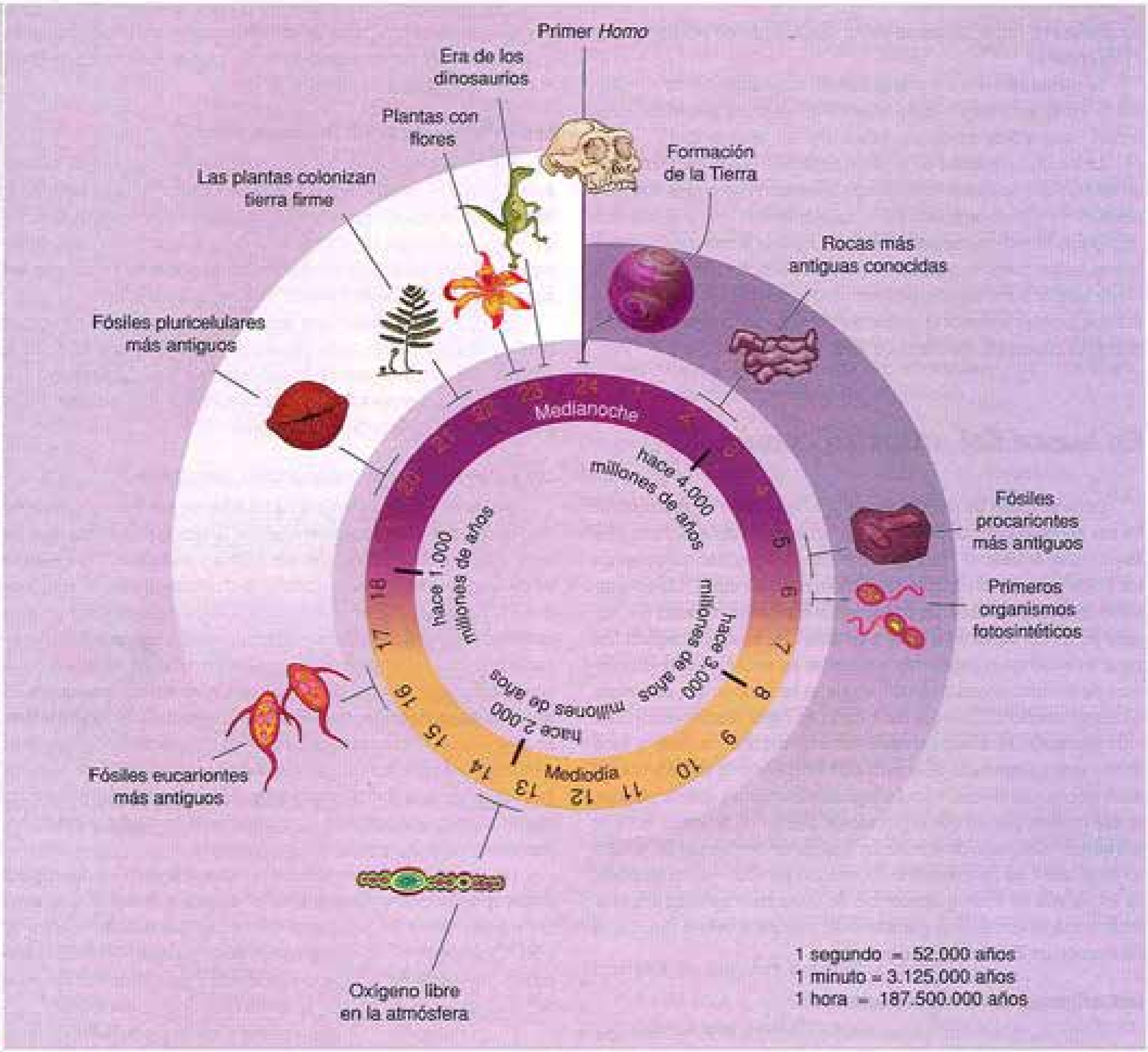


Figura interactiva

FIG. 1-15. REPRESENTACIÓN DEL TIEMPO BIOLÓGICO. *Esta representación del tiempo biológico en horas muestra los sucesos más importantes de la historia biológica durante los 4.600 millones de años de la Tierra condensados en un día. La vida aparece relativamente temprano, antes de las 6 de la mañana, en una escala de tiempo de 24 horas. Los primeros seres pluricelulares no surgen hasta bien entrada la tarde y* Homo, *el género al cual pertenecemos los humanos, hace su aparición casi al acabar el día, a sólo 30 segundos de la medianoche.*

de no sólo la gran diversidad de plantas, animales y microorganismos y sus interacciones mutuas, sino también las características físicas del ambiente y del propio planeta Tierra. En períodos largos, estas interacciones dan lugar al cambio evolutivo. En una escala de tiempo más corta, determinan la organización de las comunidades de organismos vivos que encontramos a nuestro alrededor.

Los seres vivos: sistemas abiertos que almacenan y procesan información

Otro rasgo fundamental que caracteriza a la vida es que los seres vivos intercambian sustancias y energía con el medio externo funcionando como un *sistema abierto*. Las sustancias que ingresan en un organismo se incorporan a una red de reacciones químicas en las que se degradan o se utilizan como unidades para la construcción de compuestos más complejos.

Los organismos vivos son "expertos" en la conversión energética. El conjunto de reacciones químicas y de transformaciones de energía, incluidas la síntesis y la degradación de moléculas, constituyen el **metabolismo**.

Otra capacidad crucial para la vida es que los organismos son capaces de mantener un medio interno estable dentro de ciertos límites a pesar de que intercambian materiales continuamente con el mundo

ENSAYO 1-1

Ni máquinas, ni fuerza vital: simplemente sistemas vivos

Historia de la biología
Preguntas sobre la vida: 1707 y 1828

Durante los siglos XVII y XVIII coexistían dos concepciones antagónicas acerca de la vida. Una de ellas, formulada por la escuela *mecanicista*, sostenía que el cuerpo de los organismos trabaja esencialmente como una máquina; los brazos y las piernas se mueven como palancas, el corazón como una bomba, los pulmones como fuelles y el estómago como un mortero. Estos modelos mecánicos simples eran de gran utilidad para la comprensión del funcionamiento del cuerpo animal. El filósofo francés René Descartes (1596-1650) fue un destacado defensor de este punto de vista.

Sin embargo, muchos biólogos prominentes creían que los sistemas vivos son esencialmente diferentes de los sistemas no vivos y que los primeros se caracterizan por poseer un "espíritu vital" que los capacita para desempeñar actividades que sólo pueden llevar a cabo los organismos vivos. Esta concepción se conoce como *vitalismo* y a quienes la proponían, como *vitalistas*.

En el siglo XIX, el enfoque del debate acerca de las características distintivas de los sistemas vivos había cambiado. La discusión pasó entonces a centrarse en si la química de los organismos vivos está gobernada o no por los mismos principios que la química experimental de laboratorio. Los vitalistas sostenían que las operaciones químicas llevadas a cabo por los tejidos vivos no podían desarrollarse experimentalmente en el laboratorio y clasificaban a las reacciones en dos categorías: "químicas" y "vitales", según ocurrieran fuera o dentro de un organismo vivo, respectivamente.

En el siglo XIX, el principal exponente del vitalismo era el químico y biólogo francés Louis Pasteur (1822-1895), quien sostenía que los cambios que ocurrían cuando el jugo de fruta se transformaba en vino eran "vitales", de modo que podían ser llevados a cabo sólo por células vivas, las células de levadura. A pesar de los muchos avances que se produjeron en la química, esta etapa de la controversia en el campo de la biología duró hasta casi terminar el siglo. En 1898, los químicos alemanes Edward y Hans Buchner mostraron que una sustancia extraída de las levaduras podía producir fermentación fuera de la célula viva. A esta sustancia se le dio el nombre de *enzima*, derivada del griego *zyme*, "levadura" o "fermento". Así se demostró que una reacción hasta entonces considerada "vital" era sólo una reacción química, y la discusión sobre el vitalismo finalmente se dejó de lado.

La comprensión de que los sistemas vivos "obedecen" a las leyes de la física y de la química abrió una nueva era en la historia de la biología. Se comenzó a estudiar un número creciente de organismos desde el punto de vista de su composición y de las reacciones químicas que tenían lugar dentro de ellos. Sin embargo, como ya se mencionó, el estudio de los seres vivos no puede ser reducido simplemente a los principios fisicoquímicos.



René Descartes, en su libro Tratado del hombre, propuso que el cuerpo humano funciona como una máquina.

externo. Su composición química es muy diferente del ambiente que los rodea. Esto es posible por el fenómeno de **homeostasis**. Los seres vivos son homeostáticos, es decir, "se mantienen relativamente estables". En los seres vivos, los cientos de miles de reacciones químicas que se producen forman parte de un sistema coordinado en el tiempo y en el espacio, lo cual le permite al organismo mantener su identidad bioquímica y funcional pese a las cambiantes condiciones del medio exterior. Los seres vivos también intercambian información; obtienen información del medio que los rodea y, de esa manera, son capaces de responder a las condiciones ambientales. La información proveniente del ambiente se incorpora a través de *diversos dispositivos sensoriales* (fig. 1-17).

La capacidad de autorregulación y de autoconservación y de reaccionar frente a estímulos se sustenta en la existencia de algo semejante a un "manual de instrucciones" que orienta el desarrollo y el funcionamiento del individuo: el *material genético*. El tipo de información contenida en el DNA también se intercambia entre organismos similares, tema que trataremos más adelante al referirnos a la perpetuación de la vida.

Las diversas estructuras y funciones con las que cuentan los seres vivos se encuentran contenidas en el material genético y son el resultado de una larga historia de interacción con el ambiente donde la selección natural ha dejado su huella (véase Sección 4).

Los seres vivos se perpetúan

Una de las características más sorprendentes de los seres vivos es su capacidad de reproducirse, de transmitir información a su descendencia y así generar nuevos seres vivos con sus mismas características. Sin esta capacidad, no podrían persistir en el tiempo, generación tras generación.

Los organismos, en general, atraviesan un ciclo vital en el cual crecen, se desarrollan y se reproducen (fig. 1-18). Mientras crecen, los organismos se transforman. La **reproducción** y las transformaciones de un organismo pueden ser tan simples como las de una bacteria que

Niveles de organización

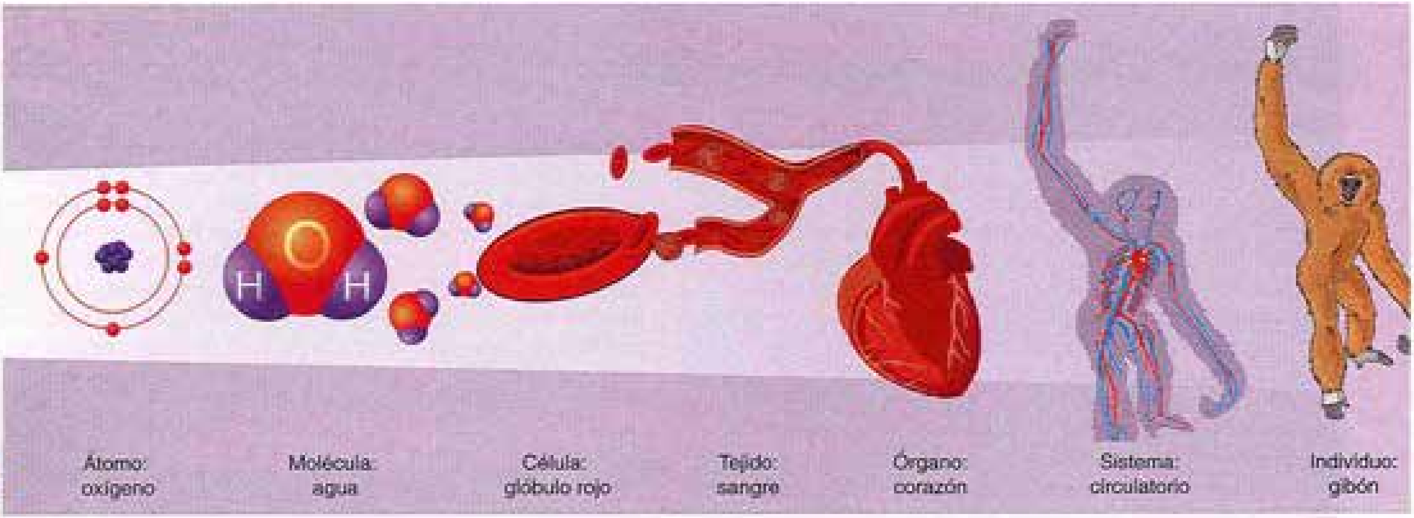


Fig. 1-16. NIVELES DE ORGANIZACIÓN. *En este esquema se representan sucesivamente los distintos niveles de organización desde los átomos hasta la biosfera.*



Fig. 1-17. ÓRGANOS SENSORIALES. *Un bivalvo, la vieira calicó (Aequipecten gibbos). Sus brillantes "ojos" azules son visibles entre los tentáculos.*



se divide en dos o tan complejas como las que ocurren durante la fecundación, el desarrollo y la metamorfosis de un anfibio. En forma general, el desarrollo abarca todos los cambios que se producen durante la vida de un organismo.

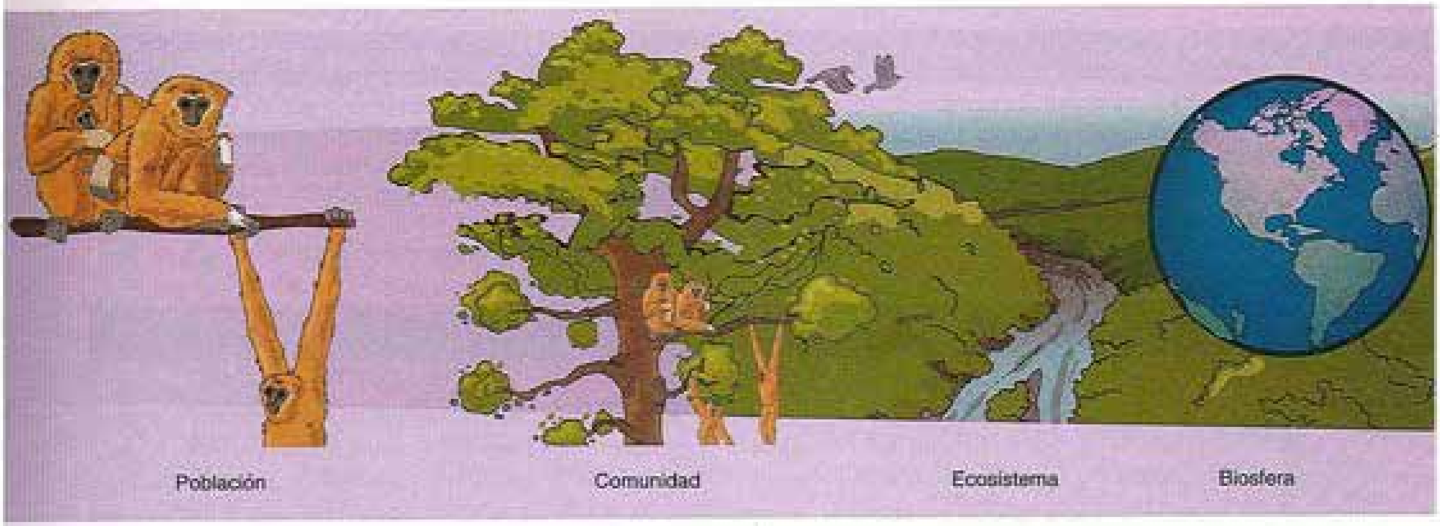
La reproducción ocurre con una fidelidad sorprendente y aun así, como veremos en la Sección 4, se producen variaciones que suministran la materia prima sobre la que ocurre la evolución.

Las formas de vida: unidad y diversidad

Si bien los seres vivos comparten muchas características, existen en una gran **diversidad** de formas y funciones y esto es consecuencia del proceso evolutivo. Compartimos este planeta con más de veinte millones de especies diferentes de organismos enormemente diversos en la organización de sus cuerpos, en sus patrones de reproducción, crecimiento y desarrollo, y en su comportamiento. A pesar de la diversidad abrumadora de organismos existentes, cuando se agrupan y se clasifican siguiendo criterios adecuados, surgen no sólo patrones de similitudes y diferencias, sino también las relaciones históricas entre los distintos grupos. En la Sección 4 consideraremos estos patrones y relaciones en detalle y en la Sección 5 presentaremos una maravillosa variedad de organismos siguiendo sus relaciones de parentesco.

Respecto del origen de la vida, el estado actual del problema merece una última reflexión, ya que existe una disputa entre las explicaciones que hoy proporciona la ciencia y la interpretación de la vida como el resultado de un plan concebido por una fuerza sobrenatural, plasmada en la llamada "teoría del diseño inteligente" (véase cap. 17, ensayo 17-4). Al respecto, el investigador mexicano Antonio Lazcano Araujo, reconocido especialista en la investigación del origen de la vida ha planteado re-

Fig. 1-18. PERPETUACIÓN DE LA VIDA. *Los organismos vivos crecen y se desarrollan. Por medio de estos procesos, una sola célula viva, como la célula huevo, se transforma en un árbol o en un elefante o, como se muestra aquí, en una cebra recién nacida.*



ENSAYO 1-2

El problema de la generación espontánea

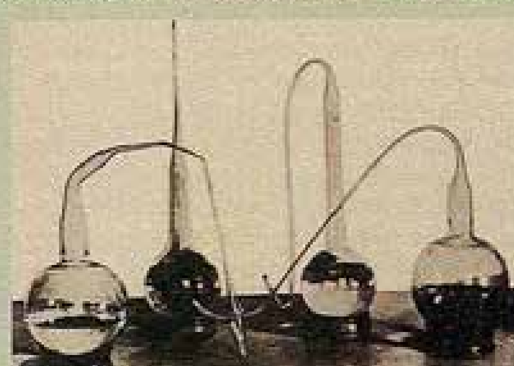
Historia de la biología
Preguntas sobre la vida - 1858-1864

Durante la Edad Media y hasta el siglo XVI predominó la idea de que la generación de los organismos siempre involucraba la intervención de un acto de creación divina. En el siglo XVII comenzó a retomar fuerza una idea vinculada con mitos y observaciones de distintos pueblos de la antigüedad: la de que algunos seres vivos podían surgir por generación espontánea, a partir de sustancias inertes del medio ambiente. Esta interpretación fue objeto de un largo debate que duró unos 200 años.

Desde la época de Aristóteles, la mayoría de los naturalistas creía que algunos seres vivos, como los gusanos, los insectos, las ranas y las salamandras podían originarse repentinamente a partir de materia inorgánica. En el siglo XVII, Francesco Redi llevó a cabo un experimento famoso en el que puso carne en descomposición en un grupo de recipientes de boca ancha, algunos con tapas, algunos cubiertos con una tela delgada y otros abiertos, y demostró que aparecían larvas solamente en los frascos abiertos, en los que las moscas podían acceder a la carne para depositar sus huevos.

Sin embargo, el advenimiento de la microscopía en el siglo XVIII llevó a que se reavivara con fuerza la creencia en la generación espontánea, pero ahora referida a los microorganismos. Aparentemente, sólo era necesario poner sustancias en descomposición en un lugar cálido durante un corto período y las minúsculas "bestias vivas" aparecían bajo la lupa ante los propios ojos del observador. John Needham (1713-1781), un naturalista inglés, y el investigador italiano Lázaro Spallanzani (1729-1799) sostuvieron una célebre disputa acerca del origen de los microorganismos en caldos de cultivo. Needham atribuía la presencia de microorganismos en los caldos a una "fuerza vital". Spallanzani realizó experimentos hirviendo el contenido de los frascos, algunos de los cuales estaban sellados y otros no, y demostró que en los frascos sellados no se observaban microorganismos. Needham, sin embargo, objetó a Spallanzani, argumentando que sus procedimientos habrían destruido la "fuerza vital". En 1860, la controversia continuaba. En 1864, Louis Pasteur ideó nuevos experimentos para mostrar que los microorganismos aparecían sólo como resultado del ingreso de aire contaminado con gérmenes, y no "espontáneamente" como sostenían sus opositores.

En sus experimentos usó matraces con cuello de cisne que permitían la entrada del oxígeno, considerado necesario para la vida, pero que impedían la entrada de bacterias, esporas de hongos y otros tipos de microorganismos, los cuales quedaban atrapados en los cuellos. Así se evitaba que el contenido de los matraces se contaminara. Pasteur mostró que si se hervía el líquido en el matraz (procedimiento que permitía matar a los organismos ya presentes) y se dejaba intacto el cuello del frasco, no aparecía ningún microorganismo. Sólo si se rompía el cuello curvado del matraz, lo que permitía que los contaminantes entraran en el frasco, aparecerían microorganismos. Algunos de sus matraces originales, todavía estériles, permanecen en exhibición en el Instituto Pasteur de París. Notablemente, al mismo tiempo que la idea de la generación espontánea quedaba definitivamente refutada por los experimentos de Pasteur, el problema del origen de la vida quedaba relegado, dado que los científicos del siglo XIX no disponían aún de una explicación alternativa para este acontecimiento. Recién 50 años más tarde, Oparin y Haldane proporcionaron un marco teórico para interpretar el proceso del origen de la vida y este problema se tornó susceptible de ser experimentado.



Instrumentos de Pasteur. Retortas de cuello de cisne que utilizó Pasteur para invalidar el argumento de que en recipientes cerrados herméticamente, como los utilizados en experimentos anteriores, no ocurría generación espontánea, porque se excluía el aire. Estos matraces permitían la entrada de oxígeno, que se consideraba esencial para la vida, pero sus largos cuellos curvos atrapaban las esporas de los microorganismos y, por lo tanto, protegían de la contaminación a los medios de cultivo de los matraces.

cientemente: ... "por más imperfecto que sea, el actual marco de interpretación de la evolución es suficientemente rico como para que no se requiera apelar a concepciones sobrenaturales o religiosas tales como la propuesta por el enfoque de 'diseño inteligente'. Que las evidencias científicas sean incompletas no constituye una evidencia a favor del creacionismo. Aunque sigan existiendo saludables desacuerdos en este tema, los científicos conciben estos debates como desafíos, no como razones para abandonar sus argumentos o sus datos. El hecho de que actualmente sea posible reconstruir el origen de la vida, aunque sea con una precisión imperfecta, es una buena causa para celebrar: se trata de logro intelectual de primer orden, que ilumina una de las preguntas existenciales fundamentales".

En síntesis

Se forma la tierra

1. Nadie sabe con exactitud cuándo o cómo comenzó su existencia la célula viva. Las evidencias disponibles sugieren que los precursores de las primeras células surgieron en forma espontánea, mediante el autoensamblaje de moléculas simples.
2. El Universo habría comenzado con una gran explosión o "Big Bang". Antes de esta explosión, probablemente toda la energía y la materia se encontraban en forma de energía pura, comprimida en un punto. Según este modelo, a medida que el Universo se expandió, su temperatura descendió y la energía se fue convirtiendo en materia. Primero habrían aparecido las partículas subatómicas, los neutrones y los protones, luego se habrían combinado formando los núcleos atómicos. Más tarde, cuando la temperatura descendió aún más, la carga positiva de los protones habría atraído a los electrones, cargados negativamente, y se habrían formado los primeros átomos.
3. Hace unos 4.600 millones de años, una condensación de gas y polvo habría comenzado a formar el Sistema Solar. Al enfriarse la Tierra primitiva, los materiales más pesados se habrían reunido en un denso núcleo central y en la superficie se formó una corteza. Se postula que la atmósfera estaba formada principalmente por hidrógeno y helio, que pronto escaparon al espacio y fueron reemplazados por los gases presentes en las emanaciones volcánicas y el agua en estado de vapor proveniente del interior del planeta. Al bajar aún más la temperatura, el agua se condensó y formó los océanos.

Comienza la vida

4. Toda la vida que existe en el planeta habita un área denominada biosfera, que abarca toda la superficie terrestre y se extiende entre 8 y 10 kilómetros hacia el espacio y otro tanto hacia las profundidades del mar.
5. Las células vivas poseen cuatro características que las distinguen de otros sistemas químicos: una membrana que las separa del ambiente circundante y les permite mantener su identidad bioquímica; enzimas esenciales para las reacciones químicas de las que depende la vida; capacidad para replicarse generación tras generación; posibilidad de evolucionar a partir de la producción de descendencia con variación.
6. El primer conjunto de hipótesis contrastables acerca del origen de la vida fue propuesto por A. I. Oparin y J. B. Haldane, quienes postularon que la aparición de la vida fue precedida por un período de evolución química. Probablemente no había, o había muy poco, oxígeno libre y los elementos mayoritarios que forman parte de todos los seres vivos (hidrógeno, oxígeno, carbono y nitrógeno) estaban disponibles en el aire o en el agua. La energía abundaba en forma de calor, rayos, radiactividad y radiación solar. En estas condiciones, en microambientes relativamente protegidos de las severas condiciones ambientales, se habrían formado moléculas de complejidad creciente. La evolución química habría sido seguida por la evolución prebiológica de los sistemas plurimoleculares. La complejidad siguió aumentando y condujo a la aparición de un metabolismo sencillo.
7. En 1953, Stanley Miller aportó las primeras evidencias experimentales a favor de la teoría de Oparin. Miller demostró que casi cualquier fuente de energía puede convertir moléculas simples en una variedad de compuestos orgánicos complejos. Aunque ahora se considera que la atmósfera primitiva no se parecía a la que simuló Miller, su experimento demostró que la formación espontánea de sustancias orgánicas a partir de moléculas inorgánicas simples es posible.
8. Cualquier forma ancestral de vida necesitó un rudimentario "manual de instrucciones" que pudiera ser copiado y transmitido de generación en generación. Esta característica es un requisito esencial para que ocurra el cambio evolutivo. Uno de los mayores desafíos de la investigación sobre el origen de la vida es encontrar una explicación posible acerca de la aparición y la vinculación del DNA, el RNA y las proteínas. La idea más aceptada es que el RNA habría sido el primer polímero que realizó las tareas que el DNA y las proteínas llevan a cabo actualmente en las células.
9. Los fósiles más antiguos que se han encontrado son semejantes a las bacterias actuales y tienen una antigüedad de 3.500 millones de años. También hay evidencias indirectas de que la vida ya existía hace unos 3.800 millones de años.
10. Algunos científicos consideran que hasta las formas de vida más simples son demasiado complejas para haberse originado en la Tierra. Su propuesta es que la vida provino del espacio exterior. Otra hipótesis plantea que lo que provino del espacio es la materia prima que dio lugar a la aparición de la vida.

Distintas estrategias energéticas: heterótrofos y autótrofos

11. Para satisfacer sus requerimientos energéticos, todos los animales, los hongos y muchos organismos unicelulares incorporan moléculas orgánicas del ambiente, las degradan y extraen de ellas la energía y los componentes para su estructura (organismos heterótrofos). Otros organismos sintetizan moléculas orgánicas ricas en energía a partir de sustancias inorgánicas simples (organismos autótrofos). Las plantas y algunos organismos unicelulares usan la

En síntesis *(Cont.)*

luz del Sol como fuente de energía para las reacciones de síntesis química (organismos fotosintéticos). Algunas bacterias obtienen la energía de reacciones inorgánicas (organismos quimiosintéticos).

12. Muchos científicos sostienen que las primeras células vivas fueron heterótrofas. Al disminuir los recursos, la competencia aumentó y sobrevivieron las células que los usaban en forma más eficiente. Luego apareció otro tipo de célula, capaz de sintetizar su alimento. Esta ventaja adaptativa se propagó rápidamente.
13. Descubrimientos recientes sugieren que las primeras células podrían haber sido autotróficas, quimiosintéticas o fotosintéticas. Muchas de las bacterias extremófilas descubiertas en los últimos años habrían sobrevivido cómodamente en las condiciones de la Tierra primitiva.

Dos tipos de células: procariontes y eucariontes

14. La teoría celular afirma que (i) todos los organismos vivos están compuestos por una o más células; (ii) las reacciones químicas de los organismos, incluidos los procesos que liberan energía y las reacciones biosintéticas, ocurren dentro de las células; (iii) todas las células se originan de otras células y (iv) contienen el material genético que transmiten de una generación a otra.
15. Existen dos grandes tipos de células: las procariontes y las eucariontes. Entre las procariontes se reconocen dos grandes grupos: Bacteria y Archaea. Estos dos grupos y Eukarya son los tres grandes dominios que agrupan a los seres vivos. Los dos primeros agrupan procariontes unicelulares y coloniales y el último, a todos los organismos formados por células eucariontes.
16. En las células procariontes, el material genético es una molécula grande y circular de DNA, con proteínas débilmente asociadas, que se ubica en una región definida (nucleoide).
17. En las células eucariontes, el DNA es lineal y está fuertemente unido a proteínas. Lo rodea una membrana doble, la envoltura nuclear, que lo separa del resto de la célula.
18. El citoplasma contiene una enorme variedad de moléculas y complejos moleculares especializados en distintas funciones. En las células eucariontes, estas funciones se llevan a cabo en distintos compartimientos (organelas).
19. El registro fósil revela que los primeros organismos vivos eran células semejantes a los procariontes actuales. Estas células fueron las únicas formas de vida en nuestro planeta durante casi 2.000 millones de años, hasta que aparecieron los eucariontes.
20. Según la "teoría de la endosimbiosis", algunas organelas eucariontes, especialmente las mitocondrias y los cloroplastos, fueron en tiempos pasados bacterias de vida libre que luego se alojaron dentro de otras células. La similitud entre el DNA, las enzimas y la forma de reproducción de esas organelas y las bacterias apoyan esta teoría.
21. La complejidad de la célula eucarionte posibilitó la evolución de organismos multicelulares. El metabolismo eucarionte es más eficiente porque la presencia de membranas permite repartir las funciones en compartimientos específicos. Los eucariontes son de mayor tamaño y llevan muchísima más información genética que los procariontes.

En busca del ancestro común

22. La construcción de un árbol genealógico que refleje el parentesco entre Bacteria, Archaea y Eukarya muestra que ninguna de las ramas del árbol genealógico es anterior a las otras. Todas derivan de un único ancestro común, al que se ha denominado progenote, ancestro universal o LUCA. Las diferencias existentes entre bacterias, archaeas y eucariontes serían el resultado de la evolución independiente de cada uno de estos grupos.
23. Según el registro fósil, los primeros organismos multicelulares aparecieron hace 750 millones de años. Se considera que los principales grupos de organismos multicelulares evolucionaron a partir de diferentes eucariontes unicelulares.

¿Qué es la vida?

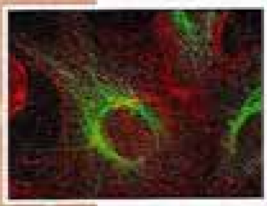
24. Los seres vivos son sistemas altamente organizados y complejos, que obedecen a las leyes de la física y la química, pero presentan propiedades que no pueden ser anticipadas a partir de sus componentes individuales (átomos y moléculas).
25. Todos los seres vivos están compuestos de una o más células. Las células vivas especializadas se organizan en tejidos, los tejidos en órganos y éstos, en organismos. Al interactuar unos con otros, los organismos forman parte de un sistema más vasto de organización, las poblaciones. Éstas, a su vez, constituyen las comunidades que forman los ecosistemas. El nivel último de organización es la biosfera, que comprende a todos los seres vivos, sus interacciones y las características físicas del ambiente.
26. Los seres vivos funcionan como un sistema abierto que intercambia sustancias y energía con el medio externo. Las sustancias que ingresan en un organismo se incorporan a una red de reacciones químicas en las que son degradadas o usadas como unidades para la construcción de compuestos más complejos. Los organismos vivos son "expertos" en la conversión energética. El conjunto de reacciones químicas y de transformaciones de energía, incluidas la síntesis y la degradación de moléculas, constituyen el metabolismo.
27. La capacidad de mantener un medio interno estable es otra propiedad crucial para la vida. Los seres vivos también intercambian información y responden a las condiciones ambientales.
28. Una de las características más notables de los seres vivos es su capacidad de reproducirse. Los organismos atraviesan un ciclo vital en el cual crecen, se desarrollan y se reproducen. Durante este ciclo, los organismos se transforman. La reproducción ocurre con una fidelidad sorprendente, pero produce variaciones que suministran la materia prima sobre la que ocurre la evolución.

Cuestionario

1. En la actualidad varios laboratorios, en distintas partes del mundo, tratan de fabricar nuevas formas de vida microbiana, ensamblando componentes de organismos existentes en la naturaleza o reuniendo componentes especialmente fabricados para este fin. Un ejemplo de este último caso es el de un grupo dirigido por Norman Packard y Steen Rasmussen (Laboratorio Nacional de Los Álamos, Nuevo México). A partir de moléculas orgánicas que ellos mismos han diseñado, estos investigadores intentan crear un ser vivo al que han bautizado el "Bicho de Los Álamos". Packard y Rasmussen afirman que deben proporcionarle al "Bicho" un mínimo de cuatro características para poder considerarlo vivo. ¿Cuáles son esas características?
2. Nunca será posible saber cómo apareció la vida en la Tierra. ¿Es verdadera esta afirmación? ¿Por qué?
3. Todas las criaturas que habitan la Tierra tienen un antepasado común al que los biólogos llaman LUCA (siglas del inglés *Last Universal Common Ancestor*, "Último Ancestro Universal Común". ¿Cuál de las siguientes afirmaciones sobre LUCA es verdadera?
   a. Fue el primer ser vivo.
   b. Fue el más primitivo de los seres vivos.
   c. En su momento, fue el único ser vivo.
4. ¿Por qué no es posible imaginar un escenario para el origen de la vida sin fuentes de energía?
5. Aunque hay cierta incertidumbre acerca de los gases que constituyeron la primitiva atmósfera terrestre, hay acuerdo general en que el oxígeno libre no era uno de ellos. ¿Por qué?
6. Los científicos no descartan que en algunos planetas ajenos al sistema solar hayan aparecido formas de vida. ¿Qué características generales podrían haber favorecido la ocurrencia de fenómenos similares a los que originaron la vida en la Tierra?

Sección 1 / Situación problemática 1
El experimento de Miller

Capítulo 2



La organización de las células

La función de la ciencia es precisamente dar una respuesta acerca del mundo, de los seres y de las cosas respondiendo a cierta exigencia: ir más allá de la superficie de los objetos, de su apariencia, y estudiarlos con profundidad.

FRANÇOIS JACOB

Como vimos en la Introducción, la biología celular se constituyó en un poderoso marco teórico que permitió dilucidar los procesos y mecanismos clave característicos de los seres vivos. A mediados del siglo XIX, las técnicas microscópicas y los ensayos bioquímicos revelaron un mundo insospechado de organelas y estructuras complejas e interrelacionadas. Internarse en el estudio de la célula significa entrar en un mundo lleno de interrogantes y de respuestas por venir.

En este capítulo profundizaremos el análisis de la estructura de la célula eucarionte y de algunos de los principales procesos que ocurren en su interior.

El tamaño, la forma y la organización de la célula

La mayoría de las células del cuerpo de una planta o de un animal miden entre 10 y 30 micrómetros (µm) de diámetro (fig. 2-1) (véase Apéndice 3). La principal restricción al tamaño de la célula es la que impone la relación entre el volumen y la superficie. El O_2, el CO_2, los iones, los nutrientes y los productos de desecho que entran y salen de una célula viva deben atravesar su superficie, delimitada por una membrana. Desde allí deben difundirse por todo el volumen celular. Como veremos en los capítulos siguientes, cuanto más activo es el metabolismo, más rápidamente deben intercambiarse los materiales con el ambiente para que la célula siga funcionando. Como se muestra en la figura 2-2, en células grandes, la relación superficie/volumen es menor que en células más chicas. En consecuencia, en células de mayor tamaño, la superficie de intercambio con el medio ambiente es proporcionalmente menor (fig. 2-2).

Al igual que las gotas de agua y las burbujas de jabón, las células tienden a ser esféricas, aunque a menudo tienen otras formas debido a la presencia de las paredes celulares de plantas, hongos y muchos organismos unicelulares. La forma de la célula también se debe a la adhesión y la presión de otras células o superficies vecinas. En la mayoría de los organismos, además, la forma depende de la disposición de ciertas estructuras internas, como el citoesqueleto (véase cap. 2, *Un sistema de andamiaje interno: el citoesqueleto*), y por lo general está relacionada con las funciones particulares de cada tipo de células.

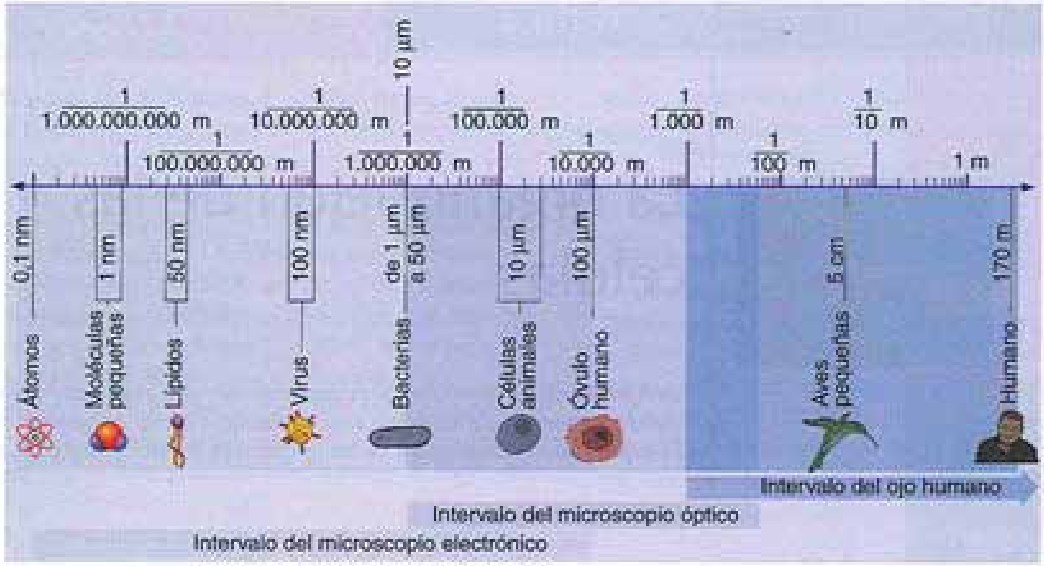
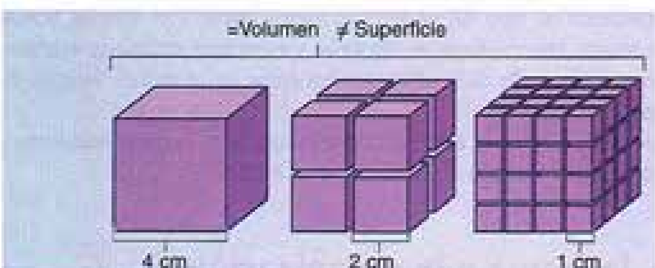


Fig. 2-1. UNA ESCALA DE TAMAÑOS. *Escala de los intervalos de tamaños que se pueden observar a simple vista, con el microscopio óptico y con el microscopio electrónico. Aunque todos los segmentos de la escala tienen el mismo tamaño, cada segmento representa, en realidad, un décimo de la longitud del segmento anterior. Los tamaños de algunas estructuras químicas y biológicas se indican a la izquierda de la escala.*



Volumen	64 cm^3	64 cm^3	64 cm^3
Superficie	96 cm^2	192 cm^2	384 cm^2
Superficie / Volumen	1,5/1	3/1	6/1

Fig. 2-2. RELACIÓN ENTRE LA SUPERFICIE Y EL VOLUMEN. *El cubo de 4 centímetros, los ocho cubos de 2 centímetros y los sesenta y cuatro cubos de 1 centímetro de lado tienen el mismo volumen total. Sin embargo, a medida que el volumen se divide en unidades más pequeñas, la superficie total se incrementa al igual que la relación superficie/volumen. Por ejemplo, la superficie total de los sesenta y cuatro cubos de 1 centímetro es cuatro veces mayor que la superficie del cubo de 4 centímetros y la relación superficie/volumen en cada cubo de 1 centímetro es cuatro veces mayor que la del cubo de 4 centímetros de lado. Por lo tanto, las células más pequeñas tienen una relación superficie/volumen mayor que las células más grandes. Esto significa no sólo más superficie disponible para el intercambio, sino también que los materiales deben recorrer distancias más cortas en el interior de la célula.*

Las técnicas microscópicas modernas han confirmado que las células eucariontes contienen múltiples estructuras en su interior. Como vimos, estas estructuras adquiridas por los eucariontes marcaron muchas diferencias con sus predecesores procariontes, en los que todos los procesos ocurren en un único compartimiento limitado por la membrana celular. Por el contrario, en las células eucariontes existe una separación de ciertas funciones: la mayor parte del DNA se mantiene en un compartimiento separado, el **núcleo,** y en el **citoplasma** se encuentran distintas organelas (recuadro 2-1, *Los puntos de partida*).

Es preciso recordar también que, aunque sólo examinemos una estructura o proceso por vez, la mayoría de las actividades de la célula ocurre simultáneamente y ejerce influencia unas sobre las otras.

Una célula no es una combinación fortuita de componentes, sino una entidad dinámica e integrada, es decir, un sistema.

Los límites de la célula

Una estructura dinámica y fluida: la membrana celular

Cada célula es una unidad autónoma, relativamente independiente, rodeada por una membrana que regula el paso de sustancias hacia el interior y hacia el exterior.

La **membrana celular** –o **plasmática**– es esencial en la vida de la célula. Como todas las membranas biológicas, es una estructura dinámica y fluida formada por fosfolípidos y proteínas (véase Apéndice 2). No sólo define los límites de la célula, sino que además permite que ésta exista como una entidad diferente de su entorno, regulando el tránsito de sustancias hacia afuera y hacia adentro de ella. En las células eucariontes hay membranas internas similares a la plasmática que definen los compartimientos y las organelas, lo que permite mantener las características distintivas de cada estructura y del **citosol**, la fracción del citoplasma rica en proteínas, libre de organelas.

La membrana generalmente está rodeada por un medio acuoso y, en consecuencia, las moléculas de fosfolípidos se disponen en una bi-

Recuadro 2-1

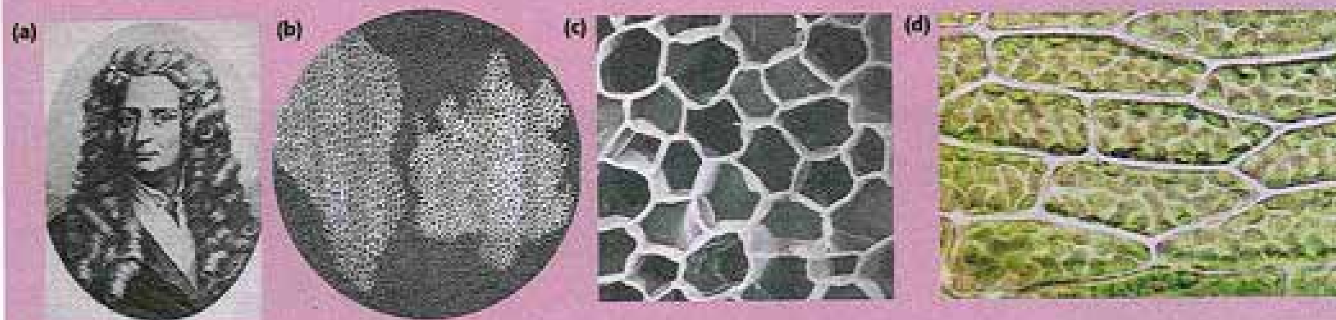
Los puntos de partida

Historia de la biología

Preguntas sobre la vida - 1838 y 1855

La palabra célula fue usada por primera vez en un sentido biológico hace más de 300 años. En el siglo XVII, el científico inglés Robert Hooke (1635-1703), usando un microscopio que él mismo había fabricado, notó que el corcho y otros tejidos vegetales estaban constituidos por pequeñas cavidades separadas por paredes. A estas cavidades las llamó "células", cuyo significado es "habitaciones pequeñas". Sin embargo, el concepto de célula no adoptó su acepción actual, como denominación de la unidad básica de la materia viva, hasta unos 150 años después, cuando científicos alemanes desarrollaron los postulados de la teoría celular.

En 1838, el botánico alemán Matthias Schleiden (1804-1881) concluyó que todos los tejidos vegetales consisten en masas organizadas de células. Al año siguiente, el zoólogo Theodor Schwann (1810-1882) extendió las observaciones de Schleiden a los tejidos animales y propuso una base celular para toda forma de vida. En 1858, la idea de que todos los organismos vivos están compuestos de una o más células adquirió un significado aún más amplio, cuando el patólogo Rudolf Virchow (1821-1902) generalizó que las células pueden surgir sólo de células preexistentes: "Donde existe una célula debe haber habido una célula preexistente, así como un animal se origina solamente de un animal y una planta se origina sólo de una planta".



***(a)** Robert Hooke y **(b)** dibujos de dos cortes de un trozo de corcho, reproducidos de su Micrographia, publicada en 1665, y **(c)** microfotografía electrónica de barrido de un corte de corcho. Hooke fue el primero en utilizar la palabra "célula" para describir los minúsculos compartimentos que, en conjunto, constituyen un organismo. Las células de estos trozos de corcho están muertas; todo lo que se ve son las paredes celulares, externas a las células. **(d)** Las células vivas, como las que constituyen esta "hoja" de musgo, están llenas de una variedad de sustancias, organizadas en diferentes estructuras que desarrollan una multitud de procesos esenciales para la continuidad de la vida.*

capa, con sus colas hidrófobas apuntando hacia el interior y sus cabezas hidrófilas de fosfato apuntando hacia el exterior (fig. 2-3). Tiene entre 7 y 9 nanómetros de grosor y no se puede visualizar con el microscopio óptico. En cambio, con el microscopio electrónico se identifica como una doble línea delgada y continua, es decir, como una doble capa cuya estructura se puede reconocer (ensayo 2-1, *Visita al mundo celular: ¿cómo podemos estudiar a las células?*).

El modelo estructural más aceptado de membrana es el llamado *modelo de mosaico fluido*. Aunque los lípidos y las proteínas, unidos a proteínas periféricas o a proteínas concentradas en el interior, parecen estar anclados en una posición fija en la membrana, la estructura de la bicapa es fluida. Algunas de las proteínas incluso pueden desplazarse lateralmente por la bicapa, de manera que la estructura en "mosaico" de fosfolípidos y proteínas cambia en el tiempo. En algunos organismos, la bicapa de fosfolípidos alberga grandes cantidades de moléculas de colesterol que la hacen más rígida y menos permeable a moléculas solubles pequeñas (fig. 2-4).

Las capas interior y exterior de la membrana celular difieren de manera considerable en su composición química. En general tienen concentraciones diferentes de distintos tipos de lípidos. En muchas clases de células, la capa externa es particularmente rica en glucolípidos y glucoproteínas.

Como puede observarse en la figura 2-4, la composición proteica de las dos capas también es diferente. Las proteínas embutidas en la bicapa, denominadas *proteínas integrales de membrana*, tienen una orientación espacial definida y las porciones que se extienden a uno u otro lado son completamente distintas en su composición de aminoácidos y en su estructura terciaria (véase Apéndice 2). A su vez, existe otro grupo de proteínas, denominadas *proteínas periféricas*, que no atraviesan la bicapa lipídica, sino que se unen a una u otra cara de la membrana mediante interacciones con otras proteínas.

Las cadenas de carbohidratos que sobresalen de la cara exterior de la membrana, unidas a lípidos y a proteínas de membrana, están implicadas en la adhesión de las células entre sí y en el reconocimiento de moléculas en la superficie de la membrana.

En las células eucariontes, todas las membranas, incluidas las organelas, tienen la misma estructura general. Pero si se comparan membranas de distintos tipos celulares, se pueden encontrar diferentes clases de lípidos y, en particular, diferente cantidad y tipo de proteínas y glúcidos. Estas diferencias en la composición química confieren propiedades especiales a las membranas de distintas células y organelas, que se relacionan con las funciones que cumple cada una de ellas.

Las proteínas, en extremo diversas en su estructura, desempeñan una variedad de actividades y son responsables de muchas funciones esenciales de las membranas biológicas. Algunas son enzimas (véase cap. 4), ya que catalizan determinadas reacciones químicas; otras son receptores, implicados en el reconocimiento y la unión de moléculas señalizadoras que vienen desde el exterior de la célula, como las hor-



Fig. 2-3. CORTE TRANSVERSAL DE UNA MEMBRANA. *Microfotografía electrónica que muestra un corte transversal de la membrana celular de un glóbulo rojo humano, indicada con flechas. Es como un "sandwich molecular" que consiste en dos capas oscuras, opacas a los electrones, de moléculas de fosfolípidos; el "relleno" interior, representado por la zona clara, transparente a los electrones, contiene las colas hidrófobas de los fosfolípidos y también tiene proteínas globulares embutidas.*



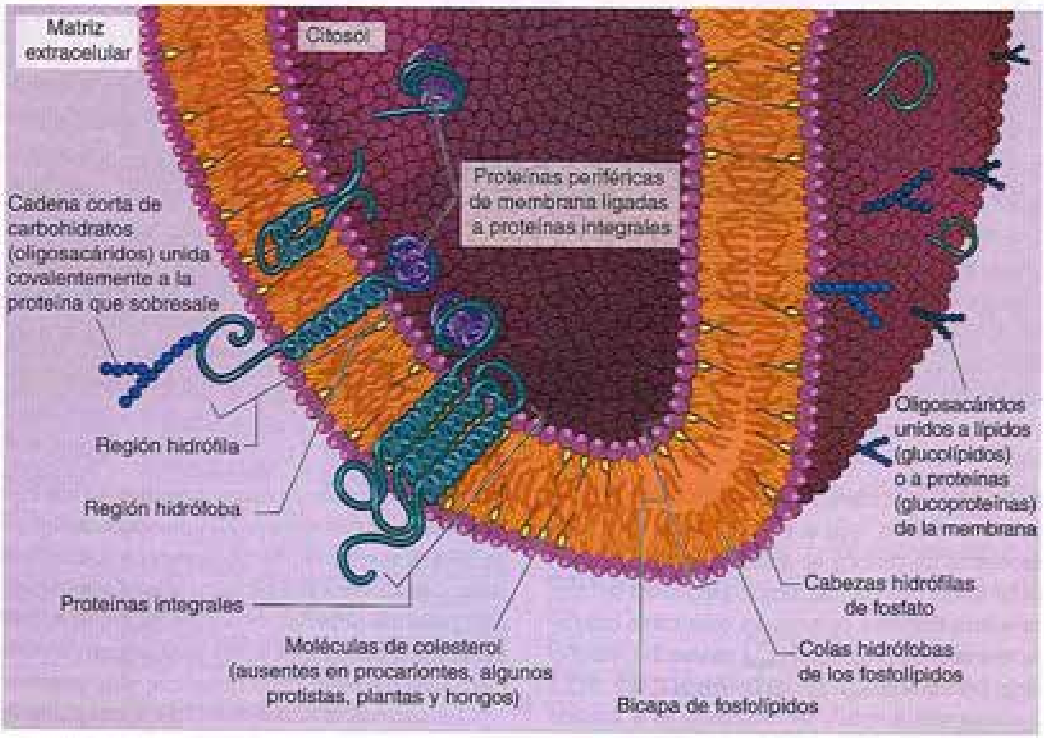


Fig. 2-4. LA MEMBRANA PLASMÁTICA. *Representación esquemática de un modelo de membrana plasmática de célula animal que muestra un corte transversal y las superficies interna y externa de la membrana.*

monas o elementos de la matriz extracelular que les permiten a las células responder a señales ambientales (véase cap. 12). Finalmente, otras funcionan como proteínas de transporte, con papeles críticos en el movimiento de sustancias a través de la membrana (véase cap. 3).

Como veremos repetidamente a lo largo de este texto, nuevos modelos vinculados con la estructura y la función de proteínas específicas de membrana están arrojando nueva luz sobre diversos procesos fisiológicos.

Un ambiente especial para las células: la matriz extracelular

A lo largo de la historia evolutiva, la presencia de proteínas de membrana capaces de establecer contactos con células semejantes probablemente contribuyó a la conformación de tejidos en los organismos multicelulares. Las proteínas de membrana permiten la adhesión de las células entre sí y la consecuente formación de un tejido específico. Por otra parte, existen *uniones celulares* especializadas que contribuyen a la comunicación entre las células (véase cap. 30, cuadro 30-1).

Ensayo 2-1

Visita al mundo celular: ¿cómo podemos estudiar a las células?

Aproximadamente tres siglos han transcurrido desde que el científico inglés Robert Hooke observó por primera vez la estructura de un corcho a través de un microscopio simple y desde que el fabricante de lentes holandés Antonie van Leeuwenhoek (1632-1723) observó con su microscopio de lentes superpuestas microorganismos a los que denominó "animálculos", de los cuales ni siquiera sospechaba su existencia. Desde entonces se ha acumulado una gran cantidad de conocimientos, tanto acerca de la estructura de las células como de los procesos dinámicos que caracterizan a la célula viva. Estos conocimientos muchas veces se incorporaron de un modo explosivo, como consecuencia del desarrollo de nuevas y mejores técnicas para el estudio de la célula y sus contenidos.

El ojo humano sólo tiene un poder de resolución de aproximadamente 1/10 milímetros, o sea 100 micrómetros. Este poder de resolución se refiere a la capacidad para distinguir dos objetos que están muy cercanos entre sí, es decir, es una medida de la capacidad para distinguir detalles. El límite de resolución es la distancia mínima que debe existir entre dos objetos para que sean percibidos como objetos separados. Si la distancia no fuera suficiente, se verían como parte de un mismo objeto.

La mayoría de las células eucariontes miden entre 10 y 30 micrómetros de diámetro, entre 3 a 10 veces menos que el poder de resolución del ojo humano; las células procariontes son aún más pequeñas. Para distinguir células individuales y, con mayor razón, las estructuras que las componen, debemos usar instrumentos que posean un alto poder de resolución. La mayor parte del conocimiento actual acerca de la estructura celular se obtuvo con la ayuda de tres tipos diferentes de instrumentos: el microscopio óptico o fotónico, el microscopio electrónico de transmisión y el microscopio electrónico de barrido.

Con el microscopio óptico, que tiene un límite de resolución de algo menos de 0,2 micrómetros, podemos distinguir las estructuras más grandes y voluminosas dentro de las células eucariontes y también reconocer células procariontes individuales. Sin embargo, no podemos observar la estructura interna de las células procariontes ni distinguir las estructuras más finas y detalladas de las células eucariontes.

Con el microscopio electrónico de transmisión, el poder de resolución es cerca de 1.000 veces mayor que el del microscopio óptico (o sea que el límite de resolución es 1.000 veces menor: varía entre 5 y 15 angstroms). Esto se logra con el empleo de una fuente de luz de una longitud de onda mucho más corta, constituida por haces de electrones en lugar de rayos de luz para "iluminar" la muestra.

Aunque el límite de resolución del microscopio electrónico de barrido sólo es de alrededor de 10 nanómetros (diez o más veces mayor que el del microscopio electrónico de transmisión), este instrumento se ha transformado en una herramienta valiosa para los biólogos. Este microscopio proporciona imágenes de relieve que se corresponden con muy buena aproximación a la topografía de la muestra observada. Se obtienen así representaciones tridimensionales vívidas de las células y de las estructuras celulares, lo cual compensa, en parte, su poder de resolución limitado.

Cuando las muestras se estudian con microscopio óptico convencional o un microscopio electrónico, deben prepararse de una manera especial para preservar las cualidades del espécimen de modo que lo que se observe sea lo más parecido posible a su estado natural. Para ello, las muestras se fijan con soluciones especiales según el tipo de microscopio que se emplee. La fijación implica un tratamiento con compuestos que "amarran" las estructuras a su lugar, habitualmente por la formación de enlaces covalentes entre las moléculas. Una vez fijadas, las muestras se deshidratan y se incluyen en un medio sólido. Luego se seccionan en cortes delgados y se "tiñen" de manera que se pueda poner de manifiesto la o las estructuras en estudio. Un avance tecnológico importante es el uso de computadoras y cámaras digitales adosadas a los microscopios. Debido a las distorsiones introducidas por los procedimientos de preparación para la observación de las muestras biológicas, se han desarrollado otras técnicas microscópicas. Así, los sistemas ópticos de contraste de fase, de interferencia diferencial y de distintos tipos de fluorescencia permiten estudiar las células y sus componentes subcelulares con mayor precisión.

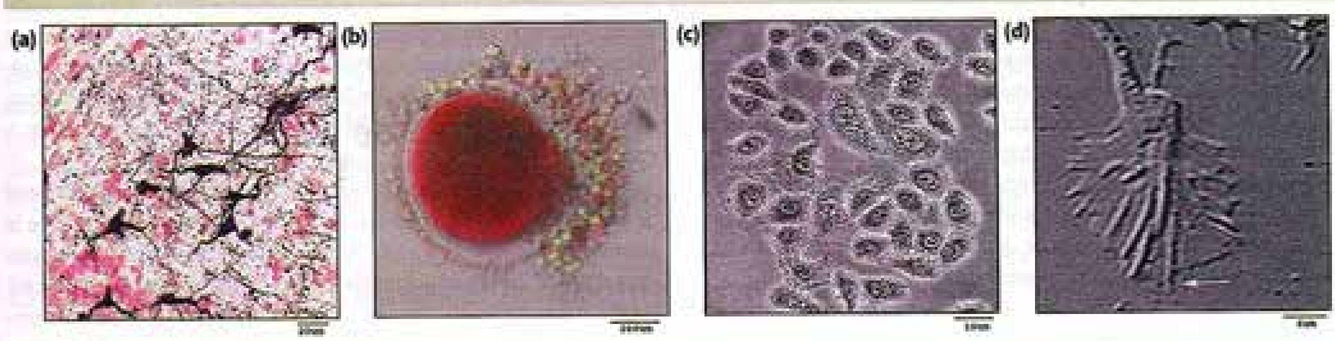


Fig. 1. *La figura muestra imágenes de diferentes tipos celulares producidas por diversas técnicas de microscopía.* ***(a)*** *El microscopio óptico de campo claro es apropiado para estudiar células y tejidos previamente fijados y coloreados. En la fotografía se observa un corte de cerebro de rata en cuya tinción se utilizó un colorante compuesto de cobre y plata (técnica amino-cupro argéntica) que pone de manifiesto neuronas degeneradas (en negro). También se utilizó una coloración de contraste utilizando rojo neutro.* ***(b)*** *Con el microscopio de campo brillante se puede observar un material previamente fijado o no fijado. En ambos casos se aprecian los detalles que están coloreados naturalmente. Se puede combinar con microscopía de fluorescencia, como es el caso de este oocito, en el cual el DNA se ha coloreado con verde y las mitocondrias con rojo. Esta gran célula está repleta de mitocondrias y su DNA está compactado y localizado en la periferia. Alrededor del oocito se observan células que pertenecen a la zona pelúcida.* ***(c)*** *El microscopio de contraste de fase se utiliza para estudiar células u organismos vivos que son imposibles de colorear o que no se requiere conservar sin colorantes para ensayos posteriores. Este tipo de microscopio aprovecha las diferentes densidades relativas que poseen los componentes celulares, provocando distintos índices de refracción de las ondas de luz, lo que da por resultado una imagen con diferentes tonalidades de grises. En la fotografía se observan células en cultivo.* ***(d)*** *El microscopio de contraste por interferencia diferencial de Nomarski (DIC) está basado en principios similares al microscopio de contraste de fase. En este microscopio, la luz que atraviesa el objeto y el objetivo se divide en dos rayos que interfieren entre sí por medio de un prisma birrefringente, con el resultado de una imagen con efectos de relieve. En la fotografía se observa un cono de crecimiento del axón de una neurona.*

(Continúa)

ENSAYO 2-1 *(Cont.)*

Visita al mundo celular: ¿cómo podemos estudiar a las células?

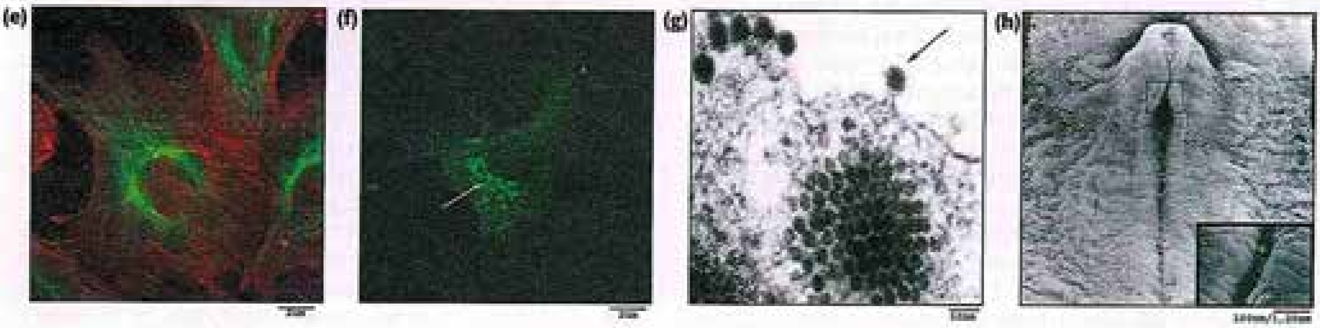


Fig. 1.-Cont. (e) *El microscopio de fluorescencia convencional posee los componentes básicos del microscopio común de campo claro, pero con la excepción de que la luz incidente, que proviene de una fuente potente, atraviesa un primer filtro que selecciona la longitud de onda capaz de excitar al colorante fluorescente o fluorocromo, antes de incidir sobre la muestra. La luz emitida por la muestra atraviesa un segundo filtro que selecciona la longitud de onda de emisión del fluorocromo y, de esta manera, ya puede ser captada por el ojo humano o por una cámara de video. En la fotografía se observa una célula Vero (línea celular proveniente de células de riñón de mono verde africano); en verde se destaca la red de microtúbulos y en rojo, microfilamentos de actina.* **(f)** *El microscopio láser confocalizado es un tipo de microscopio de fluorescencia que incluye una fuente de emisión de luz láser. Debido a sus características especiales, se pueden localizar con gran precisión estructuras subcelulares, marcadas con colorantes fluorescentes, con muy baja o nula coloración de fondo. Además, se pueden realizar cortes ópticos de la preparación e integrarlos en un sistema computarizado de análisis de imágenes que permite realizar estudios cualitativos y cuantitativos del espécimen. En la fotografía se observa una célula infectada por el virus Pixuna. Está marcada con un anticuerpo específico para el virus, conjugado con un colorante fluorescente. La flecha indica la región perinuclear.* **(g)** *El microscopio electrónico de transmisión posee componentes equivalentes al microscopio óptico pero en lugar de una fuente de luz, tiene un tubo emisor de electrones y en lugar de lentes de cristal tiene bobinas electromagnéticas. Dado que los electrones tienen una longitud de onda mucho menor que la de la luz, pueden mostrar estructuras mucho más pequeñas. Los microscopios electrónicos cuentan además con un sistema que registra la imagen que producen los electrones transmitidos y rebotados según la mayor o menor densidad de las partículas que componen la muestra. En la fotografía se observa al virus Pixuna brotando de un fibroblasto –célula que originará fibras colágenas– de embrión de pollo (flecha).* **(h)** *El microscopio electrónico de barrido permite observar la superficie de especímenes gruesos e incluso de organismos enteros. El haz de electrones no atraviesa la muestra, sino que realiza un barrido por toda la superficie del material. La emisión de los electrones secundarios (desviados por el espécimen) son captados por un detector e integrados en un monitor, lo que da una imagen tridimensional. En la fotografía se observa una vista panorámica de un embrión de pollo de 24 horas. Abajo a la derecha se observa un detalle de las células neuroepiteliales de la superficie de los pliegues neurales previo a fusionarse.*

Rodeando a las células se encuentra la *matriz extracelular*, formada por un conjunto de materiales localizados en un espacio, el espacio extracelular, que en ocasiones es extremadamente pequeño, y que proporciona a las células un ambiente particular. La matriz está formada por proteínas fibrosas y por la *sustancia fundamental*, constituida principalmente por proteínas y carbohidratos asociados en distintas combinaciones, que cumplen funciones estructurales además de participar en la adhesión entre las células y la matriz; es decir, que las células, a través de los carbohidratos y las proteínas de sus membranas, interactúan con las proteínas y los carbohidratos de la matriz. La matriz tiene un papel fundamental en el desarrollo de tejidos y órganos, a través del control de la diferenciación celular, la morfogénesis (véase cap. 15), la migración de células y su metabolismo. Profundizaremos el conocimiento de la composición y las funciones de la matriz extracelular en el capítulo 30.

Por fuera de la membrana, la pared celular

Una distinción fundamental entre las células animales y vegetales es que sólo las células vegetales están rodeadas por una **pared celular**. Esta pared realiza muchas de las funciones que cumple la matriz extracelular en las células animales, aunque la estructura y la composición de la pared difiere enormemente de la de la matriz. Aunque la pared es una estructura rígida, no es estática, ya que interviene en funciones relacionadas con la diferenciación de las células vegetales durante el crecimiento. De un modo similar a la matriz extracelular, la pared celular de los vegetales conecta a las células entre sí formando tejidos, transmite señales que influyen en el crecimiento y la división celular, y en la morfogénesis.

Cuando una célula vegetal se divide, se forma una capa delgada de material aglutinante entre las dos células nuevas, que constituye la *laminilla media* (fig. 2-5a). Formada por pectinas (los compuestos responsables del comportamiento de gel que presentan las gelatinas) y otros polisacáridos, la laminilla media, como parte de la pared, mantiene juntas a las células contiguas. Luego, cada célula vegetal construye su *pared celular primaria* a cada lado de esta laminilla. La pared primaria contiene principalmente moléculas de celulosa (véase Apéndice 2), asociadas en haces de microfibrillas; esos haces están dispuestos en una matriz de polímeros viscosos. La pared celular es un filtro un poco más impermeable que la matriz extracelular de las células animales; sin embargo, su estructura porosa deja pasar materiales solubles que toman contacto con la membrana plasmática.

En las plantas, el crecimiento ocurre fundamentalmente por alargamiento celular, en un proceso en el que la célula agrega nuevos materiales a sus paredes. Sin embargo, no crece igual en todas direcciones (fig. 2-5b).

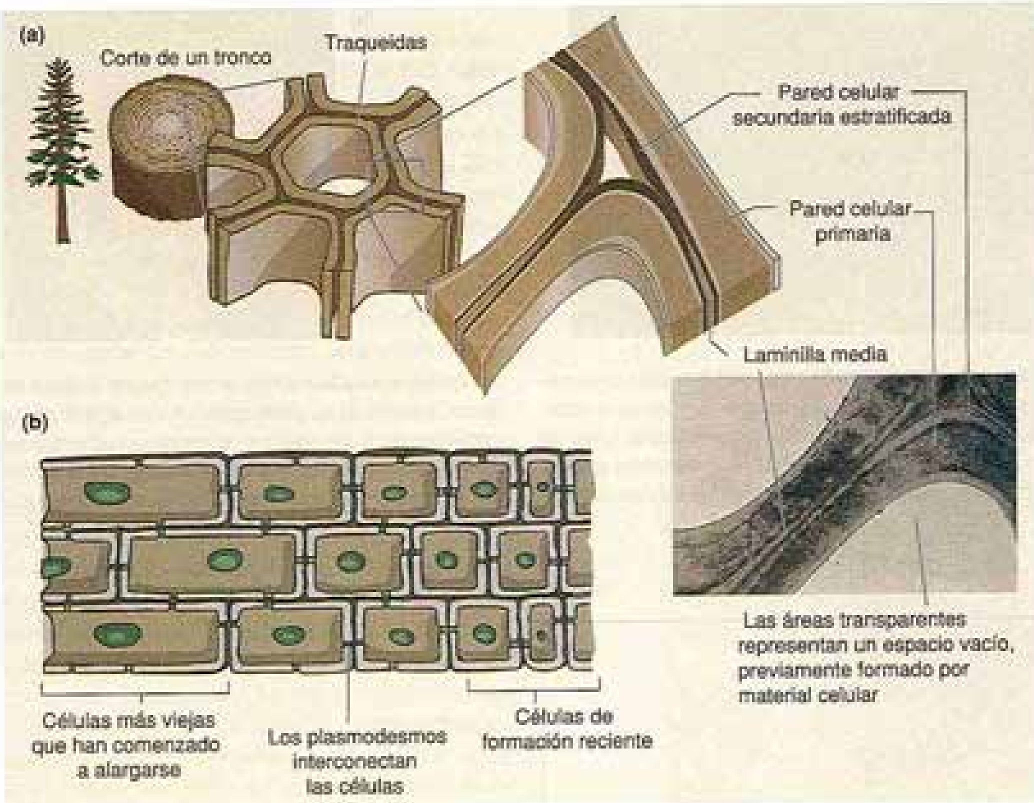


Fig. 2-5. LA PARED CELULAR. ***(a)*** *Esquema y microfotografía electrónica de las paredes celulares contiguas de dos traqueidas, que son las células conductoras de agua en las plantas (véase cap. 45). Las células, que pertenecen a la madera de un tejo (Taxus), han muerto. Las capas sucesivas de microfibrillas de celulosa que forman las paredes se orientan formando ángulos rectos, unas con respecto a otras.* ***(b)*** *El crecimiento de las células vegetales está limitado por el crecimiento de la pared celular. Las paredes controlan así tanto la velocidad como la dirección del crecimiento de las células.*

A medida que la célula madura, puede formar una *pared secundaria* que ya no es capaz de expandirse de la misma manera que la pared primaria. La pared secundaria con frecuencia contiene polisacáridos como la *lignina*, que la refuerzan. La célula vegetal que en principio estaba viva, a menudo muere, y sólo deja la pared externa como una obra arquitectónica de la célula. Muchas algas también contienen celulosa en sus paredes, mientras que en las paredes de hongos y procariontes por lo general esta sustancia está ausente.

En el interior de la célula, el núcleo

Nuestro conocimiento actual del papel del núcleo en la vida de la célula comenzó con algunas observaciones microscópicas tempranas. Una de las más importantes fue hecha hace más de 100 años por un embriólogo alemán, Oscar Hertwig (1849-1922), quien estaba observando los óvulos y el esperma de erizos de mar (fig. 2-6). Los erizos de mar producen óvulos y espermatozoides en gran cantidad. Los óvulos son relativamente grandes y, por lo tanto, fáciles de observar. Estos gametos se fecundan en el agua, a diferencia de los vertebrados terrestres como nosotros, en los que la fecundación es interna. Observando los óvulos bajo su microscopio, Hertwig vio que sólo se requería un único espermatozoide para que se produjera la fecundación.

Más aún, cuando el espermatozoide penetraba en el gameto femenino, ambos núcleos se fusionaban. Esta observación, confirmada por otros científicos y en otros tipos de organismos, fue importante para establecer el hecho de que el núcleo es el portador de la información hereditaria. En el caso de la especie humana, por ejemplo, la única parte del espermatozoide que es retenida en el interior del óvulo es el núcleo.

Otra pista de la importancia del núcleo se obtuvo como resultado de las observaciones del citólogo alemán Walter Flemming (1843-1905), también hace casi 100 años. Flemming observó "la danza de los cromosomas" (fig. 2-7), es decir, los procesos de duplicación, alineación y separación de las cromátides que ocurren cuando se dividen las células eucariontes (proceso que se describirá en el capítulo 7), y reconstruyó cuidadosamente la secuencia de estos acontecimientos. El hecho de que Hertwig y Flemming hicieran sus observaciones más o menos en la misma época no fue producto de la casualidad, ya que en ese entonces acababan de incorporarse enormes mejoras en los microscopios ópticos y en las técnicas de microscopia.

Desde la época de Flemming se diseñaron y realizaron varios experimentos para investigar el papel del núcleo celular. En un experimento simple, se eliminó por microcirugía el núcleo de un organismo unicelular eucarionte –una ameba–. La ameba dejó de dividirse y en pocos días murió. Sin embargo, al implantar un núcleo de otra ameba dentro de las 24 horas siguientes a la eliminación del núcleo original, la célula era capaz de sobrevivir y de dividirse normalmente.

(a)



(b)

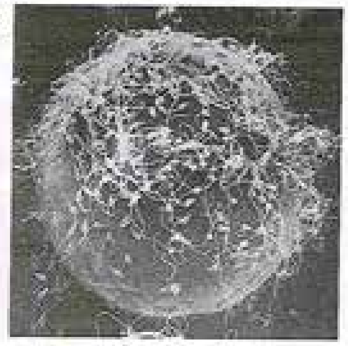


Fig. 2-6. ÓVULOS Y ESPERMATOZOIDES DE ERIZOS DE MAR. ***(a)*** *Erizos de mar, fácilmente identificables por sus superficies espinosas, habitantes comunes de las costas rocosas.* ***(b)*** *Este óvulo de un erizo de mar está rodeado por espermatozoides. A pesar de las grandes diferencias en tamaño entre el óvulo y el espermatozoide, ambos contribuyen por igual a las características hereditarias del descendiente. Los primeros microscopistas observaron que el núcleo tiene aproximadamente el mismo tamaño en ambas células, por lo que postularon que esta parte de la célula debía ser la portadora de la información hereditaria. Los óvulos y los espermatozoides de erizos de mar se han usado en muchos estudios, dado que los erizos son animales relativamente fáciles de obtener y la fecundación, que es externa, puede observarse con claridad en el laboratorio.*

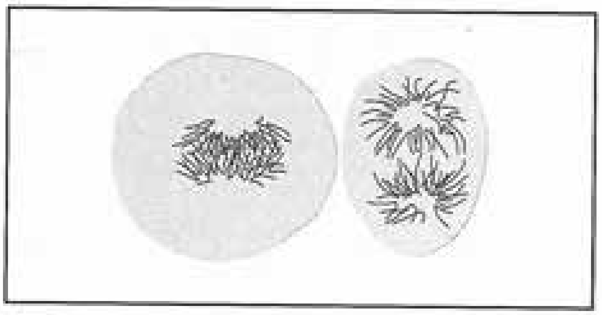


Fig. 2-7. DIBUJOS HECHOS POR WALTER FLEMMING EN 1882. *En estos dibujos representó cromosomas de células en división de larvas de salamandra. Las observaciones de Flemming fueron posibles gracias al desarrollo de nuevas técnicas de coloración.*

En los primeros años de la década de 1930, el citólogo alemán Joachim Hämmerling (1901-1980) estudió las funciones del núcleo y del citoplasma en forma comparada, aprovechando ciertas propiedades inusuales del alga marina *Acetabularia*. El cuerpo de *Acetabularia* está formado por una única célula gigante de 2 a 5 centímetros de altura. Los individuos poseen un "sombrero", un pedicelo y un "pie", que constituyen porciones diferenciadas de la célula única. El núcleo de la célula está contenido en la porción del "pie". Si se elimina el sombrero, la célula rápidamente regenera uno nuevo. Diferentes especies de *Acetabularia* tienen distintos tipos de sombrero. *Acetabularia mediterranea*, por ejemplo, tiene un sombrero compacto con forma de sombrilla y *Acetabularia crenulata* tiene un sombrero con estructuras con forma de pétalo.

Hämmerling tomó el "pie" de *A. crenulata*, que contiene el núcleo de la célula, y lo implantó en una célula de *A. mediterranea*, de la cual había eliminado antes tanto el "pie" como el sombrero. El sombrero que se formó luego tenía una forma intermedia entre las formas de ambas especies. Si luego se eliminaba el sombrero con forma intermedia, el nuevo sombrero formado era completamente característico de *A. crenulata* (👁 fig. 2-8).

Hämmerling interpretó estos resultados como indicio de que ciertas sustancias determinantes del sombrero son producidas bajo la dirección del núcleo. Estas sustancias se acumulan en el citoplasma, y ésta es la razón por la que el sombrero formado poco después del trasplante nuclear era de tipo intermedio. Sin embargo, en el momento en que se formó el segundo sombrero se habían agotado ya las sustancias determinantes de la forma de sombrero, presentes en el citoplasma antes del trasplante, de modo que la forma de éste estaba por completo bajo el control del nuevo núcleo.

Podemos ver, por estos experimentos, que el núcleo desempeña dos funciones fundamentales para la célula. En primer lugar, lleva la *información hereditaria* que determina si un tipo particular de célula se desarrollará en (o será parte de) un paramecio, un roble o un ser humano, y no simplemente cualquier paramecio, cualquier roble o cualquier ser humano, sino en aquel que se asemeje al padre o padres de ese organismo único particular. Cada vez que la célula se divide, esta información pasa a las dos nuevas células. En segundo lugar, según indicó el trabajo de Hämmerling, el núcleo ejerce una influencia continua sobre las actividades de la célula, asegurando que las moléculas complejas que ella requiere se sinteticen en la cantidad y el tipo necesarios. El modo en que el núcleo desempeña estas funciones será descrito en las Secciones 2 y 3.

El núcleo es la estructura típica de la célula eucarionte, que habría surgido en el curso de la historia evolutiva por invaginación de la membrana celular de organismos procariontes. En el núcleo de las células eucariontes se encuentran las moléculas que contienen la información hereditaria –las moléculas de DNA–. En su interior también se sintetiza RNA (véase Apéndice 2) y se producen procesos clave relacionados con la regulación de la expresión genética (véanse Secciones 2 y 3). Es una estructura frecuentemente esférica y voluminosa en relación con el

tamaño total de la célula: tiene alrededor de 5 µm de diámetro y suele ocupar aproximadamente un 10% del volumen celular. Está rodeado por una **envoltura nuclear**, constituida por dos membranas concéntricas, cada una de las cuales es una bicapa lipídica. Estas dos membranas están separadas por un espacio perinuclear de unos 20 a 40 nanómetros pero, a intervalos frecuentes, las membranas están perforadas y forman pequeños **poros nucleares** por donde circulan materiales entre el núcleo y el citoplasma (fig. 2-9). Cada poro está constituido por una estructura discoidal con más de 100 moléculas de proteína, que se conoce como el *complejo del poro nuclear*. Estos poros permiten la difusión pasiva (es decir, sin gasto de energía) de moléculas solubles pequeñas; en cambio, las moléculas grandes como las proteínas se movilizan según señales específicas hacia adentro o afuera del núcleo, por medio de transporte activo (con gasto de energía) y con cambios en la conformación del complejo del poro. También por este complejo pasan hacia el citoplasma las partículas de ribonucleoproteínas (formadas por RNA y proteínas).

En las células eucariontes, el material genético –DNA– es lineal y está fuertemente unido a cierto tipo de proteínas llamadas **histonas**, y también a proteínas no histónicas. Cada molécula de DNA con sus proteínas histónicas y no histónicas constituye un **cromosoma**. Los cromosomas se encuentran en el núcleo y cuando una célula no se está dividiendo, forman una maraña de hilos delgados, la **cromatina**, en la que los cromosomas individuales son indistinguibles. Cuando la célula se divide, la cromatina se condensa y los cromosomas se hacen visibles como entidades independientes. El cuerpo más conspicuo dentro del núcleo es el **nucléolo**; en él se construyen las subunidades de los ribosomas. Pueden encontrarse uno o dos nucléolos por núcleo. Visto con el microscopio electrónico, el nucléolo aparece como un conjunto de delicados gránulos y fibras diminutas. Estos gránulos y fibras están constituidos por filamentos de cromatina, RNA ribosómico (véase cap. 10, fig. 10-11) que está siendo sintetizado y partículas de ribosomas inmaduros que se forman con el RNA sintetizado y las proteínas que llegan desde el citoplasma. Los nucléolos pueden variar en tamaño de acuerdo con la actividad sintética de la célula.

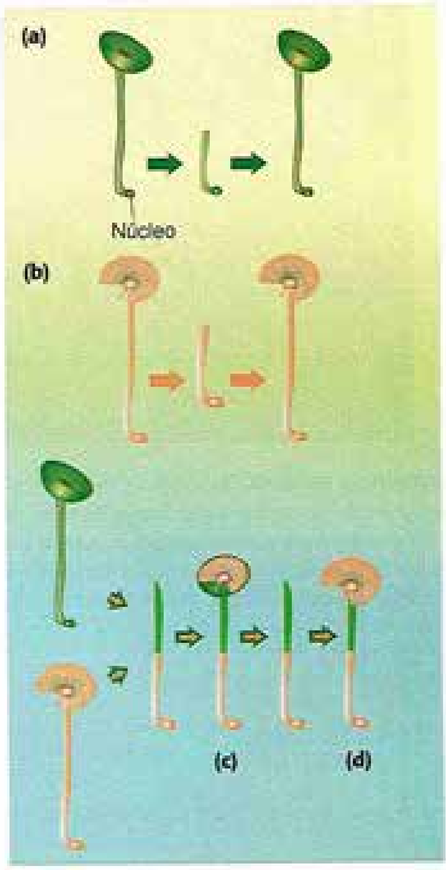


Fig. 2-8. FUNCIONES DEL NÚCLEO Y DEL CITOPLASMA. ***(a)*** *Una especie de alga unicelular del género Acetabularia tiene un sombrero con forma de sombrilla y* ***(b)*** *otra especie tiene un sombrero rasgado, con estructuras con forma de pétalo. Si se elimina el sombrero, se forma uno nuevo semejante, en apariencia, al amputado. Sin embargo, si se elimina el "pie" (que contiene el núcleo) simultáneamente con el sombrero y se implanta un núcleo nuevo de otra especie, el sombrero que se forma* ***(c)*** *tendrá una estructura con características de ambas especies. Si se vuelve a eliminar este sombrero, el que se desarrolla en su reemplazo* ***(d)*** *corresponderá a la célula de la especie que donó el núcleo y no a la célula que sólo aportó el citoplasma.*

Entre el núcleo y la membrana celular, el citoplasma

El microscopio electrónico permitió identificar un gran número de estructuras dentro del citoplasma: en la actualidad se sabe que está altamente organizado y que contiene diversos tipos de organelas. Para estudiar las funciones específicas de una organela, ésta debe obtenerse en cantidad y separarse de todas las demás estructuras celulares. Para ello, uno de los métodos que se utilizan es la centrifugación diferencial (ensayo 2-2, *Disección de la célula*).

En las figuras 2-10 y 2-11 se muestra el interior de una célula animal y una célula vegetal típicas. En ambas figuras se pueden observar estructuras celulares que analizaremos en este capítulo (fig. 2-10 y 2-11).

Las estructuras en las que se sintetizan las proteínas: los ribosomas

Los **ribosomas** son los sitios en los cuales ocurre el acoplamiento de aminoácidos en la síntesis de proteínas, proceso que será explorado con mayor profundidad en el capítulo 10. Cuanta más proteína esté fabricando una célula, más ribosomas tendrá.

Los ribosomas son las organelas celulares más numerosas. No están rodeados por una membrana y están constituidos por dos subunidades, cada una formada por RNA ribosómico y proteínas. Las dos subunidades, mayor y menor, normalmente están separadas y su ensamble se produce en el momento de la síntesis de proteínas.

El modo en que los ribosomas están distribuidos en una célula eucarionte se relaciona con el modo en que se utilizan las proteínas recién sintetizadas. Algunas proteínas, como el colágeno, las enzimas digestivas, las hormonas o el mucus, son liberadas fuera de la célula y, a veces, realizan sus funciones a una gran distancia (si se considera la escala celular) de su origen. Otras proteínas son componentes esenciales de las membranas celulares. Y aun otras, como la hemoglobina y algunas enzimas, se usan dentro del citoplasma. En células que están fabricando proteínas citoplasmáticas para su propio uso, como los glóbulos rojos inmaduros, los ribosomas se distribuyen en todo el citoplasma. En

(a) (b)

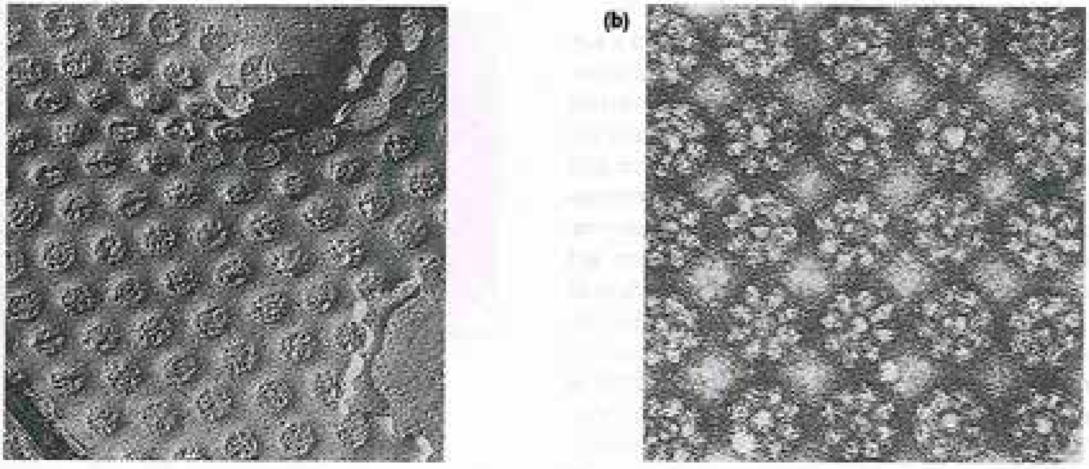


Fig. 2-9. LA ENVOLTURA NUCLEAR. *Microfotografías electrónicas de la superficie citoplasmática de la envoltura nuclear de un espermatozoide de cobayo.* ***(a)*** *Los poros nucleares se ven claramente sobre la superficie. Estudios bioquímicos y microfotografías electrónicas de cortes transversales de la envoltura nuclear han revelado la estructura del poro nuclear. A nivel de los poros, las bicapas lipídicas de las dos membranas de la envoltura nuclear están fusionadas.* ***(b)*** *Con mayor aumento se observa que los poros forman canales estrechos que atraviesan las bicapas lipídicas fusionadas. Están formados por una estructura llamada complejo del poro nuclear, compuesta por más de cien proteínas distintas distribuidas en forma simétrica octogonal. La abertura del poro es un canal muy estrecho en el centro de cada octógono.*

ENSAYO 2-2

Disección de la célula

Una célula viva puede estudiarse a través del conjunto de reacciones químicas. En toda célula viva se desarrollan en forma simultánea muchas de estas reacciones. Mientras cientos de moléculas se sintetizan continuamente por medio de ciertas vías enzimáticas, otras tantas se degradan por otras vías. Una célula lleva a cabo muchas más reacciones químicas que cualquier aparato diseñado por los ingenieros químicos, y todas ellas ocurren de un espacio de apenas unos pocos micrómetros cúbicos.

En las células eucariontes hay compartimientos, las organelas, y las diferentes reacciones químicas pueden ocurrir allí. Para estudiar las funciones específicas de una organela, ésta debe obtenerse en cantidad y separarse de todas las demás estructuras celulares. Las mitocondrias, los lisosomas y otras organelas son, por supuesto, demasiado pequeños para una disección manual, pero los biólogos celulares pueden preparar muestras puras de cualquier tipo de organela por medio de la técnica de centrifugación diferencial.

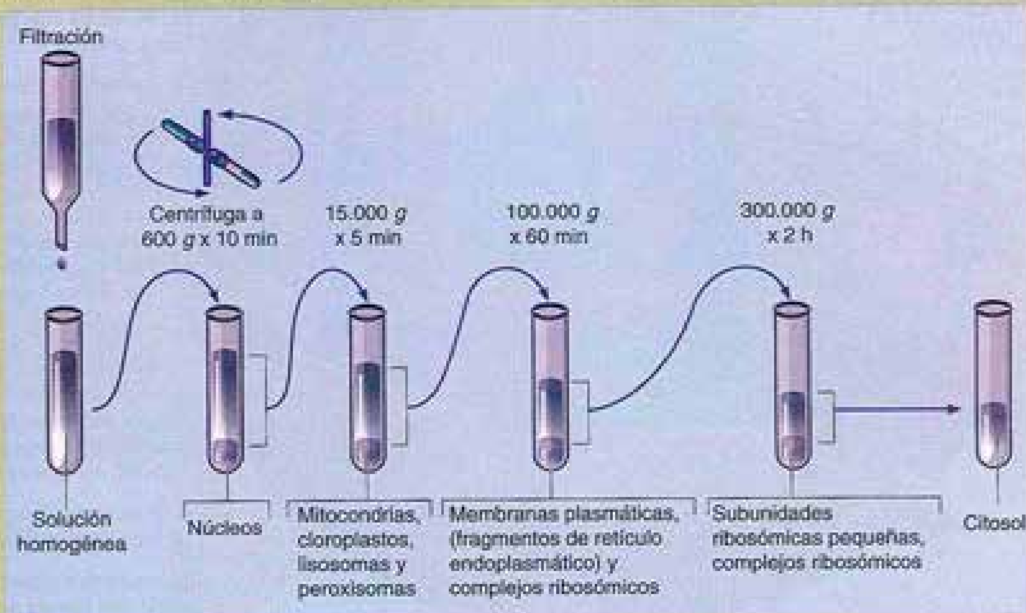
Partículas pequeñas que difieren en tamaño y densidad, desde células hasta macromoléculas, pueden separarse por centrifugación. Las partículas suspendidas en un líquido y luego sometidas a una intensa fuerza gravitacional se moverán a través del fluido a distintas velocidades; las más grandes y más densas sedimentarán más rápidamente. Haciendo girar un tubo de ensayo con partículas en suspensión a velocidades muy altas, en una ultracentrífuga, pueden generarse fuerzas de hasta 400.000 veces la de la gravedad (400.000 g). Así, las estructuras subcelulares, como mitocondrias, núcleos y membranas intracelulares, pueden ser separadas en fracciones purificadas, haciendo girar las células fragmentadas a las velocidades apropiadas.

Por ejemplo, para determinar qué vías enzimáticas están presentes en las mitocondrias, se corta finamente un tejido como el de hígado de rata, en trozos muy pequeños y se homogeiniza; o sea, las células se rompen suavemente moliendo el tejido en un tubo de vidrio con un vástago o émbolo ajustado de teflón. El tubo de vidrio contiene una solución de sacarosa, que es isotónica con respecto al fluido intracelular. La suspensión de organelas celulares resultante se coloca luego en un tubo de vidrio especial muy resistente, se centrifuga a baja velocidad (equivalente a 700 g) durante 10 minutos, de forma que las estructuras conservadas de mayor tamaño, los núcleos, vayan al fondo del tubo. Las organelas más livianas permanecerán suspendidas en el líquido, que se llama sobrenadante. El sobrenadante se transfiere a otro tubo especial de centrífuga y se centrifuga a velocidad más alta (100.000 g) durante 20 minutos, lo cual hace sedimentar partículas tales como las mitocondrias y los lisosomas, en forma de una "pastilla" en la parte inferior del tubo. El sobrenadante, que contiene ribosomas y varias membranas, se descarta, y la pastilla se retiene.

Hasta este momento, las mitocondrias se han purificado parcialmente por centrifugación diferencial. Este tipo de centrifugación separa partículas de tamaños y densidades bastante diferentes. Para separar partículas de tamaño similar, como las mitocondrias y los lisosomas, se usa la técnica más sutil de centrifugación zonal. La pastilla que contenía las mitocondrias y los lisosomas se resuspende en una solución de sacarosa isotónica y se coloca suavemente en la parte superior de un "gradiente de densidad" de sacarosa, en un tubo de centrífuga. El gradiente de densidad de sacarosa se prepara estratificando soluciones de sacarosa de diferentes densidades una sobre otra, de modo tal que las más densas están en la parte inferior del tubo y las menos densas en la parte superior. Cuando las organelas se centrifugan en un gradiente de densidad (120.000 g) durante 8 horas, cada tipo de organela se mueve a través del gradiente a velocidad diferente, según su densidad. Después de la centrifugación, las mitocondrias ocuparán una zona en el gradiente, los lisosomas, otra zona diferente, y otras organelas ocuparán otras zonas. Perforando la parte inferior del tubo y dejando salir el contenido gota a gota, se puede recolectar una muestra pura de mitocondrias. La pureza puede verificarse por microscopia electrónica y por ensayos bioquímicos como la transferencia de Western (véase cap. 14, Las técnicas para ma-

ENSAYO 2-2 (Cont.)
Disección de la célula

nipular el DNA). Si el procedimiento se ha llevado a cabo correctamente, las mitocondrias aisladas emergerán con sus membranas intactas y todas sus vías enzimáticas en funcionamiento. Es posible, entonces, ensayar las actividades de enzimas específicas y determinar así qué funciones bioquímicas están separadas en compartimentos dentro de las mitocondrias. De modo semejante, pueden aislarse otros constituyentes celulares y determinarse sus actividades bioquímicas.



Separación de componentes celulares por centrifugación

cambio, en células que están elaborando nuevo material de membrana o proteínas que deben ser exportadas se encuentra una gran cantidad de ribosomas unidos a un sistema complejo de membranas internas, el retículo endoplasmático.

Los sistemas de endomembranas

Como vimos, las células eucariontes poseen estructuras internas que las dividen en compartimientos especializados; estos compartimientos están limitados por membranas cerradas que tienen una permeabilidad selectiva. Cada compartimiento es funcionalmente diferente y contiene un grupo característico de enzimas que realizan las funciones propias de cada organela. Sin embargo, si bien los distintos compartimientos están físicamente separados, están interconectados funcionalmente.

El sistema de endomembranas está constituido por **vacuolas** y **vesículas**, el **retículo endoplasmático**, el **complejo de Golgi** y los **lisosomas**.

El almacenamiento y transporte de materiales: vacuolas y vesículas

El citoplasma de las células eucariontes contiene un gran número de vesículas, organelas con forma de bolsas formadas por membranas. Miden habitualmente menos de 100 nanómetros de diámetro y se distinguen por su tamaño, composición y función.

Sus principales funciones son el almacenamiento y el transporte de materiales, tanto dentro de la célula como hacia el interior y el exterior.

La mayoría de las células de plantas y hongos contienen un tipo particular de vesículas, las vacuolas, que son de gran tamaño y están llenas de fluido, y que pueden ocupar de un 30% a un 90% del volumen celular.

Las células vegetales jóvenes se caracterizan por tener muchas vacuolas pero, a medida que maduran, las numerosas vacuolas pequeñas se fusionan en una vacuola grande, central, que luego se transforma en un elemento de soporte fundamental de la célula (fig. 2-12). Las vacuolas mantienen la turgencia celular y también pueden almacenar temporariamente nutrientes o productos de desecho y funcionar como un compartimiento de degradación de sustancias. En una misma célula pueden coexistir distintas vacuolas con diferentes funciones.

La síntesis y transformación de moléculas: el retículo endoplasmático

El retículo endoplasmático (RE) constituye la mayor parte del sistema de endomembranas. Es una red de sacos aplanados, tubos y canales interconectados, y es característico de las células eucariontes. La cantidad de retículo endoplasmático de una célula aumenta o disminuye de acuerdo con la función y la actividad celular.

Hay dos categorías generales de retículo endoplasmático (RE), el **rugoso** (**RER**), con ribosomas adheridos y el **liso** (**REL**), sin ribosomas, uno a continuación del otro. El RER está presente en todas las células eucariontes y predomina en aquellas que fabrican grandes cantidades de proteínas de exportación. Es continuo con la membrana ex-

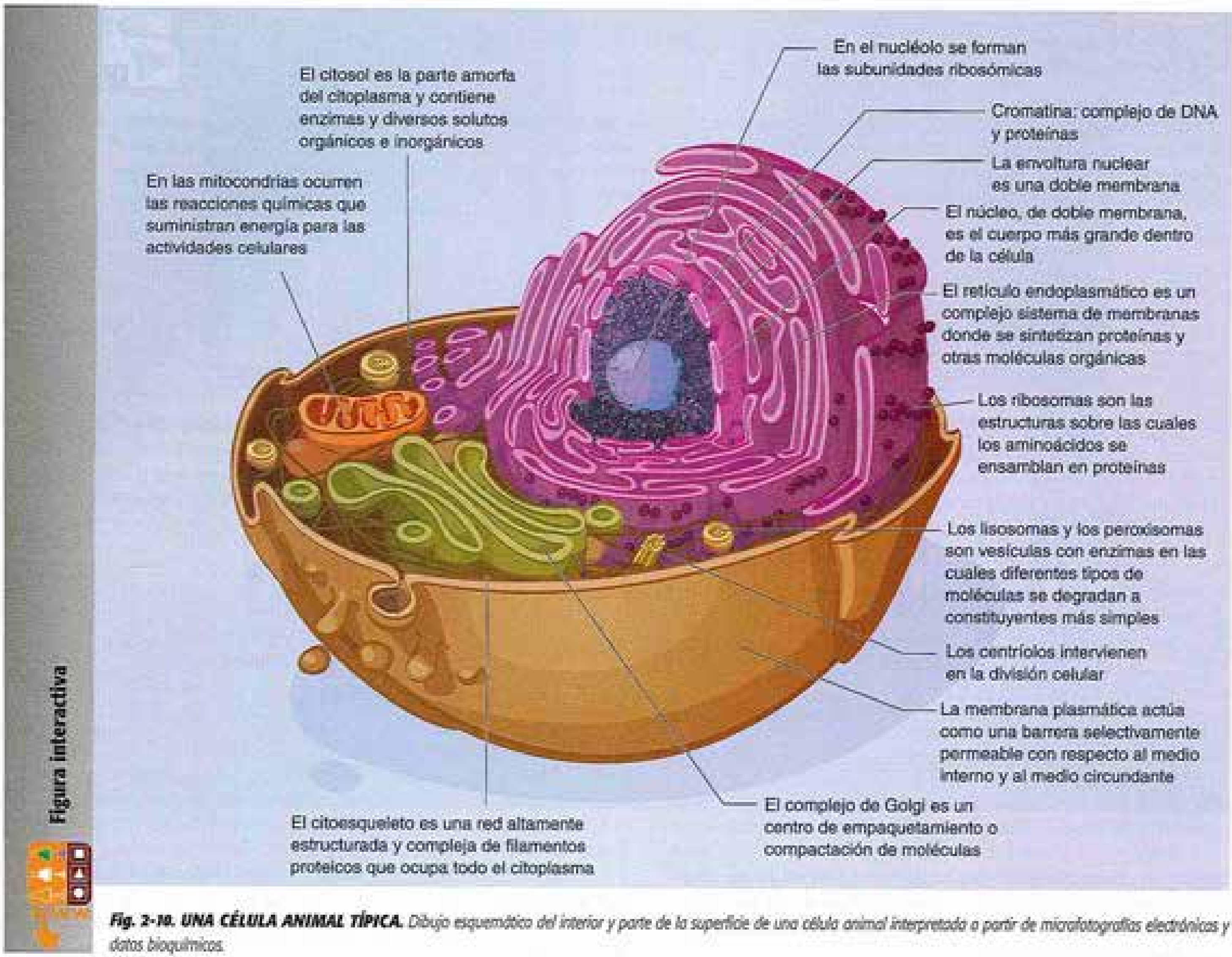


Fig. 2-10. UNA CÉLULA ANIMAL TÍPICA. *Dibujo esquemático del interior y parte de la superficie de una célula animal interpretado a partir de microfotografías electrónicas y datos bioquímicos.*

tema de la envoltura nuclear, que también tiene ribosomas adheridos del lado citoplasmático (fig. 2-13).

En el citosol existen entonces dos tipos de ribosomas, los ribosomas libres y los adheridos al RER, que en el aspecto estructural y funcional son iguales. Si la proteína se utilizará en el citosol, su síntesis se completará en éste en los ribosomas libres. Por el contrario, si la proteína se liberará fuera de la célula, se incorporará a la membrana celular o al sistema de endomembranas, su producción comenzará en el citosol, los ribosomas se irán uniendo al RER, y así la síntesis de la proteína en cuestión continuará en el RE (véase cap. 10).

Las células especializadas en la síntesis de lípidos, como las células glandulares que producen hormonas esteroideas tienen grandes cantidades de REL. Esta estructura también se encuentra muy desarrollada en las células hepáticas, donde participa en varios procesos de desintoxicación. Por ejemplo, transforma ciertas sustancias hidrófobas haciéndolas hidrosolubles, de manera que puedan eliminarse más fácilmente del organismo. En asociación con las membranas del REL también se produce la degradación (hidrólisis) del glucógeno.

Todos los compartimientos están comunicados entre sí a través de numerosas vesículas de transporte que de manera continua emergen por evaginación de una membrana y se fusionan con otra. Este tráfico está altamente organizado: cada vesícula que emerge de un compartimiento toma sólo las proteínas apropiadas y se fusiona con la membrana blanco determinada; así, por ejemplo, las proteínas que se sintetizan en el RER se dirigen habitualmente al complejo de Golgi dentro de pequeñas vesículas membranosas. ¿Cómo ocurre esta selección? Algunas proteínas, por ejemplo, tienen señales específicas que son reconocidas por ciertas membranas y no por otras.

Modificación y empaquetamiento: el complejo de Golgi

En 1898, el microscopista italiano Camilo Golgi (1844-1926) observó en células nerviosas unas bolsas membranosas aplanadas. Estas bolsas o cisternas se encuentran apiladas laxamente unas so-

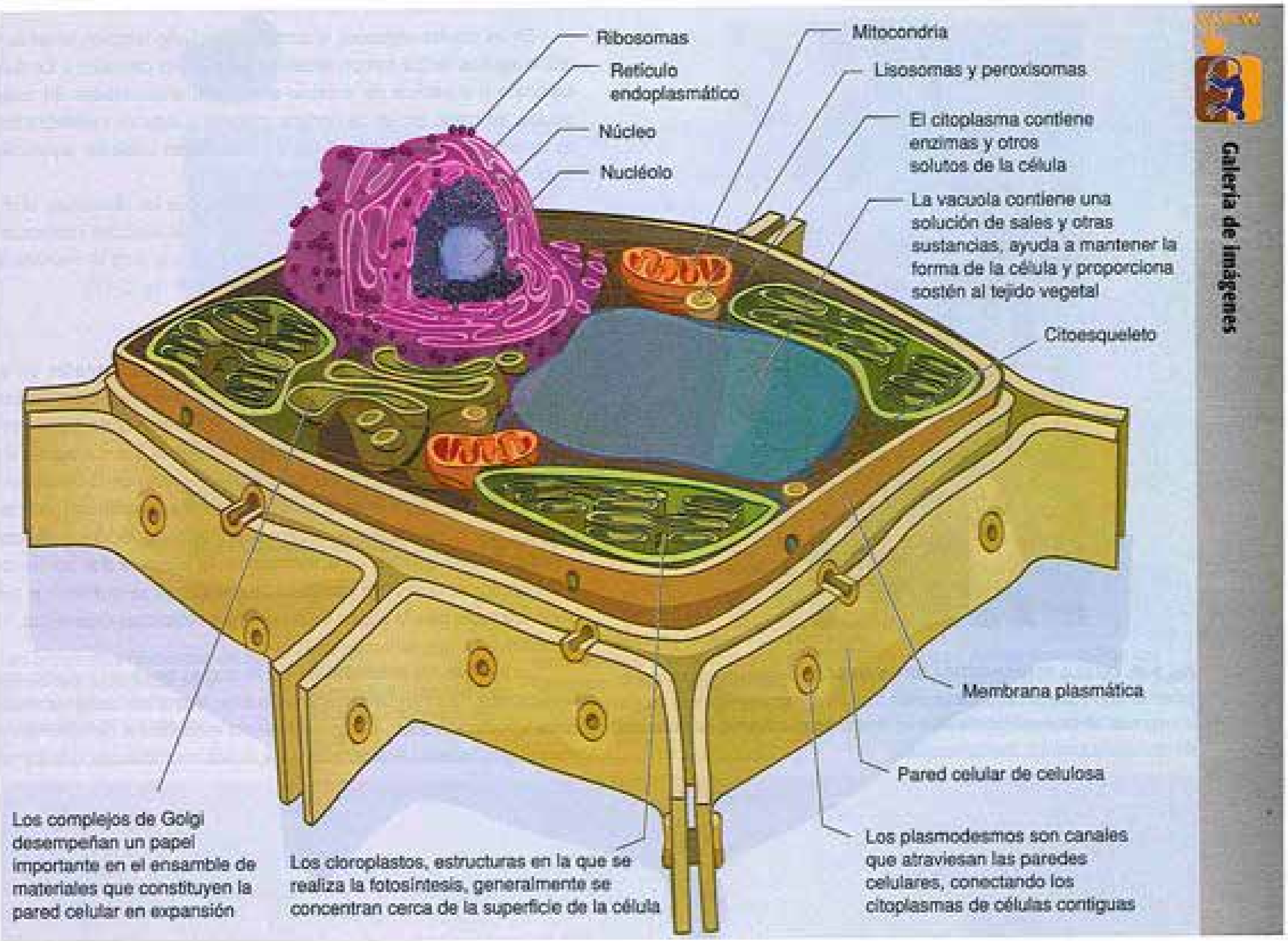


Fig. 2-11. UNA CÉLULA VEGETAL TÍPICA. *Dibujo esquemático del interior y de parte de la superficie con su pared, de una célula vegetal joven interpretada a partir de microfotografías electrónicas y datos bioquímicos.*

bre otras y rodeadas por túbulos y vesículas (fig. 2-14). El hoy conocido como complejo de Golgi, presente en casi todas las células eucariontes, constituye un centro de compactación, modificación y distribución de proteínas. Las cisternas del complejo de Golgi poseen dos caras: una cara *cis* de entrada y una cara *trans* de salida, las cuales presentan compartimientos formados por una red de túbulos y vesículas llamadas respectivamente la *red cis del Golgi* y la *red trans del Golgi*. Entre las caras *cis* y *trans* existe también una cisterna central. Las proteínas y los lípidos entran por la red *cis* del Golgi llevadas en vesículas de transporte que provienen del RE, y salen por la red *trans* del Golgi también en vesículas desde donde se dirigen a la superficie celular o a otros compartimientos. Actualmente se acepta que ambas redes son sitios en los que se asignan los destinos finales a las proteínas. Dentro de cada región hay enzimas que catalizan transformaciones, como por ejemplo el agregado de azúcares (glucosilación) a las proteínas (véase la función de las enzimas en el capítulo 4).

Algunas proteínas y lípidos permanecen en el complejo de Golgi, mientras que las proteínas glucosiladas salen de él y viajan en vesículas de transporte que se dirigen:

- a otros compartimientos del sistema de endomembranas (lisosomas y otras organelas),
- a la superficie de la célula donde formarán parte de la membrana plasmática,
- al exterior de la célula (exportación).

La distribución de las vesículas se realiza por un sofisticado mecanismo basado en la diferente composición química de los distintos compartimientos membranosos. Proteínas específicas actúan como marcadores que guían la distribución de las vesículas, asegurando que éstas sólo se fusionen con el compartimiento adecuado. Las moléculas implicadas en el transporte vesicular se están estudiando intensamente en la actualidad.

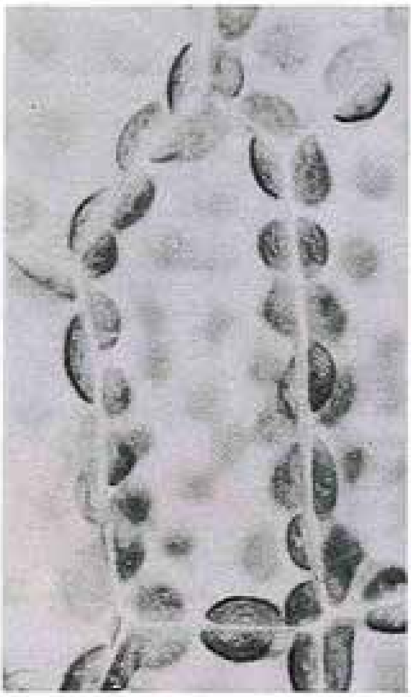


Fig. 2-12. CÉLULA FOTOSINTÉTICA DE UN MUSGO. *En esta microfotografía electrónica se observa que la vacuola se expandió hasta llenar casi completamente la célula. La porción de citoplasma que contiene los cloroplastos quedó confinada en los bordes de la célula, junto a la membrana celular.*

En las células vegetales, el complejo de Golgi también sintetiza y reúne algunos de los componentes de las paredes celulares, a los que exporta a la superficie de la célula donde son ensamblados. En estas células, así como en las de hongos, protistas y algunos invertebrados, las cisternas no están unidas entre sí y constituyen unidades separadas en el citoplasma.

En la figura 2-15 se resume el modo en que los ribosomas, el retículo endoplasmático, el complejo de Golgi y sus vesículas interactúan recíprocamente en la producción de nuevo material para la membrana celular y de macromoléculas de exportación (fig. 2-15).

La digestión intracelular: los lisosomas

Los lisosomas son un tipo especial de vesículas formadas en el complejo de Golgi, presentes en las células animales. Estas bolsas membranosas –que son de tamaños variables, miden entre 1 μm y varios μm de diámetro– contienen enzimas hidrolíticas que son activas en un medio ácido. Estas enzimas, así aisladas del resto de la célula, son capaces de degradar los tipos principales de macromoléculas que se encuentran en una célula viva: proteínas, polisacáridos, ácidos nucleicos y lípidos. Existen bombas en la membrana del lisosoma que bombean H^+ al interior de la vesícula con gasto de energía; así se mantiene el pH ácido favorable para la acción de las enzimas hidrolíticas (véase cap. 1, recuadro 1-1).

Un ejemplo de la función de los lisosomas se ve en los glóbulos blancos, que capturan bacterias en el cuerpo humano. Cuando las bacterias son incorporadas –o fagocitadas– por estas células del sistema inmunológico, quedan envueltas en una bolsita membranosa que forma





Fig. 2-13. EL RETÍCULO ENDOPLASMÁTICO. ***(a)*** *Microfotografía electrónica de una célula del páncreas, órgano extremadamente activo en la síntesis de proteínas, sobre todo enzimas digestivas, que son exportadas al intestino delgado, porción del aparato digestivo en donde se realiza la mayor parte de la digestión. El retículo endoplasmático rugoso (RER), que llena la mayor parte de esta microfotografía, es un sistema de membranas que divide a la célula en canales y compartimientos y suministra superficies sobre las que ocurren reacciones bioquímicas, en especial la síntesis de proteínas de membrana y de exportación.* ***(b)*** *Esquema "tridimensional" que interpreta el RER, basado en microfotografías electrónicas.*



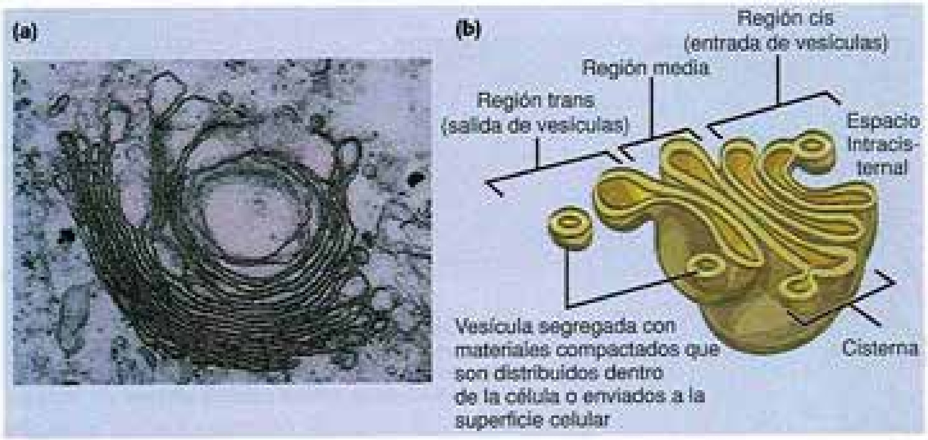


Fig. 2-14. EL COMPLEJO DE GOLGI. (a) *Microfotografía electrónica del complejo de Golgi.* ***(b)*** *Interpretación gráfica "tridimensional".*

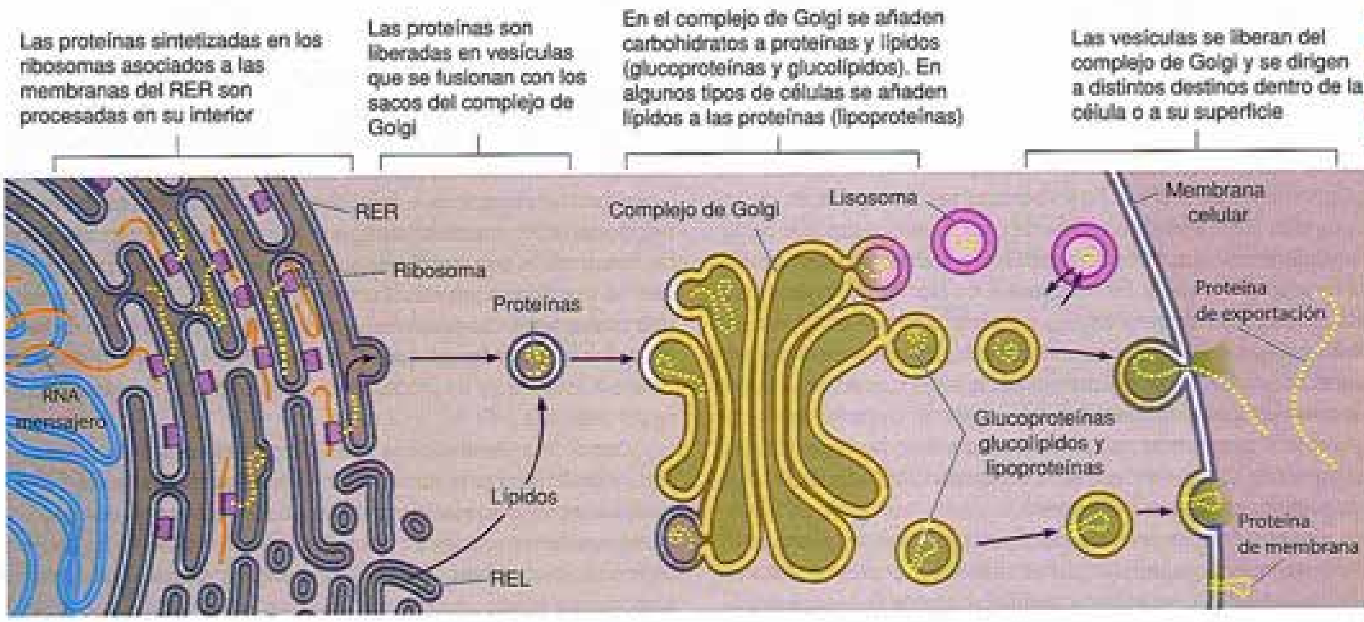


Figura animada

Fig. 2-15. EL TRÁFICO DE VESÍCULAS DENTRO DE LA CÉLULA. *Diagrama que ilustra la interacción de los ribosomas, los retículos endoplasmáticos (REL y RER), el complejo de Golgi y las vesículas. Estas organelas cooperan en la síntesis, el procesamiento químico, el empaquetamiento y la distribución de macromoléculas, y en el aporte de nuevo material a las membranas.*

una vacuola. Los *lisosomas primarios* que se encuentran dentro de las células y son relativamente pequeños y nuevos, se fusionan con las vacuolas en las que están atrapadas las bacterias y así se forma un *lisosoma secundario*. Las enzimas hidrolíticas digieren rápidamente a las bacterias, y las moléculas pequeñas que se forman como producto de esta digestión atraviesan la membrana del lisosoma hacia el citosol, donde luego pueden ser reutilizadas (véase también cap. 3).

Es notable que las enzimas no destruyan la membrana de los lisosomas que las contienen. Esto podría estar relacionado con la alta glucosilación de las proteínas de membrana de los lisosomas, que las protegen de la acción hidrolítica de las propias enzimas lisosómicas.

Otro tipo de organelas

La degradación de ácidos grasos y sustancias tóxicas: los peroxisomas

Otro tipo de vesícula relativamente grande –tamaño variable entre 0,2 y 1,7 µm de diámetro– presente en la mayoría de las células euca-



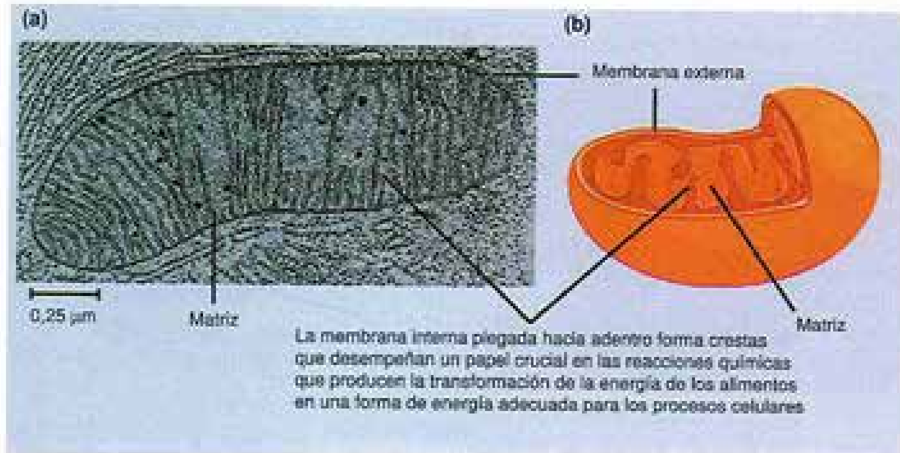


Fig. 2-16. LA MITOCONDRIA. ***a)*** *Microfotografía y* ***(b)*** *interpretación gráfica que representa una mitocondria, con un corte que permite "ver" su interior.*

riontes son los peroxisomas. Son vesículas con una sola membrana, en las que se producen diferentes reacciones gracias a las distintas enzimas que contienen; en general se trata de enzimas oxidativas. Junto con las mitocondrias, constituyen los principales sitios de utilización del oxígeno dentro de la célula. En los peroxisomas, la degradación de ácidos grasos libera energía en forma de calor y compuestos que participan en la síntesis de otras sustancias. En este proceso, la enzima oxidasa hace posible la unión del hidrógeno a los átomos de oxígeno y forma peróxido de hidrógeno (H_2O_2), un compuesto que es en extremo tóxico para las células vivas. Inmediatamente, otra de las enzimas presentes, la catalasa, escinde el peróxido de hidrógeno acumulado, lo que da como productos agua e hidrógeno, y evita así cualquier daño a las células. Los peroxisomas son particularmente abundantes en las células hepáticas, donde participan en la eliminación por oxidación de algunas sustancias tóxicas como el etanol.

En las plantas se conocen dos tipos diferentes de peroxisomas. Uno está presente en las hojas, donde se realiza el proceso de fotorrespiración (véase cap. 6, La fotorrespiración, reducción de la eficiencia fotosintética) y otro, denominado *glioxisoma*, está presente en semillas en germinación. En los glioxisomas, los ácidos grasos almacenados en las semillas oleaginosas se transforman en azúcares necesarios para el crecimiento de la planta.

La transformación de energía: las mitocondrias

Las mitocondrias son las organelas en las que se degradan moléculas orgánicas y se libera la energía química contenida en sus enlaces mediante un proceso que consume oxígeno: la respiración celular (véase cap. 5). En este proceso, la energía liberada se almacena en moléculas de ATP (véase Apéndice 2) y luego se utiliza en otros procesos celulares. En general, cuanto mayores son los requerimientos energéticos de una célula eucarionte, más mitocondrias contiene. Una célula hepática, por ejemplo, tiene alrededor de 2.500 mitocondrias, lo que constituye un 25% de su volumen, mientras que una célula del músculo cardíaco contiene varias veces más mitocondrias y de mayor tamaño. A menudo, las mitocondrias se encuentran agrupadas en áreas celulares de alto requerimiento energético, como por ejemplo alrededor del flagelo en los espermatozoides.

Como se muestra en la figura 2-16, las mitocondrias están siempre rodeadas por dos membranas: la más interna, plegada hacia adentro, forma crestas que constituyen superficies de trabajo en las que ocurren las reacciones químicas. Cuanto más activa es una mitocondria, más crestas tiene. Las mitocondrias miden alrededor de 1,5 µm de ancho y 2 a 8 µm de longitud. En el capítulo 5 examinaremos con más detalle la estructura y los procesos que ocurren dentro de estas importantes organelas (fig. 2-16).

Como vimos en el capítulo 1, las mitocondrias presentan vestigios de su vida como organismos independientes. Se reproducen por fisión binaria como las bacterias, tienen un pequeño cromosoma que codifica algunas de sus proteínas y poseen ribosomas similares a los de los organismos procariontes. El resto de las proteínas que participan en las funciones de la mitocondria se sintetizan en el RER y, al igual que sucede con otras organelas como los cloroplastos y los peroxisomas, ingresan en ellos por medio de una señal específica para cada organela.

La producción y almacenamiento de hidratos de carbono: los plástidos

Los plástidos son organelas que se encuentran sólo en las células de plantas y algas. Están rodeados por dos membranas, al igual que las mitocondrias, y tienen un sistema de membranas internas que pueden estar intrincadamente plegadas. Los plástidos maduros son de tres tipos: **leucoplastos**, que pueden almacenar almidón o, en algunas ocasiones, proteínas o aceites y son numerosos en órganos de almacenamiento como raíces (por ejemplo, el nabo) o tubérculos (como la papa); **cromoplastos**, que contienen pigmentos del tipo de los carotenoides (principalmente el rojo y amarillo brillante de las frutas, las flores, las hojas en el otoño y las zanahorias) y **cloroplastos**.

Los cloroplastos (*chloro* significa verde) contienen clorofila y en ellos se producen hidratos de carbono a partir de compuestos sencillos; esto ocurre por el proceso de fotosíntesis, gracias a la utilización de la energía lumínica (fig. 2-17). A través de este proceso se produce el alimento para las plantas y para todos los otros organismos que las consumen. Además de las dos membranas comunes a todos los plástidos, los cloroplastos tienen una tercera membrana interna: la membrana tilacoide. Esta membrana forma una serie de compartimientos y brinda superficies de trabajo en las que operan las enzimas y ocurren las reacciones involucradas. Los espacios internos de los tilacoides están interconectados y forman un compartimiento continuo. La síntesis de hidratos de carbono se produce en la estroma, que es el espacio entre la membrana tilacoide y la membrana interna. En el capítulo 6 consideraremos con más detalle la estructura del cloroplasto y su importancia funcional. Al igual que las mitocondrias, los cloroplastos contienen múltiples copias de un pequeño cromosoma –que en este caso se encuentran en la estroma–, así como ribosomas propios a partir de los cuales se sintetizan algunas proteínas propias de estas organelas. En los plástidos se produce una gran cantidad de ATP y son las organelas en las que las plantas sintetizan los ácidos grasos y la mayoría de los aminoácidos, así como las purinas y las pirimidinas (véase cap. 9, La estructura del DNA: un polímero de nucleótidos).



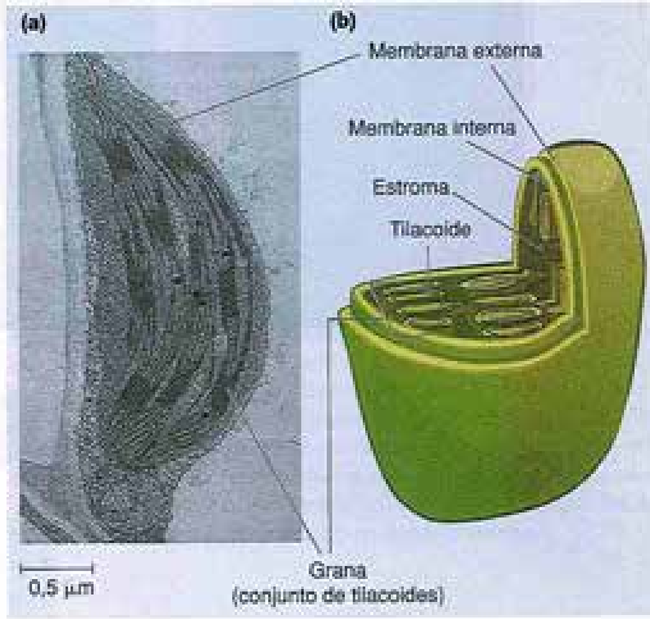
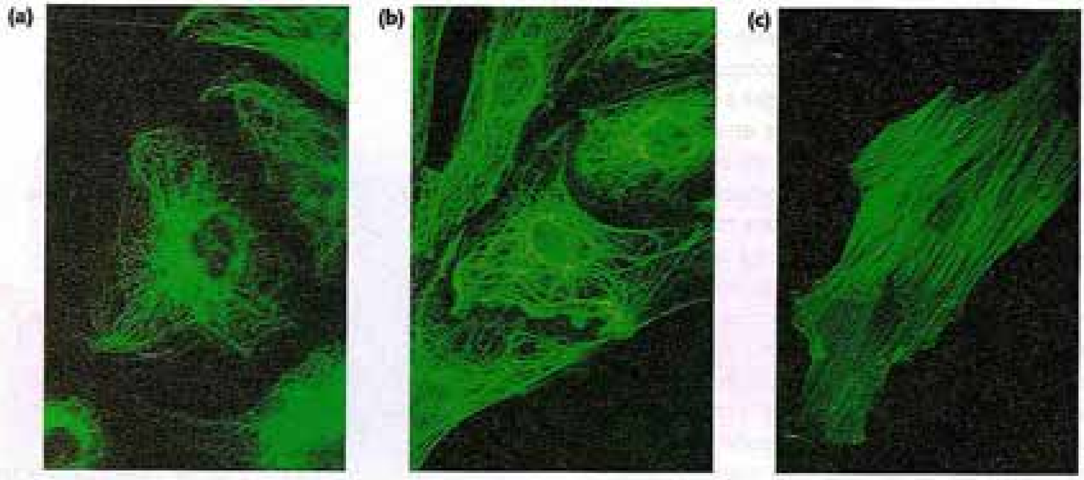


Fig. 2-17. EL CLOROPLASTO. *(a) Microfotografía y (b) interpretación gráfica que representa un cloroplasto, con un corte que permite "ver" su interior.*

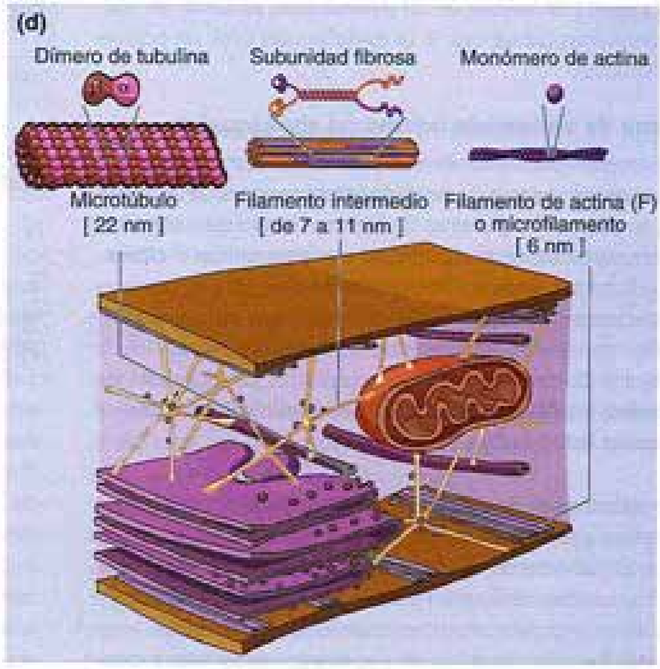
Un sistema de andamiaje interno: el citoesqueleto

La observación del interior de la célula eucarionte mediante diversas técnicas de microscopia ha revelado interconexiones, antes insospechadas, que forman las proteínas filamentosas dentro del citoplasma. Estas estructuras constituyen un verdadero esqueleto celular: el **citoesqueleto**, que no sólo mantiene la organización de la célula y sus organelas, sino que además le permite moverse, participa en las modificaciones de su morfología y dirige el tránsito intracelular (fig. 2-18). Se han identificado tres integrantes principales del citoesqueleto: los **microtúbulos**, los **filamentos de actina** –o **microfilamentos**– y los **filamentos intermedios**.

- Los *microtúbulos* son largos tubos huecos formados por dímeros de dos proteínas globulares llamadas tubulinas alfa y beta. Tienen alrededor de 22 nanómetros de diámetro, pero su longitud es variable. Estos tubos cambian de longitud por el agregado o la eliminación de dímeros del mismo tipo; crecen principalmente en uno de sus extremos llamado extremo "más" o de crecimiento rápido y este crecimiento ocurre con gasto de energía. Los microtúbulos son importantes en el transporte y el movimiento de vesículas y organelas dentro del citoplasma. Actúan asociados con ciertas proteínas, algunas de las cuales le confieren estabilidad al polímero de tubulinas y otras son proteínas motoras que dirigen el movimiento de las organelas a lo largo de los microtúbulos. También participan en la división celular, por ejemplo, en los movimientos de cromosomas que tienen lugar durante ese proceso (véase cap. 7). Entre un evento de división celular y otro, los microtúbulos funcionan como rieles sobre los cuales se mueven unidireccionalmente las proteínas motoras, cargando vesículas que contienen hormonas, neurotransmisores, nutrientes o proteínas. Además, los microtúbulos son componentes principales de los cilios y los flagelos, estructuras que participan en la locomoción de muchos tipos de células. En algunos organismos eucariontes unicelulares, los microtúbulos participan en la captura de presas, al promover las extensiones de la membrana plasmática que ocurren durante la fagocitosis.
- Los *filamentos intermedios* se encuentran en organismos pluricelulares y son particularmente abundantes en células sometidas a tensiones mecánicas como las células epiteliales, nerviosas y musculares. Tienen un grosor intermedio entre los microtúbulos y los filamentos de actina, con un diámetro de entre 7 y 11 nanómetros. A diferencia de ambos, que están constituidos por subunidades de proteína globular, los filamentos intermedios están compuestos por proteínas fibrosas resistentes y duraderas, que no se desintegran fácilmente en la célula una vez que han sido formados, aunque también son dinámicos, es decir que están continuamente intercambiando nuevas unidades proteicas; no tienen polaridad como los microtúbulos, y las unidades que los forman son tetrámeros (cuatro subunidades) en lugar de dímeros. Cada una de las moléculas proteicas que constituye un filamento intermedio presenta una porción central con forma de bastón, de longitud constante, y dos regiones terminales –cabeza y cola– que varían en su longitud y en su composición de aminoácidos. La proteína que constituye los filamentos intermedios varía con el tipo celular y es específica. Los filamentos intermedios forman, a su vez, un armazón denso, como un cesto, debajo de la envoltura del núcleo, la **lámina nuclear**, que se interrumpe en los poros nucleares y actúa como soporte de la membrana nuclear interna. En muchas células, los filamentos intermedios tienen una disposición radial, que va desde ese "cesto" que se encuentra alrededor de la envoltura nuclear hacia la periferia celular, y se asocian íntimamente con los microtúbulos. En las células epiteliales, algunos filamentos se fijan en







Galería de imágenes

Fig. 2-18. LA ESTRUCTURA DEL CITOESQUELETO. ***(a)*** *Microfotografías de microtúbulos,* ***(b)*** *filamentos intermedios y* ***(c)*** *filamentos de actina de células de canguro, que muestran la distribución de los elementos estructurales del citoesqueleto. Estas células pertenecen al tejido epitelial, que reviste las superficies del cuerpo y la luz de los órganos internos. Cada célula se ha tratado con anticuerpos fluorescentes específicos para cada tipo de proteína del citoesqueleto. La fluorescencia de cada muestra indica la localización de cada tipo de proteína.* ***(d)*** *En esta representación esquemática de un corte de una célula se puede observar la disposición de los tres elementos principales del citoesqueleto: microtúbulos, filamentos intermedios y microfilamentos.*

puntos específicos de la membrana celular donde forman parte de uniones especializadas entre dos células vecinas. A partir de ensayos realizados en ratones, en los que se alteraron los genes que codifican algunos filamentos intermedios, como por ejemplo los neurofilamentos, se sugirió que ciertas enfermedades degenerativas de la piel, el músculo y las neuronas estarían relacionadas con alteraciones de los filamentos intermedios.

- Los *filamentos de actina* o microfilamentos, de un diámetro promedio de 6 nanómetros, están constituidos por varias moléculas de una proteína globular llamada actina G. Cuando estas moléculas de actina G se ensamblan, forman una larga estructura helicoidal doble que se conoce como actina F. Los filamentos de actina son fuertes a pesar de ser muy finos, a menudo se asocian formando haces o fibras de tensión que cruzan el citoplasma como cables o se enredan entre sí formando cinturones y redes. Al igual que los microtúbulos, los filamentos de actina pueden formarse y desintegrarse rápidamente, según las condiciones en que se encuentra la célula en cada momento. Ciertos movimientos de las células son impulsados por la polimerización de la actina que, de esta manera, forma seudópodos, o "falsos pies". Los haces de actina forman el centro de las microvellosidades, que son prolongaciones de la membrana plasmática. Los filamentos de actina, junto con los de miosina, también actúan en las

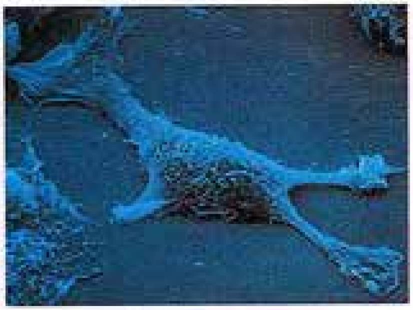


Fig. 2-19. MOVIMIENTO AMEBOIDE. *Un macrófago (tipo de glóbulo blanco fagocítico) se está desplazando por la superficie de una caja de cultivo. Su motilidad es posible por la interacción de los filamentos de actina con otra proteína, la miosina. Como veremos en el capítulo 40, los macrófagos desempeñan varias funciones vitales en la respuesta del cuerpo a los microorganismos invasores. También constituyen uno de los principales tipos celulares que son atacados por el virus causante del SIDA.*

células animales durante la división celular, estrangulando al citoplasma y separando a las dos células hijas. La actina y la miosina son además los componentes principales de los conjuntos contráctiles complejos de las células musculares.

El citoesqueleto es, así, un entramado denso de haces de fibras proteicas que se extiende a través del citoplasma. Aunque esta red da a la célula una estructura tridimensional altamente ordenada, no es rígida ni permanente. Es una estructura dinámica, que cambia y se desplaza de acuerdo con las actividades de la célula.

El citoesqueleto y el movimiento

Todas las células exhiben alguna forma de movimiento. Aun las células vegetales, encerradas por una pared celular rígida, muestran corrientes citoplasmáticas activas (movimientos del citoplasma dentro de la célula), movimientos cromosómicos y cambios de forma durante la división celular. Además, como ya mencionamos, existe un movimiento de vesículas y organelas dentro del citoplasma. En estudios realizados sobre las células nerviosas del calamar gigante se encontró que la *cinesina*, un complejo de proteínas motoras, es responsable del movimiento unidireccional de las vesículas. Estas vesículas son transportadas desde el cuerpo de la célula nerviosa, a lo largo de una prolongación generalmente muy larga llamada axón, hasta su extremo. La cinesina, unida a las vesículas y a los microtúbulos, funciona como una ATPasa, es decir, hidroliza ATP, lo que permite el movimiento de las vesículas. Así como la cinesina provoca el movimiento hacia el extremo del axón, hay otro complejo proteico denominado *dineína citoplasmática* que, de manera similar, es el responsable del movimiento de las vesículas en la dirección contraria.

Se han identificado dos mecanismos diferentes de movimiento celular. El primero consiste en el montaje de proteínas contráctiles; entre ellas, los filamentos de actina cumplen un papel importante. Junto al papel estructural del citoesqueleto, los filamentos de actina participan en el movimiento interno del contenido celular y en el movimiento de la propia célula. Un segundo mecanismo para el movimiento celular consiste en estructuras motoras permanentes formadas por la asociación de microtúbulos, como son los cilios y los flagelos.

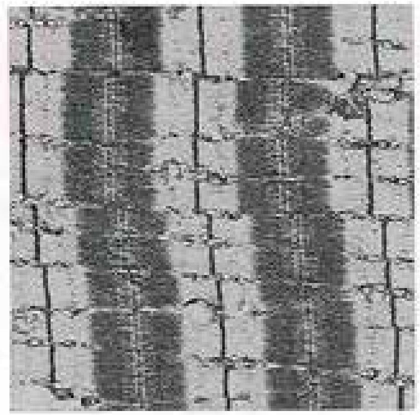


Fig. 2-20. CONJUNTOS CONTRÁCTILES DE FILAMENTOS PROTEICOS. *Principalmente se observan filamentos de actina y miosina, tal como se encuentran en un músculo esquelético de un vertebrado. Estos conjuntos, llamados miofilamentos, tienen una estructura altamente organizada. Cada unidad de dicha estructura en un miofilamento se conoce como sarcómero; en esta fotomicrografía electrónica se observan, aproximadamente, 18 sarcómeros. Cuando el músculo se contrae, la distancia de izquierda a derecha se acorta, es decir que se reducen las distancias entre los componentes del miofilamento y, en consecuencia, se achica la longitud de los sarcómeros.*

Actina y proteínas asociadas

Como se recordará, los filamentos de actina del citoesqueleto están formados por cadenas helicoidales compuestas por subunidades de la proteína globular actina. Los filamentos de actina están presentes en una gran variedad de células, incluidas las células vegetales. Participan no sólo en el mantenimiento de la organización citoplásmica, sino también en la movilidad celular y en el movimiento interno de los contenidos celulares. En ciertos casos, haces de otra proteína, conocida como miosina, actúan con los filamentos de actina y producen el movimiento celular. Además, algunas proteínas adicionales, que desempeñan funciones reguladoras, están asociadas con las moléculas de actina y miosina.

La actina, la miosina y sus proteínas asociadas están comprometidas en una variedad de procesos celulares diferentes. Por ejemplo, la actina se encuentra en los grandes organismos multinucleados conocidos como mohos mucilaginosos que se mueven como amebas gigantes y exhiben vigorosas corrientes citoplasmáticas. También se ha encontrado actina en una ameba genuina, *Amoeba proteus*. En estas células, que se mueven por cambios graduales de forma, los filamentos de actina se encuentran concentrados en haces o en una malla, cerca del borde celular en movimiento. Se ha visto que estos filamentos, junto con la miosina, también actúan en las células animales durante la división celular, porque estrangulan al citoplasma y separan a las dos células hijas. En las células de las algas, los filamentos de actina se presentan en haces dondequiera que ocurra una corriente citoplasmática. El modo en que la actina y sus proteínas asociadas llevan a cabo el movimiento ameboide (modo en el que se desplazan las amebas y algunas células animales) y producen las corrientes citoplasmáticas es objeto de intensas investigaciones en la actualidad (fig. 2-19).

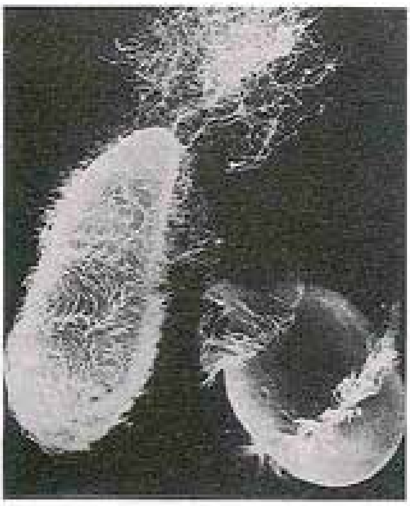
La actina y la miosina son también los componentes principales de los conjuntos contráctiles complejos llamados *miofilamentos* (fig. 2-20), que se encuentran en las células musculares de los vertebrados y en muchos otros animales. Esta organización especializada

Recuadro 2-2

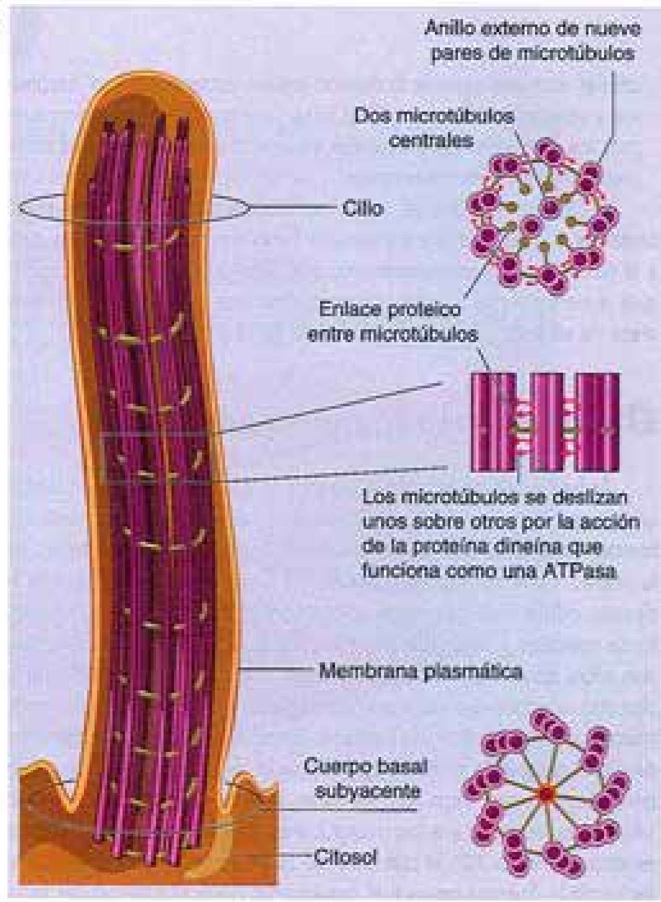
¿Citoesqueleto en bacterias?

Las bacterias no presentan un citoesqueleto organizado como las células eucariontes, aunque se han encontrado varias proteínas bacterianas cuya secuencia de aminoácidos es semejante a la actina de los eucariontes. Sin embargo, muchas de estas proteínas tienen una variedad de funciones diferentes, algunas de las cuales no están relacionadas con el citoesqueleto. No obstante, algunas están involucradas en el control de la forma de la célula y se sospecha que son los precursores del citoesqueleto de actina de los eucariontes. Un tipo de proteína bacteriana tiene una secuencia de aminoácidos semejante a la que constituye los microtúbulos, y forma filamentos que participan en la división celular. También puede determinar la forma celular a través de la rigidez mecánica de los filamentos o por medio del ensamblado de nuevos filamentos que presionan contra la membrana.

(a)



(b)



(c)

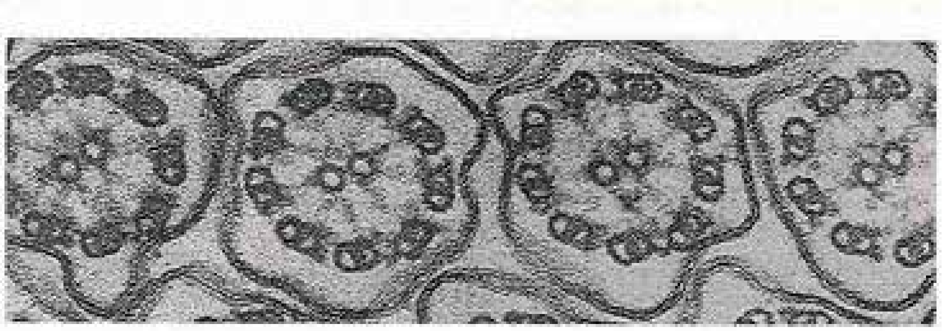


Fig. 2-21. LOS CILIOS. ***(a)*** *Dos organismos ciliados, protistas unicelulares, que se distinguen por sus numerosos cilios. A la izquierda, Paramecium; a la derecha, Didinium. Didinium está "atacando" a Paramecium. Paramecium, en su defensa, ha descargado una andanada de barbillas (que se ven como una nube en la parte superior de la microfotografía). Didinium estaría por expeler un haz de delgados filamentos venenosos (no visibles) que paralizarán a Paramecium en cuestión de segundos. En Paramecium, los cilios se distribuyen regularmente en la superficie celular. En Didinium, forman dos coronas que ciñen el cuerpo en forma de barril del organismo.* ***(b)*** *Esquema de un cilio con su cuerpo basal subyacente.* ***(c)*** *Microfotografía electrónica de un corte transversal de los cilios de una célula branquial (parte del aparato respiratorio) de un mejillón. El movimiento de los cilios en las branquias de los mejillones y otros moluscos bivalvos arrastra el agua a través de las branquias, que funcionan como un tamiz. Los organismos y las partículas de alimento pequeños quedan atrapados en el mucus de la superficie de la branquia y luego son arrastrados por los cilios hacia la boca.*

de la actina y la miosina (que se describirá en detalle en el capítulo 32) hace posible los movimientos rápidos y coordinados de los animales, incluidos los insectos, los peces, las aves, los caballos de carrera, y nosotros mismos (recuadro 2-2, *¿Citoesqueleto en bacterias?*)

Células en movimiento: cilios y flagelos

Desde la superficie de muchos tipos de células eucariontes se extienden estructuras largas y delgadas, los **cilios** y los **flagelos**. Ambos tienen una estructura común; la diferencia más evidente entre ellos es su longitud. Cuando son cortos y numerosos, se llaman cilios; cuando son más largos y escasos, se llaman flagelos. Las células procariontes también tienen flagelos, pero su estructura es muy diferente de los de las células eucariontes (véase cap. 24, fig. 24-11).

Los cilios y los flagelos se encuentran muy difundidos entre los seres vivos: en células de animales, en las células sexuales de helechos y otras plantas, y en los protistas (fig. 2-21a). Sólo unos pocos grupos de eucariontes, como las algas rojas, los hongos, las plantas con flor y los gusanos redondos (nematodos), no tienen cilios ni flagelos en ninguna célula. En organismos eucariontes unicelulares y en algunos animales pequeños, como los platelmintos, los cilios y los flagelos están asociados con el movimiento del organismo. La gran movilidad de los espermatozoides humanos se debe a su poderoso flagelo único o "cola". Muchas células que tapizan las superficies internas de nuestro cuerpo, como las que tapizan la superficie del tracto respiratorio, también son ciliadas. En estas células, los cilios baten y crean una corriente ascendente de mucus, que arrastra hacia la garganta los restos de hollín, polvo, polen, alquitrán de tabaco y cualquier sustancia extraña que se haya inhalado. Estas sustancias indeseables finalmente pueden eliminarse de la garganta por deglución. Por su parte, los oocitos humanos son impulsados a descender por los oviductos ayudados por el batir de los cilios de las células que tapizan las superficies internas de estos conductos.

Casi todos los cilios y los flagelos de células eucariontes, ya sean de un paramecio o de un espermatozoide, tienen la misma estructura interna: nueve pares de microtúbulos fusionados forman un anillo que rodea a otros dos microtúbulos situados en el centro (fig. 2-21b y c). Como mencionamos, los microtúbulos están compuestos por unidades de proteínas globulares idénticas, organizadas en forma de hélice hueca. En el eje del cilio o flagelo –el axonema–, los microtúbulos están asociados con numerosas proteínas que se encuentran a espacios regulares sobre ellos o entre ellos. Algunas de estas proteínas mantienen unido el haz de microtúbulos, otras forman los rayos que conectan a los nueve pares de microtúbulos externos con el par central y otras, como la *nexina*, forman enlaces bastante más espaciados, a modo de zunchos de un barril, que conectan los nueve pares externos entre sí. La proteína más importante dentro de este conjunto es la *dineína ciliar*, proteína motora que forma "brazos" unidos a los pares de microtúbulos y que genera una fuerza de deslizamiento entre los pares de microtúbulos, con gasto de energía. Los cilios y los flagelos se mueven gracias a estos deslizamientos de pares de microtúbulos respecto de otros pares. Pero a la vez, los microtúbulos están unidos entre sí por otras proteínas que limitan el movimiento de desplazamiento, lo cual posibilita que el cilio o el flagelo se curve. Los movimientos coordinados de los cilios o de los flagelos establecen patrones de movimientos en ondas, que pueden desplazar a la célula entera o arrastrar sustancias sobre su superficie.

En la base de cada cilio hay una estructura en forma de cilindro, el *cuerpo basal*, que tiene el mismo diámetro que un cilio, aproximadamente 0,2 µm. Está formado por microtúbulos dispuestos en nueve tripletes –no en pares– en la periferia del cilindro. A diferencia del cilio, el cuerpo basal no tiene microtúbulos en el centro y ninguno de sus microtúbulos tiene brazos. Los cilios y los flagelos se desarrollan a partir de los cuerpos basales.



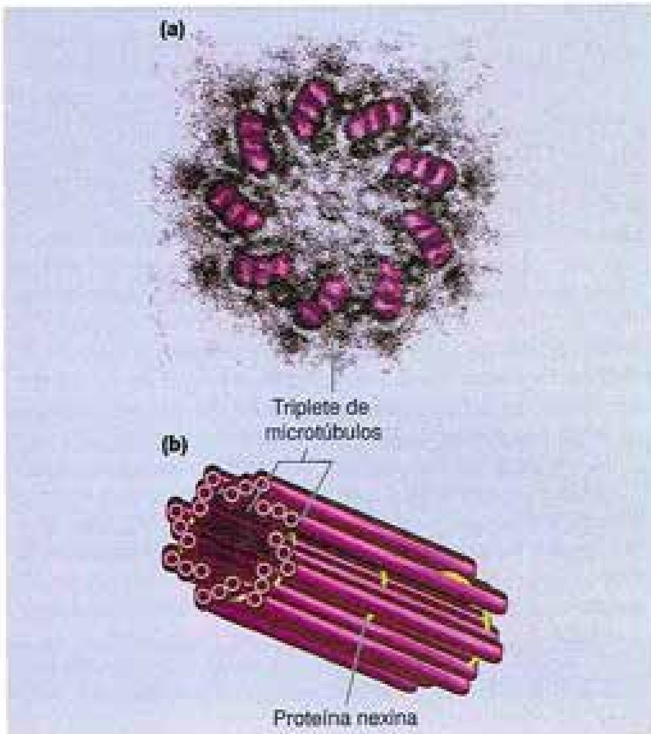


Fig. 2-22. LOS CENTRÍOLOS. *(a) Microfotografía coloreada de un corte transversal de un centriolo de una célula de la mosca de la fruta, Drosophila. Los centriolos son estructuralmente idénticos a los cuerpos basales. (b) Esquema que muestra la disposición de los microtúbulos en un centriolo.*

Muchos tipos de células eucariontes contienen en su citoplasma **centriolos**, cuya estructura es idéntica a la de los cuerpos basales (fig. 2-22). Los centriolos se encuentran sólo en aquellos grupos de organismos que también tienen cilios o flagelos (y por lo tanto, cuerpos basales). Habitualmente se hallan en pares, con sus ejes longitudinales formando ángulos rectos entre sí. Se encuentran en la región del citoplasma próxima a la envoltura nuclear, el **centrosoma**, una zona más clara desde donde se disponen en forma radial los microtúbulos del citoesqueleto. El centrosoma es el principal centro organizador de microtúbulos y es importante en la formación del huso mitótico, una estructura también formada por microtúbulos, que aparece en el momento de la división celular y está relacionada con el movimiento de los cromosomas. Sin embargo, como veremos en el capítulo 7, las células en las que los centrosomas no tienen centriolos, como las células de las plantas con flor, las de algunos mamíferos o las células de las primeras

ENSAYO 2-3

Cultivo de células

En la actualidad, las técnicas de cultivo celular constituyen herramientas fundamentales que se aplican tanto en investigación básica como aplicada, en el diagnóstico clínico e incluso en algunos procesos industriales. El importante desarrollo de estas técnicas se ha visto favorecido por las numerosas ventajas que presentan frente a la investigación con animales vivos, ya que permite, por un lado, el control del ambiente en el cual se desarrollan las células y, por otro, analizar un tipo celular aislado con la consiguiente disminución de los costos de reactivos y de animales de experimentación. Al mismo tiempo, desde el punto de vista ético, este recurso técnico es especialmente deseable porque posibilita que las investigaciones se desarrollen sin someter a seres vivos a procedimientos cruentos que en muchos casos involucran la muerte. Se puede cultivar una amplia variedad de tipos celulares que sirven para investigar, por ejemplo, cómo provocan infecciones los virus o cómo actúan cierto medicamento o sustancia. También se utilizan para estudiar algunas patologías como cáncer, Parkinson, SIDA, enfermedad de Alzheimer, etc.

La industria farmacéutica utiliza ampliamente las técnicas de cultivo para el desarrollo de nuevos fármacos, así como para la obtención de anticuerpos y hormonas, entre otras sustancias. Estas técnicas también se emplean como complemento para determinadas terapias médicas como la fertilización in vitro, las afecciones inmunológicas y tumorales, y para el diagnóstico y el tratamiento de diversas patologías. Actualmente, el cultivo de "células madre" (cap. 30, ensayo 30-2) presagia nuevos e importantes avances para la reparación de tejidos deteriorados, en microtrasplantes y en terapias inmunológicas.

Para que las células puedan mantenerse y proliferar se deben cultivar en un medio adecuado, un "medio de cultivo", que contenga nutrientes como *aminoácidos esenciales, carbohidratos, vitaminas, iones inorgánicos* y *suero* de diferentes especies, como de caballo o de bovino, que posee distintos componentes que promueven el crecimiento celular.

Además de los requerimientos nutricionales, las células necesitan una *temperatura* óptima para favorecer su desarrollo. Según el origen de las células, éstas se cultivan a diferentes temperaturas; por ejemplo, las provenientes de animales endotérmicos –cuya fuente principal de producción de calor es interna– se colocan a 37 °C, mientras que las de animales ectotérmicos –cuya temperatura es controlada, principalmente, por una fuente externa de calor– se cultivan a la máxima temperatura que acepta cada especie animal.

La concentración de iones hidrógeno también es un parámetro que se debe tener en cuenta para un crecimiento adecuado del cultivo. El *pH* óptimo para el desarrollo celular oscila entre 7,2 y 7,4, mientras que la *tensión de* CO_2 debe mantenerse entre el 5% y el 7%, con dependencia del tipo celular que se cultiva. La temperatura, la tensión de CO_2 y la *humedad*, que evita que se evapore el agua contenida en el medio de cultivo, son provistos por el incubador de células, instrumento fundamental para el cultivo celular.

La idea que impulsó a ciertos investigadores, a comienzos del siglo XX, a demostrar que un tejido puede sobrevivir y crecer fuera del cuerpo atrajo la atención de muchos otros científicos interesados en el estudio del comportamiento de células animales aisladas, sin la influencia de las variaciones sistémicas que se producen en animales normales y tratados experimentalmente. En un principio, esta técnica se desarrolló a partir de fragmentos de tejidos sin disgregar, llamados "explantos"; el crecimiento del cultivo se limitaba al desplazamiento o migración de algunas células desde el trozo de tejido hacia los sitios libres del soporte donde se colocaba el explanto. Las células, en estas condiciones, en ocasiones sufrían mitosis. Estos primeros experimentos se desarrollaron a partir de tejidos de animales termoconformadores como los anfibios (véase cap. 38, Estrategias frente a los cambios de temperatura ambiente), de manera que no requerían aparatos especiales como incubadores de temperatura variable. El progreso de las ciencias médicas generó un gran interés por el uso de animales termorreguladores como modelo experimental, ya que tanto en el desarrollo normal como en el patológico este modelo es más parecido al del ser humano.

A partir de la década de 1950, esta metodología sufrió una gran expansión, cuando comenzaron las investigaciones sobre los requerimientos nutricionales de las células en cultivo. Además, se desarrolló la técnica enzimática y mecánica de disociación de los tejidos obtenidos de diferentes partes del animal, con el objetivo de hacer crecer, mantener y estudiar células aisladas.

Existen dos tipos básicos de cultivo celulares: los *cultivos primarios* y las *líneas celulares*. El cultivo primario es el primer cultivo in vitro de células o explantos tomados directamente del organismo, mientras que la línea celular es un subcultivo a partir de un cultivo primario. Esta operación puede repetirse varias veces, de acuerdo con el tipo de tejido. Las células así obtenidas mantienen su diploidía y muchas de las características morfológicas del tejido que les dio



Incubador automático de CO_2 para cultivo de células, con filtros para aire, control de temperatura, humedad y de presión de CO_2. En su interior se puede observar, sobre los estantes, las cápsulas y las botellas de cultivo que contienen el "medio de cultivo" necesario para que las células puedan vivir y proliferar.

Ensayo 2-3 *(Cont.)*

Cultivo de células

origen. Sin embargo, con el tiempo y con los sucesivos subcultivos, estas células tienen dos destinos: o se adaptan a las condiciones del cultivo (ello significa que la población celular sufre transformaciones y paulatinamente pierde las características originales) o mueren. Los factores que limitan el crecimiento celular de un cultivo primario están relacionados con el deterioro progresivo de los sistemas de control de la proliferación celular, es decir, duplicación cromosómica, división mitótica, entre otros, a lo largo de los siguientes subcultivos. Por lo tanto, es de esperar que se produzca la muerte celular, a menos que aparezcan mutaciones genéticas que generen variantes celulares en las cuales se restablezcan las condiciones de equilibrio. En la actualidad se considera que el cultivo primario que logra establecerse, es decir, que conserva su diploidía y puede mantenerse por un número limitado de subcultivos (alrededor de 50), da origen a una *línea celular continua*. Por otro lado, si este cultivo pierde su diploidía inicial y puede mantenerse independientemente del número de subdivisiones, se logra una *línea celular continua establecida*.

etapas embrionarias, también son capaces de organizar microtúbulos para formar un huso mitótico.

El descubrimiento de la compleja estructura interna de cilios y flagelos, cuerpos basales y centriolos, que se repite una y otra vez en los seres vivos, fue una de las revelaciones más espectaculares de la microscopia electrónica. Para los biólogos, la repetición y la conservación de esta estructura compleja a lo largo de la evolución, desde organismos unicelulares "muy primitivos" hasta organismos pluricelulares "modernos", constituye otra prueba abrumadora de la unidad básica de los seres vivos (ensayo 2-3, *Cultivo de células*).

En síntesis

El tamaño, la forma y la organización de la célula

1. Las células son las unidades básicas de la estructura y la función biológica.
2. La mayoría de las células vegetales y animales miden entre 10 y 30 micrómetros de diámetro. Su interior está dividido en compartimientos funcionales: en el citoplasma se encuentran las organelas; en el núcleo, el DNA nuclear.
3. El tamaño celular está limitado por la capacidad del núcleo para regular las actividades metabólicas y por la relación superficie-/volumen. Por lo general, las células de menor tamaño son las metabólicamente activas y las que tienen una superficie pequeña en proporción a su volumen.

Los límites de la célula

4. La matriz extracelular en los organismos pluricelulares es el conjunto de proteínas y carbohidratos localizados en el espacio que rodea a las células. Participa en la adhesión entre células y en el desarrollo de tejidos y órganos, controlando la diferenciación celular, la morfogénesis, la migración de células y el metabolismo.

4. La membrana celular mantiene separada a la célula del medio que la rodea y regula la entrada y salida de sustancias. Está formada por fosfolípidos, proteínas y, en algunos casos, colesterol. Los fosfolípidos forman una bicapa dinámica y fluida por la cual se desplazan lateralmente las proteínas (modelo de mosaico fluido). La cara interna de la membrana presenta proteínas integrales de membrana y proteínas periféricas, que presentan actividades enzimáticas, actúan como receptores de señales químicas o participan en el transporte de sustancias. La cara externa presenta cadenas cortas de carbohidratos unidas a proteínas, que cumplen funciones de adhesión celular y reconocimiento de moléculas.

6. Las células vegetales están rodeadas por una pared celular, que realiza muchas de las funciones que cumple la matriz extracelular en las células animales. Cuando una célula vegetal se divide, se forma una pared primaria de celulosa. A veces, cuando las células maduran, se forma una pared secundaria de polisacáridos como la lignina.
7. Las células eucariontes poseen membranas internas que presentan la misma estructura general que la membrana celular y definen los compartimientos y las organelas.

En el interior de la célula, el núcleo

8. El núcleo celular es un compartimiento esférico que contiene el DNA nuclear y asegura la síntesis de las moléculas complejas que requiere la célula. Está limitado por dos membranas concéntricas que presentan poros por donde circulan sustancias desde el citoplasma y hacia él.
9. En las células eucariontes, las moléculas de DNA nuclear son lineales y están fuertemente unidas a proteínas histónicas y no histónicas. Cada molécula de DNA con sus proteínas constituye un cromosoma. Cuando la célula no se está dividiendo, los cromosomas forman una maraña de hilos delgados, llamada cromatina. Cuando la célula se divide, los cromosomas se condensan.

En síntesis *(Cont.)*

10. El cuerpo más conspicuo dentro del núcleo es el nucléolo, lugar donde se construyen las subunidades de los ribosomas.

Entre el núcleo y la membrana celular, el citoplasma

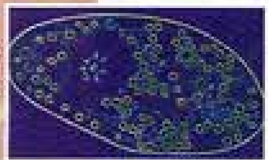
11. En el citoplasma se pueden distinguir el citosol, las organelas y el citoesqueleto. El citosol es una solución acuosa rica en proteínas, iones y otras moléculas. Las vesículas y las vacuolas, el retículo endoplasmático, el complejo de Golgi y los lisosomas son organelas que constituyen el sistema de endomembranas. Los ribosomas, los peroxisomas, las mitocondrias y los plástidos son otros tipos de organelas.
12. Las vesículas almacenan y transportan materiales, dentro de la célula, hacia ella y desde el exterior. La mayoría de las células de plantas y hongos contienen un tipo particular de vesículas, llamadas vacuolas, que mantienen la turgencia celular.
13. El retículo endoplasmático es una red de sacos aplanados, tubos y canales interconectados. Se denomina rugoso cuando tiene ribosomas adheridos a su superficie externa, y liso cuando no los tiene. Cumple un papel importante en el tráfico de proteínas. En asociación con las membranas del retículo liso se producen la síntesis de lípidos y la degradación del glucógeno.
14. El complejo de Golgi es un conjunto de cisternas que actúan como centro de compactación, modificación y distribución de proteínas y lípidos. En las células de las plantas, sintetiza y reúne algunos de los componentes de las paredes celulares.
15. Los lisosomas son un tipo especial de vesículas presentes en las células animales. Contienen enzimas hidrolíticas activas en medio ácido, que degradan las principales macromoléculas que se encuentran en la célula. En los glóbulos blancos, intervienen en la digestión de bacterias.
16. Los peroxisomas contienen distintas enzimas oxidativas que participan en la degradación de los ácidos grasos y el peróxido de hidrógeno que se forma durante el proceso. También degradan sustancias tóxicas como el etanol. En las plantas hay dos tipos de peroxisomas: los que están en las hojas y los que se encuentran en las semillas en germinación; estos últimos transforman los ácidos grasos en los azúcares necesarios para el crecimiento de la planta.
17. Los ribosomas son las únicas organelas que no están rodeadas por membranas. En ellos se acoplan los aminoácidos durante la síntesis de proteínas. Los que están libres intervienen en la síntesis de proteínas que permanecerán en el citosol; los que están adheridos a la superficie externa del retículo endoplasmático, lo hacen en la síntesis de proteínas que serán enviadas al exterior de la célula.
18. Las mitocondrias presentan dos membranas. La interna está plegada hacia adentro y forma crestas donde ocurre la respiración celular, proceso que consiste en la degradación de moléculas orgánicas. La energía liberada durante la degradación es almacenada en el ATP. Como las bacterias, las mitocondrias se reproducen por fisión binaria, tienen un pequeño cromosoma y poseen ribosomas similares a los que tienen los procariontes.
19. Los plástidos se encuentran sólo en las plantas y las algas. Hay tres tipos de plástidos maduros: leucoplastos, cromoplastos y cloroplastos. Los leucoplastos almacenan almidón, proteínas o aceites. Los cromoplastos contienen los pigmentos que dan color a las flores y los frutos. Los cloroplastos son el lugar en donde ocurre la fotosíntesis. Como las mitocondrias, los cloroplastos contienen en la estroma muchas copias de un pequeño cromosoma.
20. El citoesqueleto es un denso entramado de haces de fibras proteicas que se extiende a través del citoplasma. Está formado por tres tipos de filamentos: microtúbulos, filamentos intermedios y filamentos de actina. Los microtúbulos son tubos huecos, formados por dímeros de tubulina alfa y beta. Son componentes de los cilios y los flagelos, participan en el transporte de organelas y en el movimiento de los cromosomas durante la división celular. Los filamentos intermedios están compuestos por proteínas fibrosas resistentes y duraderas, formadas por tetrámeros. Abundan en las células sometidas a tensiones mecánicas (epiteliales, nerviosas y musculares) y forman la lámina nuclear, un armazón que sostiene la membrana del núcleo. Los filamentos de actina están constituidos por actina, una proteína globular. Producen movimientos celulares mediante la formación de seudópodos, estrangulan el citoplasma durante la división celular y forman parte de las estructuras contráctiles de las células musculares.

El citoesqueleto y el movimiento

21. Todas las células poseen movimientos celulares como las corrientes citoplasmáticas, los movimientos de las organelas y los cromosomas, y los cambios de forma durante la división.
22. Existen dos mecanismos de movimiento celular: el montaje de proteínas contráctiles como la actina y la miosina, y las estructuras motoras permanentes formadas por la asociación de microtúbulos (cilios y flagelos). La actina participa en el mantenimiento de la organización citoplasmática, la movilidad celular y el movimiento interno de los contenidos celulares. En algunos casos, el movimiento es producido por la interacción entre actina y miosina, por ejemplo, los movimientos musculares de los vertebrados. Los cilios y los flagelos son estructuras largas, delgadas y huecas, que se extienden desde la superficie de las células eucariontes. Los cilios son cortos y aparecen en grandes cantidades, los flagelos son largos y escasos. Sólo están ausentes en unos pocos grupos de eucariontes (algas rojas, hongos, plantas con flor y gusanos redondos).
23. Casi todos los cilios y los flagelos tienen la misma estructura interna: nueve pares de microtúbulos fusionados forman un anillo que rodea a otros dos microtúbulos situados en el centro. En la base de cada cilio hay una estructura en forma de cilindro, el cuerpo basal, formado por microtúbulos dispuestos en nueve tripletes en la periferia del cilindro y sin microtúbulos en el centro.
24. Muchos tipos de células eucariontes contienen en su citoplasma centríolos, cuya estructura es idéntica a la de los cuerpos basales. Se encuentran sólo en organismos que presentan cilios y flagelos. Habitualmente se hallan en pares, con sus ejes longitudinales formando ángulos rectos entre sí, en la región del citoplasma próxima a la envoltura nuclear. Esa región, llamada centrosoma, participa en la formación del huso mitótico. El huso es una estructura formada por microtúbulos, que aparece en la división celular y está relacionada con el movimiento de los cromosomas.

Cuestionario

1. ¿Cuáles de las siguientes estructuras no esperaría distinguir con un microscopio óptico?
   - **a.** Crestas mitocondriales.
   - **b.** Poros de la membrana nuclear.
   - **c.** Cromosomas de una célula animal condensados durante la mitosis.
   - **d.** Las dos capas lipídicas que forman la membrana plasmática.
   - **e.** Núcleo celular.
   - **f.** Ribosomas.
2. Se suele usar una fábrica industrial como analogía del funcionamiento de una célula. ¿A qué partes de la célula corresponderían las siguientes partes de la fábrica?
   - **a.** Dirección.
   - **b.** Generadores de energía.
   - **c.** Departamento de transporte.
   - **d.** Departamento de empaque.
   - **e.** Cadena de montaje.
   - **f.** Muros externos y vías de acceso.
3. ¿Qué forma espera que adopte un fragmento de membrana celular dentro del agua?
4. Un hombre está en tratamiento médico por esterilidad. El examen microscópico de su semen mostró que sus espermatozoides carecen de movilidad y que en las estructuras microtubulares faltan los "brazos" de dineína. El hombre padece también bronquitis crónica y otras dificultades respiratorias. ¿Tienen estos síntomas alguna relación entre sí?
5. Las dinitroanilinas son una familia de herbicidas que interactúan de tal manera con la tubulina beta que le impiden asociarse con la tubulina alfa. ¿Qué partes de las plantas se verán principalmente afectadas por estas sustancias?



Cómo entran y salen sustancias de la célula

La búsqueda de la verdad es más preciosa que su posesión.
ALBERT EINSTEIN

Cada célula está inmersa en un universo de sustancias químicas con las que interacciona de múltiples maneras y esa interacción condiciona sus respuestas y comportamientos. Aún estamos lejos de comprender totalmente cómo una célula se relaciona con su medio y con otras células. Sin embargo, la búsqueda constante de respuestas que nos permitan comprender los procesos involucrados en la comunicación entre las células y su entorno abre caminos nuevos y prometedores. Cada hallazgo genera nuevas preguntas que conducen a su vez a nuevos descubrimientos. De esta complejidad, lentamente emergen algunas reglas simples a través de las cuales podemos ir comprendiendo el funcionamiento de los seres vivos.

Los seres vivos y los intercambios de materia y energía

Los seres vivos son sistemas abiertos

Una de las primeras etapas en el estudio de un sistema físico o biológico consiste en caracterizar las interacciones de ese sistema con el medio. Estas interacciones dependen en gran medida de las propiedades de la superficie que lo envuelve, lo delimita y lo comunica con el entorno. En el mundo biológico, el sistema en estudio puede ser una célula, una parte de una célula, un conjunto de células definido en forma arbitraria, un órgano, un individuo o una población. En el caso de una célula, su ambiente son los fluidos que la bañan y, en ocasiones, otras células. Este tipo de sistemas tiene superficies físicas reales que lo separan de su medio ambiente, mientras que otros carecen de un límite nítidamente demarcado, por ejemplo, un sistema formado por un conjunto de animales y plantas en cierta región del planeta. Pese a estas diferencias, todos los sistemas biológicos interaccionan con su entorno esencialmente de la misma manera, a través de intercambios de materia y energía. Por esta razón, decimos que los sistemas biológicos son **sistemas abiertos** (véase cap. 1, Los seres vivos: sistemas abiertos que almacenan y procesan información). Por ejemplo, el árbol representado en la figura 3-1 absorbe CO_2 y luz del ambiente y libera O_2 durante el proceso de fotosíntesis. A la vez, absorbe O_2, y libera CO_2 durante el proceso de respiración. También hay un intercambio permanente de calor entre el árbol y el ambiente. Estos intercambios son esenciales para mantener la estabilidad a través del tiempo de estructuras que son altamente organizadas (fig. 3-1).

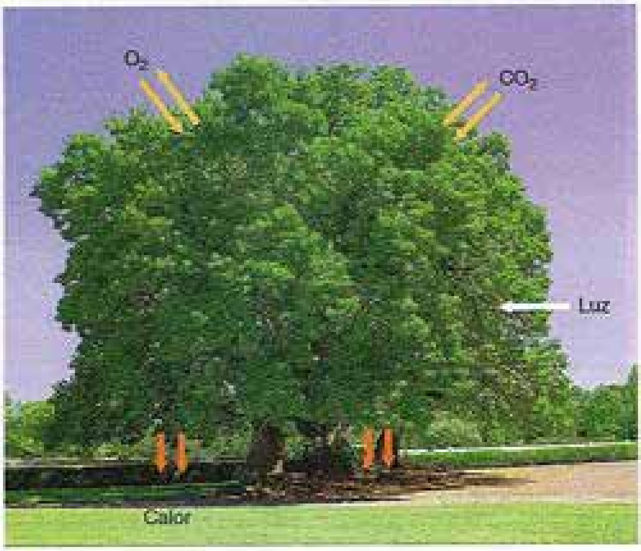


Fig. 3-1. INTERCAMBIO DE MATERIA Y ENERGÍA ENTRE UNA PLANTA Y SU MEDIO AMBIENTE.

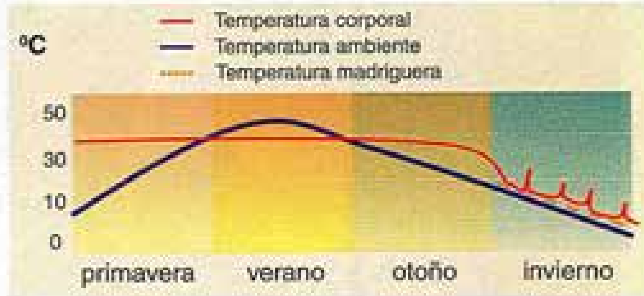


Fig. 3-2. ADAPTACIONES AL FRÍO. *Algunos animales, como la ardilla del desierto, tienen un mecanismo adaptativo conocido como hibernación que les permite sobrevivir a inviernos muy crudos y con escaso alimento. Durante la hibernación, los animales reducen su actividad metabólica y su temperatura corporal desciende a valores apenas superiores a la temperatura externa. En el gráfico puede observarse cómo varía la temperatura corporal, la del ambiente y la de la madriguera. Durante el período de hibernación, la temperatura corporal de la ardilla del desierto entra en un nuevo estado estacionario. Este estado está finamente regulado: si la temperatura exterior desciende por debajo de cierto valor, los animales se despiertan. También pasan por períodos en los que se despiertan con regularidad y permanecen activos durante un par de horas (indicado en el gráfico con las oscilaciones de temperatura en invierno). Cuando la temperatura asciende sobre un cierto valor, los animales se despiertan y así es como al llegar la primavera suspenden el estado de hibernación.*

Si rodeáramos a ese árbol, o a cualquier otro sistema biológico, con un material que impidiese el intercambio tanto de materia como de energía, lo transformaríamos en un *sistema aislado* y su estructura se desorganizaría con el paso del tiempo. Lo mismo ocurriría si permitiésemos el intercambio de energía pero no de materia, es decir, si lo convirtiéramos en un *sistema cerrado*. Por ser un organismo vivo, en cualquiera de estas dos situaciones, el árbol moriría.

La tendencia a alcanzar estados estacionarios

Todos los sistemas naturales tienden a alcanzar el estado más estable compatible con las condiciones en que se encuentre. En estos estados, sus propiedades físicas y químicas se mantienen aproximadamente constantes en el tiempo. Si se produce una ligera perturbación una vez alcanzado este estado, el sistema tiende a revertirla.

Cuando no hay intercambios con el ambiente, los sistemas evolucionan indefectiblemente hacia los estados más estables que, en este caso, se denominan *estados de equilibrio interno*. Estos estados de equilibrio reciben distintas denominaciones, de acuerdo con la propiedad del sistema que resulte de interés. Si es la temperatura que alcanza un valor estable, lo llamaremos estado de *equilibrio térmico*. Si se trata de la composición química del sistema que no cambia en el tiempo, estamos ante un estado de *equilibrio químico*. Cuando se compensa el efecto de las fuerzas que actúan sobre distintas partes del sistema, diremos que se llegó a un estado de *equilibrio mecánico*.

En muchos sistemas, entre ellos los sistemas vivos, se producen intercambios de materia y energía con el entorno en forma permanente. En estos sistemas también se pueden alcanzar situaciones de equilibrio pero, en este caso, nos referiremos al equilibrio entre el organismo y el ambiente que lo rodea, razón por la cual los llamaremos *estados de equilibrio con el entorno*. Por ejemplo, un insecto tarde o temprano alcanza una temperatura corporal igual a la del medio externo. Sin embargo, los sistemas abiertos pueden alcanzar también estados estables alejados del equilibrio, llamados *estados estacionarios*. Los mamíferos representan un buen ejemplo de un sistema en estado estacionario, ya que mantienen una temperatura corporal de aproximadamente 37 °C de manera independiente de la temperatura del ambiente.

¿Qué ocurre cuando cambian las condiciones externas de un sistema que se encuentra en estado estacionario?; por ejemplo, ¿qué le ocurre a un mamífero si la temperatura del ambiente disminuye? La respuesta depende de las características de cada caso particular (como el del mamífero) y de la magnitud del cambio de las condiciones externas. En la mayoría de los animales termorreguladores como los mamíferos (véase cap. 38, Estrategias frente a los cambios de temperatura ambiente), la temperatura corporal tiende a volver hacia el mismo estado estacionario. En otros casos, en cambio, pueden evolucionar hacia *nuevos* estados estacionarios, distintos del anterior. Esto es lo que ocurre con algunos mamíferos que, en inviernos muy crudos, entran en un estado de hibernación en el que su temperatura corporal desciende a valores muy bajos. En estos estados pueden sobrellevar una situación ambiental muy desfavorable (👁 fig. 3-2).

Es importante destacar que en un sistema abierto, no necesariamente todas las variables se encuentran en equilibrio, o todas en estado estacionario, sino que se pueden dar combinaciones en las que algunas de ellas permanecen en equilibrio con el medio y otras no, como se muestra en la figura 3-3. Para mantener constantes aquellas variables que se encuentran en estado estacionario, alejadas del equilibrio, el sistema debe intercambiar sustancias con el medio, que es precisamente lo que sucede cuando los animales se alimentan (👁 fig. 3-3). Estos ejemplos indican que el intercambio de sustancias es indispensable para mantener estados estacionarios, pero evidentemente no es suficiente. Por ejemplo, la medusa de la figura 3-3 ingiere alimentos que le permiten movilizarse (alejarse del equilibrio mecánico), pero no regular su temperatura. Para comprender cómo se generan y se mantienen estos estados estacionarios debemos analizar con más detalle las características de los procesos de intercambio.

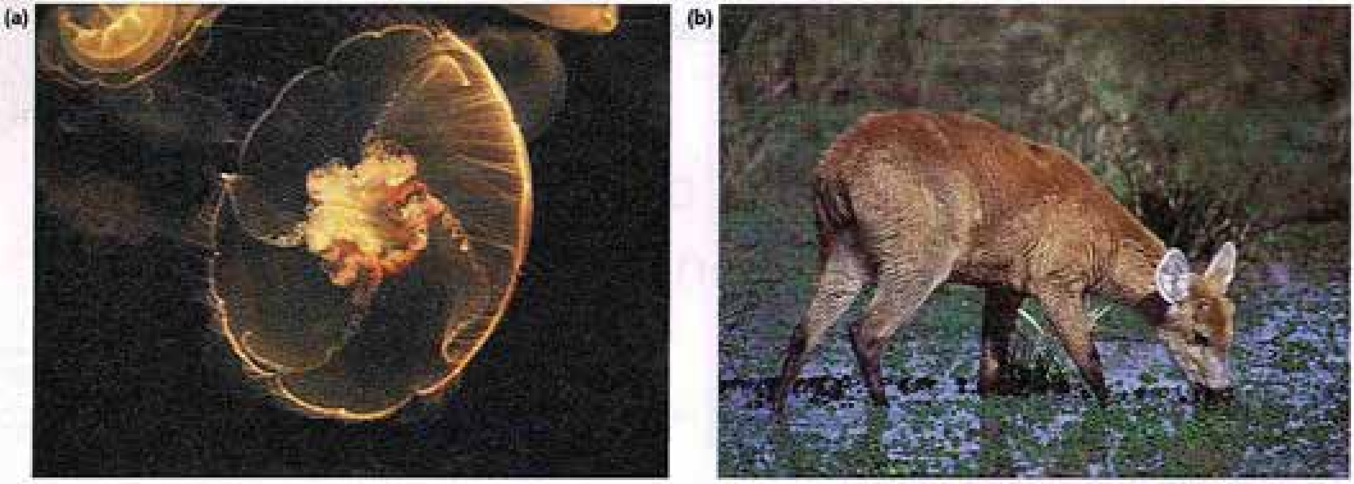


Fig. 3-3. EQUILIBRIO Y ESTADOS ESTACIONARIOS EN LOS SISTEMAS ABIERTOS. *Los sistemas abiertos pueden equilibrar algunas de sus variables y mantener otras fuera del equilibrio. Una medusa en el mar* ***(a)*** *está en equilibrio térmico con su medio, pero su estabilidad mecánica depende del movimiento activo de las contracciones de todo su cuerpo que le permiten propulsarse. Un mamífero como el ciervo de los pantanos* ***(b)*** *mantiene su temperatura corporal estacionaria frente a las variaciones del ambiente entre el invierno y el verano. Su peso se encuentra compensado en los puntos de apoyo, por lo que está así en equilibrio mecánico. Sin embargo, a través de fuerzas variables ejercidas por sus músculos, puede desplazarse o saltar. Para mantener los estados estacionarios, los animales deben ingerir materia y energía en forma de alimentos.*

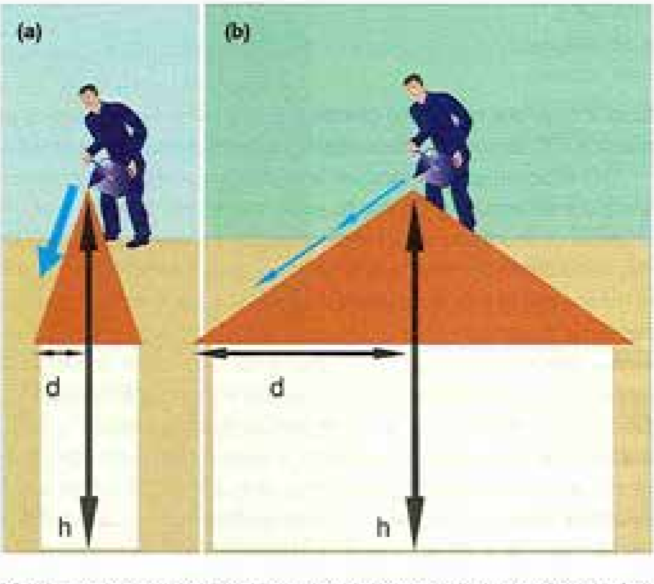


Fig. 3-4. POTENCIALES, GRADIENTES Y MAGNITUD DEL FLUJO. ***(a)*** *Se vierte agua en un techo de altura h y gran pendiente y* ***(b)*** *en un techo de la misma altura pero de una pendiente mucho menor. En los dos casos el agua tiene la misma energía potencial inicial, ya que ésta depende exclusivamente de la altura. Sin embargo, en (a) la pendiente del techo (y por lo tanto el gradiente de energía potencial) es más aguda, lo cual resulta en un flujo de agua muy superior al del caso (b), en el que la pendiente del techo es mucho menor. Esto se debe a que la variación de la energía potencial por unidad de distancia recorrida por el agua es mayor en (a) que en (b).*

Las fuerzas que impulsan los intercambios de materia y energía

¿Por qué al abrir una ventana en una habitación calefaccionada se producirá un descenso de la temperatura? ¿Por qué el agua absorbida por las raíces de una planta puede ascender hasta las hojas? ¿Por qué la glucosa disuelta en la sangre puede atravesar la membrana celular e ingresar en el citoplasma? Para poder contestar este tipo de preguntas, es necesario medir la velocidad a la que se producen esos intercambios de materia y energía. Los resultados de esas mediciones se pueden expresar a través de diversas magnitudes, entre las cuales una de las más útiles es el flujo. El **flujo** es la cantidad de materia o energía transportada por unidad de área y por unidad de tiempo. Por ejemplo, el flujo de agua que sale por una canilla abierta puede ser de alrededor de 0,2 litros por cada cm2 de superficie (la sección transversal del pico de la canilla) y por segundo. De manera análoga, podemos expresar el flujo de calor, agua y glucosa en las situaciones planteadas anteriormente.

Así, varios científicos, a lo largo del tiempo, midieron los flujos más diversos. Se estudiaron flujos de fluidos como el agua, de iones como el Na^+ y el K^+, de moléculas orgánicas como la glucosa, de calor y de cargas eléctricas, y se examinaron las condiciones en las que estos procesos se producían. Se vio entonces que, en ciertas condiciones, estos flujos se producían y en otras no, y que en algunos casos la magnitud de los flujos era mayor que en otros.

Una de las hipótesis que surgen a partir de estos estudios es que todo flujo se produce por acción de una fuerza que lo impulsa.

Para entender la naturaleza de la fuerza impulsora y su relación con el flujo, imaginemos una casa con un techo a dos aguas y una persona subida al techo que, para limpiarlo, deja caer agua por uno de sus planos inclinados (fig. 3-4a). Como el techo se encuentra a cierta altura respecto del suelo, la atracción gravitatoria hace que el agua descienda. Esa capacidad del agua de desplazarse en estas condiciones se denomina **potencial**. En este ejemplo particular, se trata de energía potencial.

¿Qué sucedería si el techo tuviera la misma altura, pero un plano mucho menos inclinado? (fig. 3-4b). En ambos casos, la energía potencial inicial, dada por la altura, es la misma, pero en el techo de pendiente más suave, la energía potencial disminuye más lentamente a medida que nos alejamos del punto más alto del techo. Esto nos per-

mite introducir el concepto de **gradiente**, que indica cuán rápido varía el potencial entre un punto y otro del espacio y la dirección en que se produce el cambio más brusco.

En el ejemplo anterior, el flujo de agua será más lento en el techo de menor inclinación (menor gradiente de energía potencial), es decir, cuanto menor es la pendiente, menor será el gradiente de potencial y el agua descenderá más lentamente.

Esto nos permite arribar a otra conclusión: *la magnitud de un flujo depende de la magnitud del gradiente que lo impulsa.*

Un ejemplo muy claro de la importancia de la relación entre flujo y gradiente es el de las avalanchas de nieve. Las avalanchas son el resultado del flujo de partículas de nieve desde la cima de una montaña a su base. Para que una avalancha se produzca, es necesario que la montaña tenga una gran altura (energía potencial), que se acumule nieve y que haya suficiente pendiente (gradiente de energía potencial). De acuerdo con estas variables, acumulación, altura y pendiente, los expertos pueden estimar el riesgo de avalanchas en cada situación particular.

Los ejemplos que hemos analizado nos muestran que un flujo se produce siempre desde las regiones del espacio donde el potencial es mayor hacia zonas donde es menor y sólo se detiene cuando el potencial se iguala en todos los puntos del espacio. En ese momento, el gradiente y el flujo neto se vuelven nulos. Para volver a un ejemplo biológico, imaginemos un insecto que ingresa por la ventana en una habitación calefaccionada. Inmediatamente se generará un gradiente de temperatura entre el cuerpo del insecto y el aire en la habitación. A medida que se produce el flujo de calor, desde el aire hacia el insecto, aumentará la temperatura corporal del insecto lo que, a su vez, disipará el gradiente de temperatura. Cuando el insecto alcance la temperatura de la habitación, no habrá más gradiente térmico ni flujo neto de calor.

En consecuencia, podemos arribar a una tercera conclusión: *los flujos tienden a disipar las fuerzas impulsoras que los generan.*

Una vez comprendida la relación que hay entre flujos y fuerzas impulsoras, estamos en condiciones de analizar el tema central de este capítulo: el transporte de sustancias a través de las membranas biológicas. En estos procesos de transporte, la fuerza impulsora natural es un gradiente de potencial químico.

El potencial químico de una sustancia es una magnitud cuyo valor depende de qué especie química se trate, de su concentración en el sistema y de la temperatura y la presión a las que se encuentre. Para un sistema a presión y temperatura constantes, el potencial químico de cada componente del sistema dependerá exclusivamente de su concentración individual. Donde mayor es la concentración, mayor será su potencial químico.

¿Qué sucede con las especies químicas que poseen carga eléctrica, como es el caso de los iones? El potencial responsable del movimiento de estas especies se denomina **potencial electroquímico**. Esta denominación enfatiza el hecho de que este potencial puede pensarse como la combinación del potencial eléctrico, que impulsaría el movimiento de cargas "sin masa", y el potencial químico que produciría el desplazamiento de sustancias "sin carga". Por ejemplo, la entrada o la salida de anión cloruro (Cl^-) de una célula depende de la concentración de Cl^- y de la distribución de cargas eléctricas a ambos lados de la membrana celular. La suma de ambos efectos determina el potencial electroquímico del Cl^- y el gradiente de este potencial a través de la membrana celular constituye la fuerza impulsora para la entrada o la salida de este ion.

En 1968, el Premio Nobel de química fue otorgado al científico noruego-estadounidense Lars Onsager (1903-1976) por su contribución

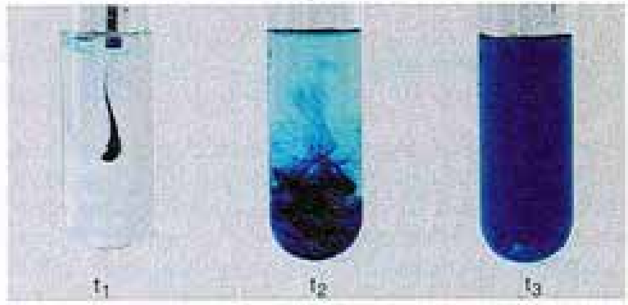


Fig. 3-5. DIFUSIÓN DE UNA GOTA DE COLORANTE EN EL AGUA. *Inicialmente (tiempo t_1), el potencial químico del colorante es máximo en la región donde está la gota y nulo en el resto del sistema. A medida que se produce el transporte (tiempo t_2) el potencial químico del colorante disminuye en la región donde estaba la gota y aumenta en el resto del sistema hasta adquirir un valor uniforme en todo el sistema (tiempo t_3).*

Galería de imágenes

a la teoría del movimiento de iones en solución por acción de gradientes de potencial químico y eléctrico. Muchos otros Premios Nobel reflejan la importancia otorgada a este tema a lo largo del siglo XX (recuadro 3-1, *Galería de Premios Nobel*).

Transportes pasivos y activos

Como acabamos de ver, el movimiento de sustancias químicas dentro de un sistema, o entre el sistema y el medio, se produce en forma espontánea desde regiones donde el potencial químico (o electroquímico, en el caso de moléculas con carga eléctrica) es mayor hacia aquellas en donde es menor. Este tipo de transporte, impulsado por un gradiente de potencial, no requiere el aporte externo de energía y, por lo tanto, recibe el nombre de **transporte pasivo** (fig. 3-5). Esto ocurre, por ejemplo, cuando una gota de colorante se difunde en agua como se muestra en la figura 3-5.

Sin embargo, en la célula existen numerosos ejemplos en los que las sustancias se desplazan desde zonas donde su potencial químico (o electroquímico) es menor hacia otras donde es mayor. Estos procesos no ocurren en forma espontánea, de modo que requieren sistemas específicos que promuevan tales movimientos, además de un aporte externo de energía. Por estas razones, se los denomina procesos de **transporte activo**. El funcionamiento de los sistemas de transporte activo es análogo al de las bombas hidráulicas que elevan agua hacia tanques ubicados a grandes alturas a expensas del aporte de energía externa. Esta analogía se ha llevado al extremo de denominar **bombas** a las proteínas que transportan sustancias en forma activa.

En forma general, podemos definir el flujo activo y pasivo de cualquier magnitud física según éste se produzca en el mismo sentido o en sentido contrario al del gradiente de potencial que lo impulsa, y si requiere o no el aporte de energía.

En la figura 3-6 se muestra el movimiento de un fluido entre dos compartimientos sujeto a la acción conjunta de un flujo pasivo de un fluido a través de una cañería –impulsado por el gradiente de presión– y de un flujo activo impulsado por una bomba hidráulica. Cuando las magnitudes de ambos flujos se igualan, el sistema alcanza un estado estacionario. En este estado, el nivel de líquido en cada compartimiento es diferente, y esa diferencia se mantiene en el tiempo. Si se desconecta la bomba, los niveles de líquido se igualarán y alcanzarán el estado de equilibrio (fig. 3-6).

Recuadro 3-1

Galería de Premios Nobel

A principios del siglo XX se instauró la entrega de premios a personas que a través de diferentes campos de estudio hubieran brindado grandes servicios a la humanidad. Este premio fue ideado por el químico e industrial sueco descubridor de la dinamita, Alfred Nobel (1833-1896), quien legó su fortuna para tal fin. Los premios a científicos en el área de física y de química son concedidos por la Academia Sueca de Ciencias.

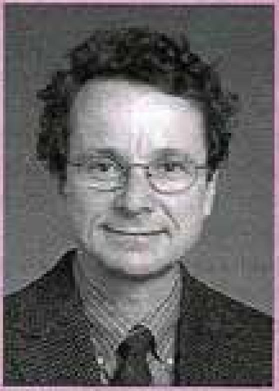
El primer laureado en química, en 1901, fue el científico holandés Jacobus Henricus van't Hoff (1852-1911) por sus trabajos sobre la ósmosis en soluciones, realizados en la Universidad de Berlín, Alemania (véase cap. 3 recuadro 3-2).

Como vimos, en 1968, el premio le correspondió a Lars Onsager. Sus trabajos, desarrollados en la Universidad de Yale, Estados Unidos, permitieron comprender las relaciones entre flujos y fuerzas termodinámicas en sistemas no muy alejados del equilibrio.

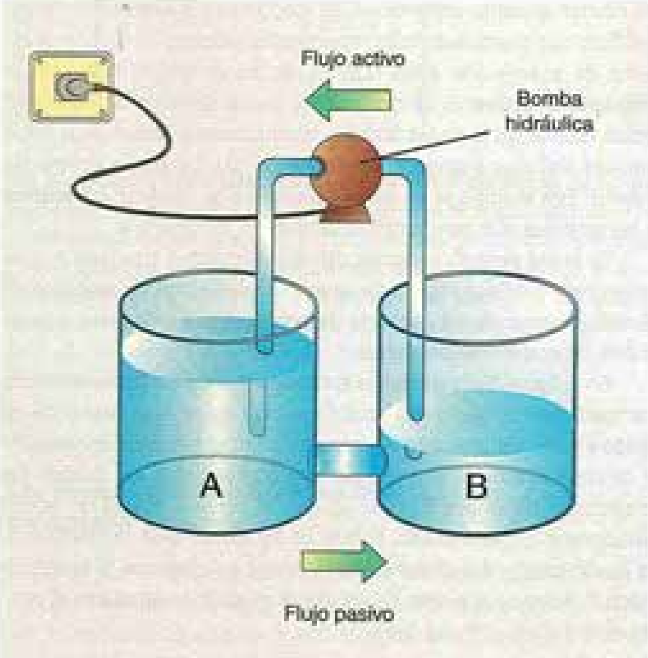
El científico nacido en Moscú, Rusia, y nacionalizado belga Ilya Prigogine (1917-2003) recibió el Premio Nobel de química en 1977 por sus aportes a la termodinámica del no equilibrio. En su contribución teórica se demuestra cómo sistemas de flujos y fuerzas acoplados pueden dar lugar, en situaciones muy alejadas del equilibrio, a comportamientos dinámicos complejos (por ejemplo, oscilaciones) y a estructuras altamente organizadas (ensayo 3-1, *Comportamiento oscilatorio del calcio intracelular*). Sus trabajos fueron realizados en la Universidad Libre de Bruselas, Bélgica y en la Universidad de Texas, Estados Unidos (véase cap. 4, La entropía y la flecha del tiempo).

La mitad del premio correspondiente a 1997 fue otorgada al científico danés Jens C. Skou, por el descubrimiento de una enzima transportadora de iones, la Na^+-K^+-ATPasa (recuadro 3-4, *El transporte de sodio y potasio*). Sus trabajos fueron realizados en la Universidad de Aarhus, Dinamarca. La otra mitad del premio fue compartida por el científico estadounidense Paul D. Boyer de la Universidad de California en Los Ángeles, Estados Unidos, y el inglés John E. Walker del Laboratorio de Biología Molecular del Medical Research Council, Cambridge, Reino Unido. Ambos contribuyeron a la elucidación del mecanismo enzimático subyacente en la síntesis de trifosfato de adenosina (ATP) catalizada por las F-ATPasas (véase en este capítulo, *Transportadores impulsados por otras fuentes de energía*).

En 2003, el premio fue compartido por los científicos estadounidenses Peter Agre por el descubrimiento de los canales transportadores de agua, realizado en la Universidad Johns Hopkins, Estados Unidos y Roderick MacKinnon (1956) por sus estudios sobre los canales iónicos, desarrollados en Rockefeller University y en el Instituto Médico Howard Hughes, Estados Unidos (véase cap. 3, Los canales).



Roderick MacKinnon recibió el Premio Nobel a los 47 años.



El pasaje de sustancias a través de la membrana celular

En una célula, la superficie que separa al sistema del medio que lo rodea es la membrana celular y el intercambio de sustancias entre la célula y el medio debe ocurrir a través de esta membrana. Este intercambio resulta esencial para mantener la integridad de la célula y para proveer las distintas especies químicas necesarias para los procesos metabólicos que ocurren permanentemente dentro de ella. En las células eucariontes, ade-

Fig. 3-6. FLUJOS PASIVOS Y ACTIVOS EN EL MOVIMIENTO DE UN FLUIDO. *El líquido se mueve desde A hacia B impulsado por el gradiente de presión entre ambos compartimientos (la mayor altura de líquido en A tiene como consecuencia que la presión sea mayor en ese compartimiento). El flujo de A hacia B es pasivo. Una bomba hidráulica impulsa el movimiento de fluido desde B hacia A. El flujo de B hacia A es activo y requiere energía. El funcionamiento conjunto de ambos sistemas permite que la diferencia de niveles se mantenga constante en el tiempo.*

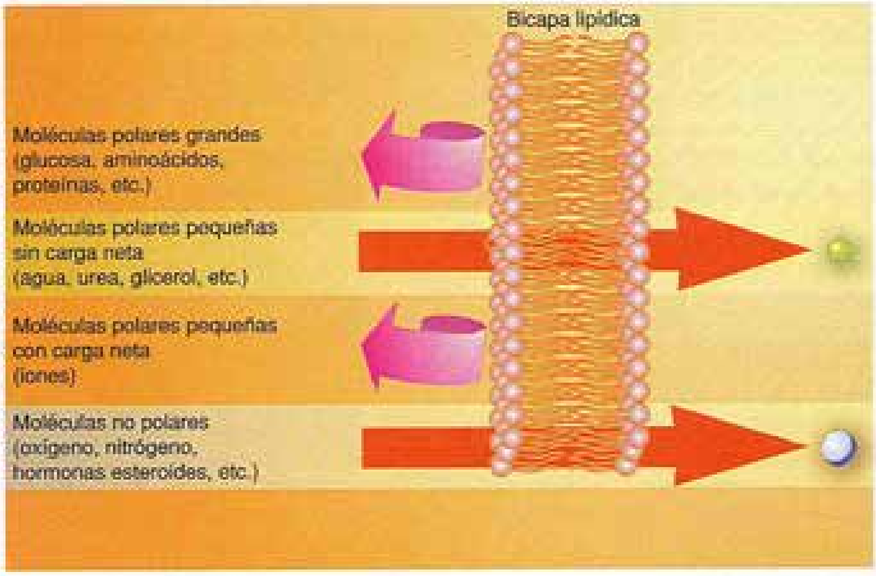


Fig. 3-7. **PERMEABILIDAD DE UNA BICAPA DE FOSFOLÍPIDOS FRENTE A DISTINTAS SUSTANCIAS.**

más de la membrana celular, hay otras membranas que separan compartimientos internos, como las de las mitocondrias y los cloroplastos, a través de las cuales ocurren intercambios similares.

El desplazamiento de sustancias a través de los fosfolípidos de la membrana

Como vimos en el capítulo 2, las membranas celulares están constituidas por una bicapa de fosfolípidos con largas cadenas carbonadas hidrófobas. Algunas sustancias son capaces de atravesar la membrana circulando entre las cadenas carbonadas. Esta capacidad depende de la polaridad, del tamaño y de la carga de las sustancias (fig. 3-7).

- *Polaridad*. Cuanto menos polar (o más hidrófoba) es la sustancia, con más facilidad circulará a través de los fosfolípidos (véase recuadro 1-1).
- *Tamaño*. Cuanto más pequeña es la sustancia, con más facilidad podrá desplazarse a través de los fosfolípidos.
- *Carga*. Los iones, no importa cuán pequeños sean, no pueden atravesar la bicapa lipídica debido a su carga eléctrica (véase cap.1, recuadro 1-1). Sin embargo, algunas moléculas pequeñas que tienen una distribución asimétrica de cargas –son polares– pero no tienen carga eléctrica neta pueden moverse a través de la membrana.

Ejemplos de moléculas que pueden moverse a través de la bicapa lipídica son los dos gases que participan en el proceso de respiración, O_2 y CO_2, la urea, el agua, las hormonas esteroideas, etc.

Hasta aquí hemos analizado las características necesarias para que una sustancia atraviese una bicapa lipídica. Pero, ¿qué determina que efectivamente estas sustancias entren o salgan de la célula?

La difusión a través de una membrana: una consecuencia del movimiento al azar

Vimos ya que las sustancias se mueven impulsadas por su gradiente de potencial químico o electroquímico. Para entender cómo ocurre este movimiento, debemos introducirnos en el mundo microscópico y analizar el desplazamiento de una sustancia a escala molecular.

Toda sustancia está formada por moléculas que poseen cierta cantidad de energía cinética, que es indicativa de sus movimientos espontáneos. Estos movimientos provocan colisiones entre las moléculas cercanas que determinan que la trayectoria de cada molécula cambie continuamente. El resultado es un desplazamiento al azar en el que, transcurrido suficiente tiempo, cualquier molécula habrá recorrido todas las regiones del sistema.

¿Qué ocurre cuando una de estas moléculas se topa con los fosfolípidos de la membrana? Si debido a sus respectivas estructuras químicas se produce una repulsión entre ella y los fosfolípidos, la molécula se alejará de la membrana y continuará su movimiento al azar en la fase acuosa. Si, por el contrario, tiene las características adecuadas de polaridad y tamaño, se introducirá en la bicapa.

La concentración de una sustancia en una solución es una medida del número de moléculas presentes en esa solución y, a presión y temperatura constantes, determinará el número de choques con la membrana que se producen por unidad de tiempo. Si la concentración de un soluto es mayor en un lado de la membrana que en el otro, se producirán más choques de moléculas de soluto en un tiempo dado en el lado de la membrana en el que la solución esté más concentrada y, en consecuencia, más moléculas atravesarán la membrana desde ese lado hacia el lado opuesto.

La **difusión** es el desplazamiento neto de moléculas, a presión y temperatura constantes, desde zonas de mayor concentración hacia las zonas de menor concentración y es el mecanismo principal de movimiento de moléculas en una célula. Este desplazamiento ocurre sin gasto de energía externa.

El pequeño espesor de las membranas biológicas y la velocidad que puede alcanzar una molécula que se desplaza por difusión hacen que este mecanismo sea eficiente para el pasaje de sustancias que pueden atravesar la bicapa lipídica de las membranas. Por ejemplo, una molécula de oxígeno puede atravesar una bicapa lipídica en apenas fracciones de segundo. La difusión, sin embargo, no es tan efectiva para la distribución posterior de esas mismas sustancias en el interior celular, razón por la cual en muchos casos este proceso es acelerado por corrientes citoplasmáticas en las que participa el citoesqueleto (véase cap. 2, Un sistema de andamiaje interno: el citoesqueleto).

La velocidad neta a la que ocurre el proceso de difusión de una sustancia a través de la bicapa de fosfolípidos depende de la magnitud del gradiente de potencial químico que la impulsa. Si la sustancia transportada es consumida en cuanto ingresa en el interior de la célula –como ocurre con el O_2 para el cual suele haber una alta demanda intracelular–, su concentración en el interior de la célula será muy baja y por lo tanto el potencial químico dentro de la célula se mantendrá en valores muy bajos. Así, el gradiente con respecto al medio extracelular permanece aproximadamente constante y favorable para la entrada de más O_2 en la célula. En casos como éste, la difusión a través de la membrana resulta suficiente para abastecer a la célula (recuadro 3-2, *Movimientos de agua: ósmosis y volumen celular*).

Recuadro 3-2

Movimientos de agua: ósmosis y volumen celular

El agua constituye el 70% de la masa corporal de la mayoría de los seres vivos. La distribución de agua dentro del organismo es fundamental para su funcionamiento. Su movimiento ocurre a través de numerosas membranas internas, impulsado por el gradiente de potencial químico por un mecanismo llamado *ósmosis*.

Para comprender este mecanismo, imaginemos dos soluciones acuosas de distinta composición, que se encuentran a la misma presión y temperatura, separadas por una membrana permeable sólo al agua. La solución que contenga menor concentración de solutos tendrá mayor concentración de agua y, en consecuencia, el potencial químico del agua en ella será mayor. El agua se moverá entonces desde la solución más diluida (o hiposmótica) a la que contenga mayor concentración de solutos (o hiperosmótica). Si esa misma membrana separara dos soluciones de igual concentración (isosmóticas), no habrá flujo neto a través de ella.

Pero como ya hemos visto, las membranas biológicas constituyen un caso diferente, ya que no sólo presentan permeabilidad al agua sino además distinto grado de permeabilidad para diferentes especies químicas. Por esta razón no es posible explicar los movimientos de agua en las células considerando solamente la concentración de solutos en las soluciones. Resulta útil entonces caracterizar a las soluciones que están en contacto con las células en términos de lo que se denomina *su tonicidad*.

Una solución *isotónica* es aquella que no modifica el volumen de una célula inmersa en esa solución. Esto se debe a que no se produce flujo neto de agua hacia adentro o hacia afuera de esa célula. Una solución *hipotónica*, en cambio, provocará que la célula inmersa en ella aumente su volumen (se hinche), y una solución *hipertónica* hará que la célula sumergida en esa solución reduzca su volumen (se contraiga).

Un fenómeno interesante surge del hecho de que las membranas celulares son impermeables a solutos de gran tamaño, como las proteínas o el DNA. Estas moléculas presentes en el medio intracelular poseen carga negativa. La presencia de estas macromoléculas en el citoplasma genera un desequilibrio osmótico permanente, que impulsa el ingreso continuo de agua en las células como producto del gradiente de potencial químico del agua.

En las células vegetales, la pared celular que rodea la membrana plasmática impide el aumento de volumen. Entonces, el ingreso inicial de agua produce un aumento de la presión interna, conocido como *presión de turgencia*, con lo cual aumenta el potencial químico del agua (fig. 1). Al igualarse el potencial químico del agua en el medio intracelular con el del medio extracelular, se detiene el flujo de entrada de agua. Algunos organismos unicelulares como *Paramecium* tienen mecanismos alternativos por los que eliminan el exceso de agua que ingresa por ósmosis, entre ellos, la expulsión coordinada y pulsátil de agua a través de vacuolas contráctiles (fig. 2). Las células de animales multicelulares, en cambio, mantienen una concentración intracelular de iones, fundamentalmente Na^+, menor que en el medio extracelular a través de sistemas de transporte activo. De esta manera, la presencia de macromoléculas se compensa y no tiene lugar una entrada neta de agua y, por lo tanto, no se produce un aumento del volumen celular.

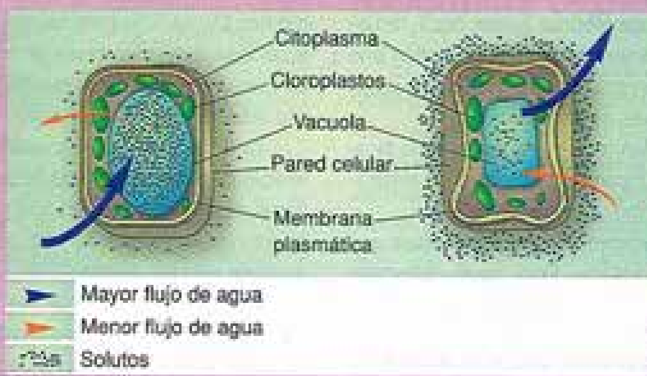


Fig. 1. Movimiento de agua en una célula vegetal. ***(a)*** *En una célula vegetal turgente, el fluido extracelular es hipotónico, por lo cual hay un ingreso neto de agua a la célula que genera un aumento de la presión intracelular.* ***(b)*** *Si esa célula se coloca en una solución hipertónica, hay una salida neta de agua de la célula. En este proceso, la membrana plasmática puede llegar a desprenderse de la pared celular.*

Continúa

Recuadro 3-2 *(Cont.)*

Movimientos de agua: ósmosis y volumen celular

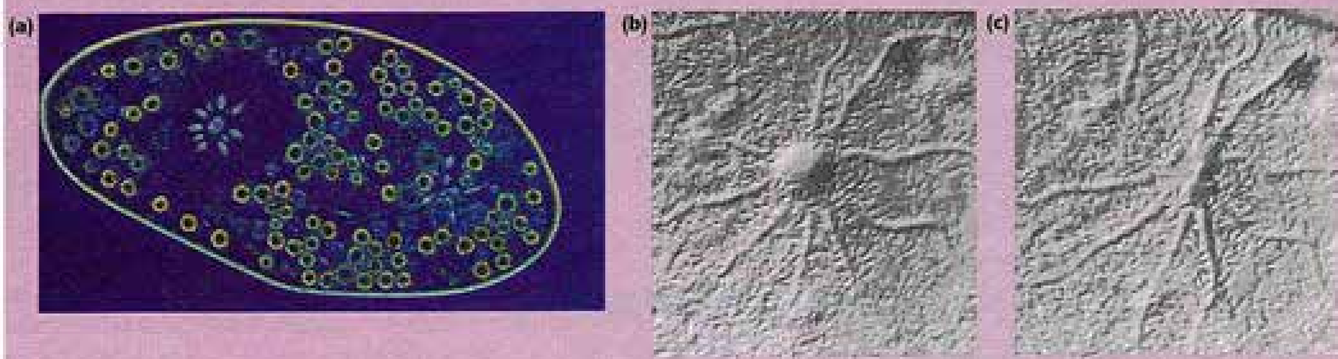


Fig. 2. *Regulación del agua en un Paramecium.* ***(a)*** *En la parte izquierda de la microfotografía se puede observar una de las vacuolas pulsátiles de Paramecium. El Paramecium se encuentra normalmente en un medio hipotónico, por lo cual el agua ingresa por ósmosis en la célula. También puede observarse un gran número de cuerpos esféricos que llenan el citoplasma, que son vacuolas llenas de bacterias que están siendo digeridas. En el detalle se muestra una vacuola pulsátil llena* ***(b)*** *y una vacía* ***(c)****, tal como se observa al microscopio electrónico de barrido. Cuando la vacuola se llena, se induce su contracción y expulsa agua a través de un pequeño poro en la membrana plasmática.*

Intercambios asistidos: proteínas transportadoras de membrana

Como ya mencionamos, los iones y las moléculas hidrófilas de gran tamaño son incapaces, por sí solas, de atravesar la bicapa lipídica, aunque haya un gradiente de potencial químico o electroquímico favorable. Esto propicia la retención de sustancias químicas que son claves en el metabolismo celular, pero se convierte en un problema en el momento en el que la célula necesita abastecerse de ese tipo de sustancias. Como vimos, este problema se resuelve mediante *sistemas de transporte* que, en su mayoría, están constituidos por proteínas insertas en la membrana. Estas proteínas pueden actuar de manera aislada o formando complejos con receptores (véase cap. 12) u otras biomoléculas. Un proceso de transporte que requiera proteínas que "faciliten" el movimiento de moléculas se denomina **transporte facilitado**.

En todas las membranas biológicas encontramos dos grandes grupos de sistema de transporte facilitado, que denominaremos **canales** y **transportadores**.

- *Canales.* Son estructuras proteicas que forman un conducto en la membrana a través del cual pueden pasar determinados solutos por difusión.
- *Transportadores.* Son estructuras proteicas que se asocian en forma específica con la molécula que será transportada, y la ayudan a desplazarse a través de la membrana.

El pasaje a través de canales no requiere el aporte de energía, ya que las sustancias se mueven impulsadas por el gradiente de potencial químico o electroquímico. Lo mismo pasa con algunos tipos de transportadores en los que el transporte facilitado es pasivo. Sin embargo, otro grupo de transportadores requiere la provisión de energía externa para realizar el transporte, por lo que constituyen sistemas de transporte activo (fig. 3-8).

Los transportadores pueden a su vez agruparse en tres clases (fig. 3-9).

- *Uniportes.* transportan una única especie química en una dirección definida.
- *Simportes.* transportan dos o más especies químicas diferentes en el mismo sentido.
- *Antiportes.* transportan dos o más especies en sentidos opuestos.

Los canales

Los canales son proteínas integrales de membrana (véase cap. 2, fig. 2-4) que forman conductos hidrófilos y, en consecuencia, permiten el pasaje de sustancias hidrófilas a través de las membranas, pero no de cualquier sustancia. Muchos canales son altamente específicos, tanto que algunos sólo permiten el pasaje de unas pocas especies químicas, por lo general iones de determinada carga. Otros, más específicos aún, dejan pasar un único tipo de ion, como el Na^{+} o el K^{+}.

La alta selectividad de los canales iónicos es consecuencia de su arquitectura molecular que permite o impide la difusión de sustancias de acuerdo con su tamaño y carga. La zona más estrecha del canal pone un límite al tamaño máximo del ion que podrá atravesarlo y su naturaleza química determina qué especies químicas podrán recorrerlo.

Los canales iónicos funcionan de manera análoga a túneles con compuertas que, mediante pequeños cambios conformacionales, pasan de un estado abierto a uno cerrado. Las fluctuaciones entre estos estados ocurren en el orden de los milisegundos. Un canal iónico puede llegar a transportar entre uno y cien millones de iones por segundo.

Figura interactiva

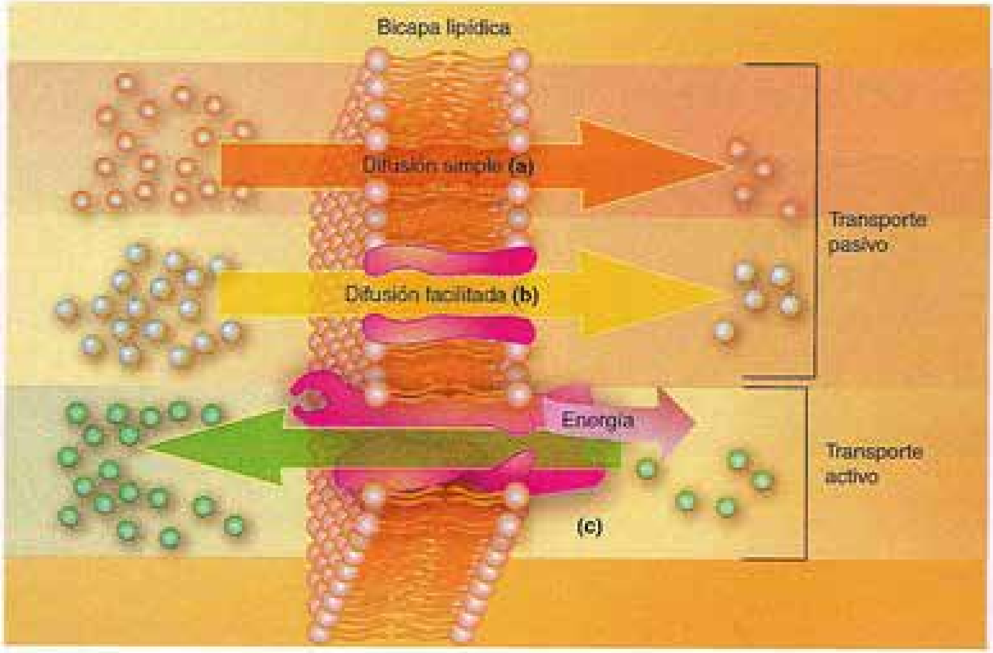


Fig. 3-8. TRANSPORTE DE SUSTANCIAS A TRAVÉS DE LA MEMBRANA PLASMÁTICA. ***(a)*** *Difusión simple: la fuerza impulsora es el gradiente de potencial químico.* ***(b)*** *Difusión facilitada: la fuerza impulsora es el gradiente de potencial químico o electroquímico ayudado por una estructura proteica.* ***(c)*** *Transporte activo: la fuerza impulsora resulta de un aporte externo de energía que permite que el flujo se produzca desde zonas de menor potencial químico a zonas donde éste es mayor. Tanto la difusión facilitada como el transporte activo se producen a través de proteínas integrales de membrana.*

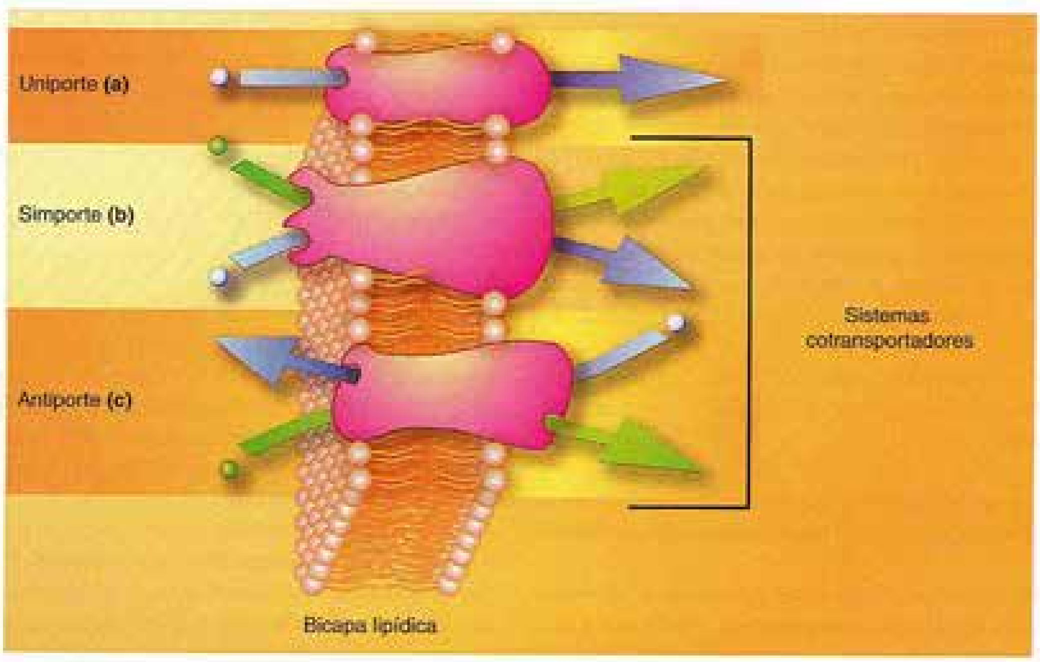


Fig. 3-9. LOS DISTINTOS TIPOS DE MOLÉCULAS TRANSPORTADORAS. ***(a)*** *En los transportadores denominados uniportes, un soluto es transportado en un único sentido.* ***(b)*** *En los llamados simportes ocurre algo parecido, pero con una diferencia: en este caso son dos o más las sustancias transportadas.* ***(c)*** *Los antiportes transportan dos o más especies químicas, algunas de ellas hacia el medio intracelular y otras hacia el medio externo.*

Recuadro 3-3

Canales específicos para el agua: las acuaporinas

Actualmente se considera que si bien el agua es capaz de difundirse a través de la bicapa lipídica, ésta no es la vía principal en todas las membranas celulares. Se encontró que, tanto en plantas como en animales, las moléculas de agua también utilizan canales denominados acuaporinas.

Las acuaporinas son proteínas altamente específicas, tanto que incluso iones pequeños como el H^+ no pueden difundirse a través de ellas. Algunas acuaporinas, sin embargo, permiten el tránsito de solutos neutros y pequeños como la urea y el glicerol. Al igual que los canales iónicos, la actividad de las acuaporinas puede ser regulada a través de procesos tales como la fosforilación o por el pH intracelular.

Diversos estímulos "gatillan" la apertura del canal, es decir, aumentan la probabilidad de que un canal permanezca abierto. Diferentes canales pueden ser gatillados por uno o más mecanismos. Por ejemplo, se describieron canales sensibles a cambios en el potencial eléctrico de la membrana, a la presencia de un ion, un nucleótido o un neurotransmisor, a un estímulo mecánico como la presión sobre la membrana o a su estiramiento. Por otra parte, la actividad del canal también puede ser regulada a través de modificaciones químicas como la fosforilación (véase cap. 4, El ATP en acción) o la interacción específica con otras sustancias.

Además de los canales iónicos y las **acuaporinas** (recuadro 3-3, *Canales específicos para el agua: las acuaporinas*), existe otro grupo de conductos, los denominados **poros**. Estos conductos son mucho más grandes que los canales y, por lo tanto, son mucho menos selectivos. Se encuentran presentes en la membrana externa de bacterias, mitocondrias y cloroplastos, así como en uniones estrechas que permiten la comunicación entre células vecinas (por ejemplo, entre neuronas).

Esta categoría también incluye a las toxinas formadoras de poros, que son péptidos o proteínas que una célula patógena sintetiza y secreta al medio extracelular. Allí ejercen su efecto tóxico asociándose con la membrana de otra célula, donde forman un poro a través del cual pueden salir componentes esenciales del interior celular o entrar en la célula sustancias específicas que pueden producir la muerte celular.

Transportadores impulsados por gradientes de potencial químico y electroquímico

A diferencia de los canales, que se asemejan a conductos por los que circulan sustancias, los transportadores tienen uno o más sitios de unión específicos a los que se debe unir la sustancia que van a transportar. Como en todos los procesos de transporte, a medida que aumenta el potencial químico de la sustancia en el compartimiento desde el que se va a transportar, aumenta también la velocidad de transporte, en este caso debido a que un número mayor de moléculas se une a los sitios del transportador. Pero llega un momento en el que la velocidad de transporte se estabiliza. Esto ocurre cuando se han ocupado todos los sitios de unión del transportador al soluto transportado, es decir, cuando se alcanza la saturación.

El requerimiento de unión con la molécula por transportar hace que la velocidad de transporte en este caso sea varios órdenes de magnitud menor que la de los canales.

Los transportadores pueden ser bloqueados por sustancias de una estructura similar a las que transportan habitualmente, que debido a su parecido compiten por el mismo sitio de unión, o por ciertas sustancias que se unen a un sitio distinto del de transporte e inducen un cambio de conformación en la proteína transportadora, con lo que ésta pierde su capacidad de transportar.

Estas características de los transportadores, su capacidad de saturación y de bloqueo, los hacen semejantes a las enzimas que catalizan las reacciones químicas que se producen dentro de la célula, tema sobre el que profundizaremos en el capítulo 4.

La absorción de glucosa en células animales constituye un ejemplo interesante de la acción de distintos transportadores. Cuando el potencial químico de la glucosa en el fluido extracelular es más alto que en el interior de las células, el ingreso es mediado por un uniporte impulsado por el gradiente de potencial químico de la glucosa. En cambio, cuando el potencial químico de la glucosa es menor en el medio extracelular (como ocurre en los túbulos de la nefrona; véase cap. 38), se utiliza un simporte que transporta glucosa y Na^+ hacia el interior de la célula. En este caso, el gradiente de potencial electroquímico del Na^+ impulsa su movimiento hacia el interior de la célula en forma pasiva. A la vez, moviliza glucosa, en forma activa y acoplada, hacia el interior celular.

Existen además unos pocos transportadores, denominados *translocadores de grupo*, que transforman la sustancia que están transportando de manera semejante a como lo hace una enzima. Por ejemplo, el sistema de la fosfotransferasa bacteriana transporta azúcares del medio extracelular al citoplasma y, al mismo tiempo, los transforma en fosfatos de azúcar.

Transportadores impulsados por otras fuentes de energía

Ya mencionamos que en algunos casos es necesario que se transporten sustancias desde regiones de menor potencial químico o electroquímico hacia otras donde ese potencial es mayor, y que no siempre puede ocurrir a través de transportadores impulsados por gradiente. En estos casos, el transporte se realiza a través de proteínas específicas localizadas en las membranas celulares, las ya mencionadas bombas (recuadro 3-4, *El transporte activo de sodio y potasio*) que son capaces de emplear fuentes de energía primarias como la energía química, lumínica, etc. Estas proteínas poseen sitios de unión específicos que tienen alta afinidad por el soluto que se ha de transportar (fig. 3-10).

En un primer paso, la proteína que actúa como bomba se une al soluto y forma un complejo proteína-soluto. Esto ocurre en el compartimiento donde el potencial químico o electroquímico del soluto es menor. Una vez producida la unión, tiene lugar un cambio de conformación en la proteína, que depende del suministro de energía. Como resultado de este proceso, el sitio al que está unido el soluto queda expuesto al otro lado de la membrana, es decir, al compartimiento donde el potencial químico o electroquímico del soluto es mayor. La nue-

Recuadro 3-4

El transporte activo de sodio y potasio

En la mayoría de los eucariontes, el K^+ y el Na^+ se encuentran en una condición alejada del equilibrio, ya que presentan concentraciones muy diferentes a uno y otro lado de las membranas biológicas. El K^+ es un catión clave en muchos sistemas enzimáticos intracelulares y, por lo tanto, se requiere en una concentración alta dentro de la célula. Como ya mencionamos, la concentración alta de Na^+ en el medio extracelular y su concentración baja dentro de la célula permite el mantenimiento del volumen celular (véase recuadro 3-2). Estos estados alejados del equilibrio sólo pueden mantenerse con un aporte constante de energía a través de un sistema de transporte activo que compensa los flujos pasivos de Na^+ y K^+. Este sistema se denomina *bomba de Na+-K+*, *Na-K-ATPasa* o simplemente *bomba de sodio*.

La Na-K-ATPasa está localizada en la membrana plasmática de la mayoría de las células eucariontes. Funciona como un antiporte que intercambia tres iones Na^+ del medio intracelular por dos iones K^+ del medio extracelular por cada molécula de ATP hidrolizada. Dado que la enzima moviliza un número diferente de cargas eléctricas hacia el interior celular que hacia el exterior, cada ciclo dará por resultado el movimiento neto de una carga positiva hacia el medio extracelular. Esta característica es de particular importancia en la generación de los potenciales eléctricos de la membrana y, en células excitables como las neuronas, para la recuperación de las propiedades eléctricas de la membrana luego de la generación de los impulsos eléctricos (véase cap. 31).

La importancia de este sistema enzimático en la función celular queda en evidencia si tenemos en cuenta que alrededor del 30% de la energía producida durante el metabolismo de un ser vivo en reposo se utiliza para el funcionamiento de la bomba de Na^+-K^+.

Figura animada

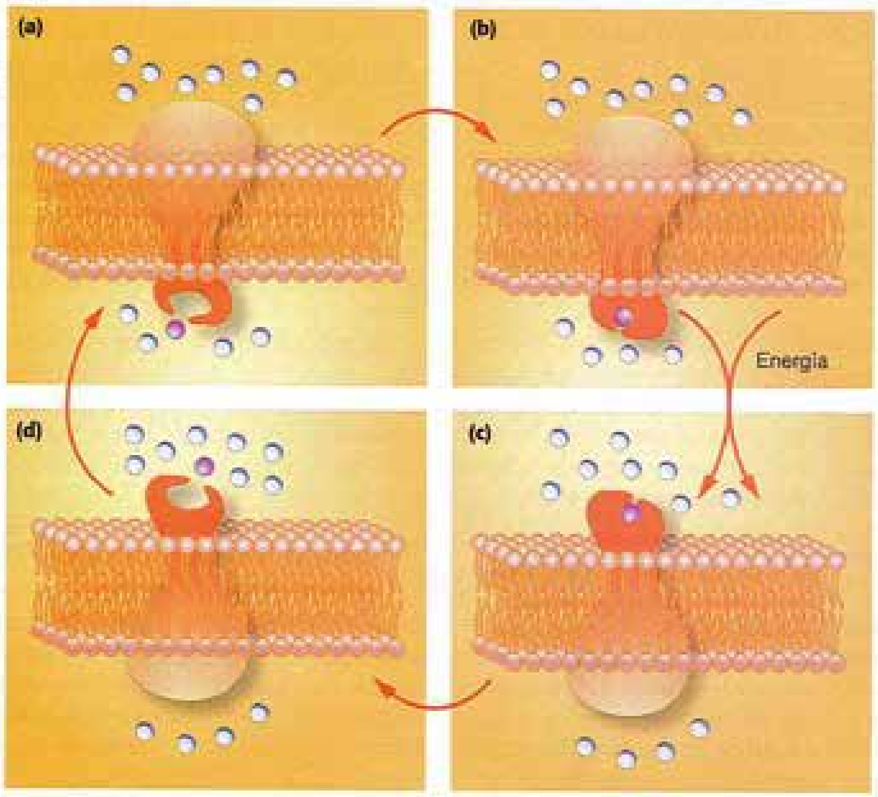


Fig. 3-10. FUNCIONAMIENTO DE UN SISTEMA DE TRANSPORTE ACTIVO PRIMARIO. ***(a)*** *El soluto se encuentra en diferente concentración a ambos lados de la membrana* ***(b).*** *La proteína transportadora participa en un ciclo de reacción donde un soluto forma un complejo con la proteína en el compartimiento donde su potencial químico o electroquímico es más bajo.* ***(c)*** *Después de un cambio conformacional inducido por la fuente de energía, el soluto es liberado en el compartimiento donde su potencial químico o electroquímico es mayor* ***(d).*** *La energía consumida en esta reacción se transforma en energía acumulada en el gradiente de potencial químico generado.*

va conformación posee una afinidad mucho menor por el soluto, razón por la cual lo libera al medio. Finalmente, la proteína retoma su conformación inicial y queda en condiciones de iniciar un nuevo ciclo de reacción. El resultado de este proceso es un transporte neto de sustancias desde el compartimiento de menor potencial hacia el de mayor potencial. Pero, ¿de dónde proviene la energía para este proceso?

Las fuentes de energía asociadas con el cambio de conformación son muy diversas. Existen bombas que funcionan sobre la base de

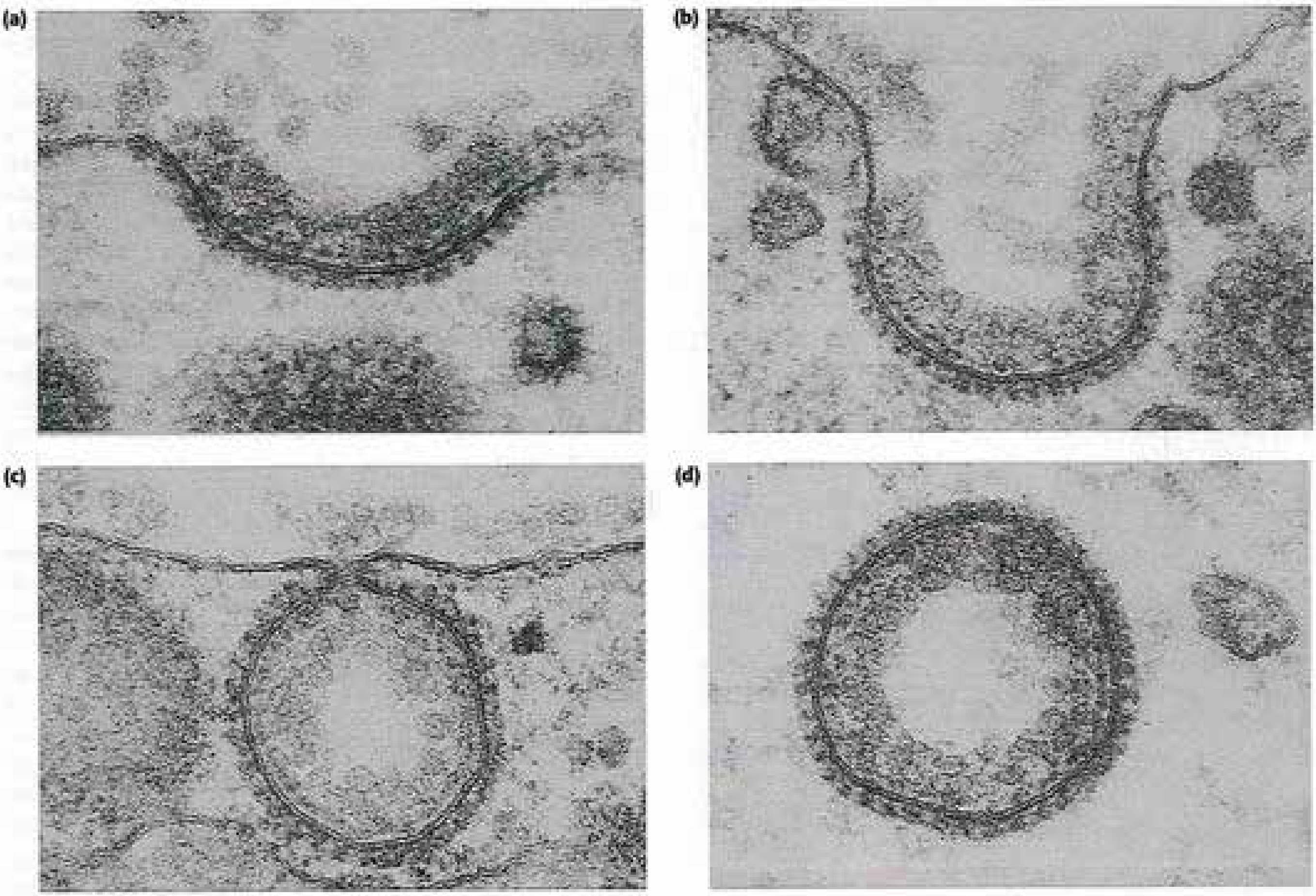


Fig. 3-11. FORMACIÓN DE UNA VESÍCULA EN UN ÓVULO DE GALLINA. *En la microfotografía se observa en* ***(a)*** *una depresión en la membrana plasmática inducida por una cobertura proteica que se encuentra en la cara interna de la membrana (una proteína periférica de membrana llamada clatrina). Las partículas que se observan en el medio extracelular son lipoproteínas unidas a sus receptores de membrana. La depresión se profundiza* ***(b)*** *y la membrana plasmática se cierra formando la vesícula* ***(c)****. Finalmente, la vesícula se desprende en el citoplasma* ***(d)****. Las lipoproteínas transportadas por estas vesículas serán incorporadas a la yema del huevo.*

energía lumínica, por medio de la absorción de fotones. Tal es el caso de las rodopsinas microbianas, que son bombas transportadoras de iones que se encuentran en las membranas de bacterias (por ejemplo, *Halobacterium salinarum)*, como también en algunos hongos y levaduras. Otras, como algunas bombas transportadoras de H^+ o Na^+ presentes en bacterias, mitocondrias y cloroplastos, emplean la energía eléctrica resultante de procesos de oxidorreducción (véase cap. 4, recuadro 4-1). Sin embargo, la mayoría de las proteínas transportadoras sólo son capaces de aprovechar la energía química contenida en los enlaces entre ciertos átomos de moléculas como el ATP (véase Apéndice 2), que constituye la principal forma de almacenamiento e intercambio de energía de los seres vivos. Para aprovechar la energía química contenida en el ATP, las bombas catalizan su hidrólisis, es decir, actúan como ATPasas. Estas bombas se llaman *ATPasas transportadoras*.

Hay distintos tipos de ATPasas transportadoras. Las ATPasas de tipo P constituyen una amplia variedad de proteínas transportadoras de cationes presentes tanto en eucariontes como en procariontes. Su denominación se debe a que durante el ciclo de reacción, el fosfato proveniente de la hidrólisis del ATP se une en forma covalente a la proteína y forma un intermediario fosforilado. En los procariontes primitivos se encuentran P-ATPasas encargadas del transporte de metales pesados como el Cu^{2+}, el Cd^{2+} y el Hg^{2+}. Posteriormente surgieron las P-ATPasas transportadoras de cationes de menor masa, como el Na^+, el K^+, el Ca^{2+} y el H^+, de las cuales derivarían las presentes en los organismos más recientes.

Una característica interesante de las bombas es que, en ciertos casos, la hidrólisis de ATP se puede desacoplar del proceso de transporte. La energía generada, que no es usada en el transporte, se disipa al medio en forma de calor. Mecanismos de este tipo son útiles en la producción de calor, por ejemplo, en la adaptación a ambientes extremadamente fríos.

Existe otro grupo de ATPasas, denominadas ATPasas de tipo F, que pueden trabajar transportando los iones en forma pasiva en ausencia de su fuente de energía y, si están presentes los sustratos necesarios, sintetizan ATP. Esas ATPasas están localizadas en la membrana externa de células procariontes y en las membranas internas de mitocondrias, cloroplastos y vesículas secretorias. El gradiente de potencial electroquímico de H^+ en esas membranas se genera a partir del transporte activo impulsado por otras bombas que se encuentran en las mismas membranas y que transportan H^+ impulsadas por la energía liberada en intercambios de electrones resultantes de reacciones de oxidorreducción. Cuando la transferencia de electrones proviene de la cadena res-

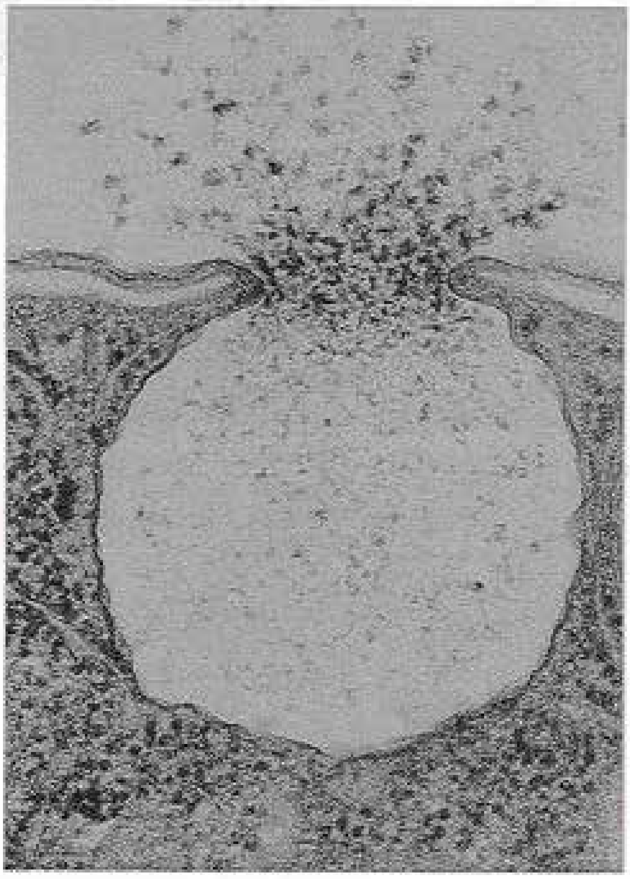


Fig. 3-12. UNA VESÍCULA DE SECRECIÓN EN ACCIÓN. *La microfotografía muestra una vesícula de secreción formada en el complejo de Golgi del protista* Tetrahymena furgasoni *secretando mucosidad sobre la superficie celular. Obsérvese que la membrana de la vesícula se ha fusionado con la membrana plasmática.*

piratoria, el proceso global se denomina fosforilación oxidativa y cuando se origina a partir de los procesos fotosintéticos recibe el nombre de fotofosforilación. En los capítulos 5 y 6 discutiremos en detalle estos procesos.

Intercambios a través de vesículas

Algunas sustancias pueden ingresar o salir de la célula sin atravesar la membrana, por procesos completamente diferentes de los ya descritos. Estos procesos implican la fusión o la escisión de membranas y tienen una importancia fundamental para la célula. Se trata de la **endocitosis** y la **exocitosis**.

En la endocitosis, una porción de la membrana plasmática se repliega, lo que genera una pequeña depresión en su lado externo. La depresión se profundiza rodeando a la sustancia que va a ingresar en la célula junto con una porción del material del medio extracelular. A continuación se produce un estrangulamiento de la membrana y se forma una vesícula intracelular, llamada **endosoma**, dentro de la cual está el material internalizado. Éste puede ser una macromolécula, un microorganismo (en cuyo caso el mecanismo se denomina **fagocitosis** y las vesículas de gran tamaño que se forman se denominan **fagosomas**). También se puede formar una vesícula que contenga simplemente una porción de la solución extracelular. Gran parte del material que ingresa por endocitosis es degradado en los lisosomas (véase cap. 2, La digestión intracelular: los lisosomas). El proceso de internalización obedece a diversas señales externas o internas.

En algunos casos, las sustancias que serán transportadas al interior de la célula deben primero acoplarse a moléculas receptoras específicas, mecanismo llamado **endocitosis mediada por receptor**. Los receptores se encuentran concentrados en zonas particulares de la membrana o se agrupan después de haberse unido a las moléculas que serán transportadas. En la cara interna –citoplasmática– de las áreas de la membrana celular donde se localizan los receptores, o en las que se agrupan luego de la unión con moléculas específicas, se ubican proteínas periféricas de membrana como, por ejemplo, la *clatrina*, que inducen la curvatura de la membrana y la formación de las vesículas (fig. 3-11).

En la exocitosis, ciertas vesículas intracelulares se fusionan desde el lado interno de la membrana plasmática y el contenido de la vesícula se libera al exterior (fig. 3-12). Por medio de este proceso se exportan neurotransmisores, enzimas digestivas y hormonas como la insulina en respuesta a una señal o estímulo de origen externo.

La fusión de membranas es mediada en general por proteínas llamadas de fusión. Estos procesos ocurren en la mayoría de las células y, además de permitir el intercambio de sustancias, contribuyen al reciclado de componentes de la membrana plasmática.

Los mecanismos de intercambio vistos en este capítulo son el resultado de miles de millones de años de un proceso de evolución, que comenzó, hasta donde podemos inferir, con la formación de una película de fosfolípidos alrededor de unas pocas moléculas orgánicas. Esta película separó las moléculas de su ambiente externo y les permitió mantener el tipo particular de organización que reconocemos como célula. En los próximos capítulos describiremos algunos de los procesos en los que participan las sustancias que ingresan en la célula, mecanismos que forman parte del metabolismo celular.

Ensayo 3-1

Comportamiento oscilatorio del calcio intracelular

Como vimos, algunas variables esenciales para la vida alcanzan valores estacionarios, relativamente constantes, como la concentración de O_2 y el pH sanguíneos y la temperatura corporal (en especies endotérmicas). Ante variaciones externas, algunos de estos parámetros pueden mantener su valor estacionario, mientras que otros se acomodarán en un nuevo valor, también estacionario. En algunos casos se producen además cambios rítmicos, es decir, cambios que se repiten en forma cíclica. Tal es el caso de los ritmos circadianos, que analizaremos en detalle en el capítulo 34. Recientemente se describieron nuevos procesos cíclicos en los seres vivos que ocurren a intervalos extremadamente breves. Uno de los más estudiados es el comportamiento oscilatorio del calcio intracelular.

En las células en reposo, el Ca^{2+} se distribuye a ambos lados de la membrana plasmática en estado estacionario con una concentración extracelular 10.000 veces mayor que dentro de la célula. Esta diferencia de concentración se mantiene gracias a sistemas de transporte de Ca^{2+} localizados en membranas como la plasmática, la mitocondrial y la del retículo endoplasmático, que incluyen canales, transportadores y distintas ATPasas.

El Ca^{2+} participa en importantes procesos celulares, como la liberación de neurotransmisores y hormonas, la transmisión del impulso nervioso, la contracción muscular, el movimiento celular, la regulación metabólica, la división y el crecimiento celular. El Ca^{2+} en general actúa como un mensajero intracelular de los estímulos externos. Esos estímulos producen un aumento local en la concentración de Ca^{2+}, que genera una serie de cambios en la célula que finalmente conducen a las respuestas celulares mencionadas.

En muchas células, cuando la distribución de Ca^{2+} se aleja del estado estacionario original, en lugar de alcanzarse un nuevo estado estacionario, se producen variaciones en la concentración siguiendo un patrón oscilatorio. Estas oscilaciones se han encontrado tanto en células excitables (por ejemplo, las neuronas) como en no excitables. También se observan variaciones oscilatorias en la concentración de Ca^{2+} en sistemas formados por más de una célula. En estos casos (como el que se muestra en la figura 1) la oscilación se va transmitiendo de célula en célula de modo que es el conjunto el que muestra patrones oscilatorios. Estas oscilaciones se organizan temporal y/o espacialmente.

Existe una enorme variedad de patrones oscilatorios que se expresan en distintas células, e inclusive en una misma célula, en respuesta a distintos estímulos (figura 2). Se ha reportado que la concentración de Ca^{2+} puede variar en ciclos que abarcan desde pocos segundos hasta minutos. Esto ha permitido postular que la acción del Ca^{2+} como mensajero depende en algunos casos de la frecuencia de las ondas de Ca^{2+} (el número de oscilaciones por segundo) y en otros, de su amplitud (el aumento en la concentración de calcio).

Adicionalmente, las oscilaciones en la concentración de Ca^{2+} podrían constituir un mecanismo protector para la célula. Se sabe que, en ciertas situaciones, se necesita un gran aumento en la concentración intracelular de este ion para desencadenar una respuesta bioquímica. Estos altos valores de concentración pueden resultar nocivos para la célula, de modo que la oscilación en la concentración del Ca^{2+} resolvería este problema, ya que permitiría que los aumentos de concentración ocurran únicamente en lugares específicos de la célula y por períodos breves de tiempo.

Como hemos visto, las oscilaciones en la concentración de Ca^{2+} constituyen un mecanismo de comunicación biológica a nivel intracelular e intercelular. Recientemente se ha propuesto que ese papel puede extenderse a la comunicación entre especies. Esta "conversación" se ha postulado para el proceso de formación de nódulos en las leguminosas (véase cap. 45, fig. 45-13). Las raíces de ciertas leguminosas son infectadas por *Rhizobium*, una bacteria del suelo que fija nitrógeno atmosférico y lo transforma en compuestos nitrogenados que la planta puede utilizar. Se ha observado que la primera respuesta de los pelos radiculares de la planta al recibir señales de que *Rhizobium* la ha invadido es una oscilación rítmica en las concentraciones de calcio de sus células. Estas oscilaciones permiten, de una manera que aún no se ha dilucidado por completo, que el proceso de nodulación se complete con éxito.

Sistemas como el del calcio, capaces de salir de un estado estacionario y presentar un comportamiento rítmico, constituyen un recurso adicional que le permite a la célula llevar a cabo mecanismos complejos como el de la comunicación celular por medio de intercambios de materia y energía.

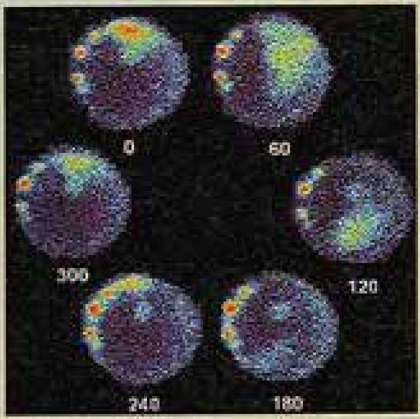


Fig. 1. *Variaciones de la concentración de Ca^{2+} en un embrión de pez-zebra durante la gastrulación. Las imágenes están espaciadas cada 60 segundos y la escala de colores azul-verde-amarillo-rojo indica concentraciones de Ca^{2+} crecientes (adaptado de Gilland y col. PNAS 96, 157-161, 1999.)*

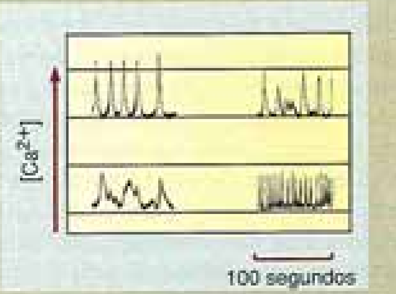


Fig. 2. *Diferentes patrones oscilatorios en la concentración intracelular de Ca^{2+} encontradas en distintas células de un epitelio. El trazo representado corresponde a aproximadamente 100 segundos. Se observan diferencias en la frecuencia, la amplitud y la forma de las ondas.*

En síntesis

Los seres vivos y los intercambios de materia y energía

1. Los seres vivos son sistemas abiertos, es decir, intercambian materia y energía con su ambiente en forma permanente.
2. Las variables internas de los organismos pueden alcanzar estados de equilibrio con el entorno o estados estacionarios. Ambos son estables en el tiempo, pero los estados estacionarios están alejados del equilibrio y se disipan si se agota la fuente de energía que los mantiene.
3. Una forma de medir los intercambios entre los sistemas y su medio es a través de magnitudes denominadas flujos, que dan cuenta de la cantidad de materia o energía transportada por unidad de área y por unidad de tiempo.
4. Todo flujo es impulsado por una fuerza. Esta fuerza, que se puede expresar en términos de gradiente de potencial, determina la magnitud, la dirección y el sentido del flujo. Los flujos tienden a disipar los gradientes que los producen.
5. En los procesos de transporte de sustancias a través de membranas biológicas, la fuerza impulsora es el gradiente de potencial químico. En el caso particular de especies químicas que poseen carga eléctrica, la fuerza impulsora es el gradiente de potencial electroquímico.
6. El transporte pasivo de sustancias químicas es impulsado por un gradiente de potencial (químico o electroquímico) y se produce en forma espontánea desde zonas donde el potencial es mayor hacia zonas donde es menor. El transporte activo, en cambio, requiere un aporte externo de energía y se produce en sentido opuesto.

El pasaje de sustancias a través de la membrana celular

7. En las células, el intercambio de sustancias con el medio ocurre a través de la membrana celular. La capacidad de una sustancia para atravesar los fosfolípidos de la membrana depende de la polaridad, del tamaño y de la carga.
8. La difusión es el desplazamiento neto de moléculas desde zonas de mayor concentración hacia zonas de menor concentración (a temperatura y presión constantes). No requiere energía y es el principal mecanismo de movimiento de moléculas en las células. La ósmosis es la difusión de agua a través de una membrana selectivamente permeable.
9. El transporte de iones y moléculas hidrófilas a través de la membrana celular es facilitado por dos grandes clases de sistemas proteicos altamente específicos: los canales y los transportadores. Los canales forman conductos por los cuales se difunden las sustancias sin requerimientos de energía. La apertura de un canal se produce cuando estímulos químicos o eléctricos inducen cambios conformacionales en la proteína. El transporte de iones en los canales es impulsado por gradientes de potencial químico o electroquímico. Los transportadores tienen sitios a los que se unen las moléculas que serán transportadas. El transporte de estas moléculas puede ser impulsado por gradientes de potencial químico o electroquímico o con el empleo de fuentes de energía primarias como la energía química, lumínica, etc.
10. Algunas sustancias entran o salen de la célula dentro de pequeñas vesículas que se forman por plegamientos de la membrana celular mediante dos procesos: endocitosis y exocitosis. La endocitosis es un plegamiento de la membrana celular hacia adentro, alrededor del material que ingresará en la célula. Luego, el plegamiento se estrangula y se forma una vesícula que contiene a la partícula. La exocitosis es la fusión de ciertas vesículas internas con la membrana celular. De esta manera, el contenido de las vesículas se libera al exterior de la célula.

Cuestionario

1. Se recolectan algas verdes unicelulares en una laguna. Considerando que estas células transportan activamente K^+ hacia el interior de la célula, ¿cómo esperaría que fuera la concentración interna de este ion, comparada con su concentración en el agua de la laguna?
2. Un organismo unicelular presenta en su membrana canales que permiten el pasaje de Na^+ en forma pasiva y permanente. También tiene un sistema de transporte activo que bombea Na^+ al exterior de la célula. Suponga que estas células se cultivan en un medio acuoso que contiene una sustancia que inhibe el funcionamiento del sistema de transporte. ¿Cómo cambia la concentración intracelular de Na^+ con respecto a la del medio a medida que va actuando el inhibidor?
3. Se agrega 1 mL de un colorante a 1 litro de agua contenida en un vaso de precipitado. Cuando se completa la difusión del colorante, las moléculas continúan moviéndose al azar (en tanto la temperatura y la presión permanezcan uniformes). Sin embargo, el movimiento neto se detiene. ¿Cómo se explican estas observaciones?
4. Si durante un tiempo prolongado no recibe agua, una planta que crece en una maceta se marchita y sus hojas se vuelven fláccidas.
   a. ¿A qué se deben estos cambios de aspecto y textura?
   b. ¿Por qué la planta recupera su aspecto normal a las pocas horas de regarla?
   c. Si el lapso sin agua es demasiado largo, la planta no se recupera después de regarla. ¿Cuál puede ser la causa?
5. Se colocan glóbulos rojos y células vegetales intactas en agua destilada. ¿Qué espera que suceda en cada caso?
6. En cuál/es de los siguientes tipos de células cree que se observará mayor actividad de exocitosis (justifique):
   a. Epiteliales.
   b. Óseas.
   c. De la glándula tiroides.
   d. Musculares.
   e. Del páncreas.



Metabolismo y energía

La tarea, pues, no es tanto ver lo que nadie aún ha visto, como pensar lo que todavía nadie ha pensado sobre aquello que todos ven.

ERWIN SCHRÖDINGER

Como vimos en capítulos anteriores, la observación de la célula con distintos tipos de microscopios permitió reconocer una multitud de organelas y otras estructuras complejas en su interior. Pero sabemos que en el proceso de investigación científica la observación no lo es todo. En el caso de la célula, no basta con observar estructuras y analizar compuestos químicos; es necesario también interpretar los numerosos procesos que ocurren en forma constante en su interior.

La vida depende del flujo de energía procedente de las reacciones termonucleares que tienen lugar en el núcleo del Sol. Una célula puede entenderse como un complejo de sistemas especializados en transformar energía. Una pequeña fracción –menos del 1%– de la energía solar que llega a la Tierra se transforma, por medio de una serie de procesos que ocurren en las células de las plantas y otros organismos fotosintéticos, en la energía que impulsa todos los procesos vitales. Los sistemas vivos transforman la energía radiante del Sol en distintos tipos de energía, entre ellas química y mecánica, que a su vez son utilizadas por todo ser vivo. Este flujo de energía es la esencia de la vida.

En los organismos vivos, las funciones vitales se llevan a cabo a través de mecanismos que involucran millares de reacciones químicas. Estos mecanismos, como vimos en el capítulo 1, reciben en su conjunto el nombre de metabolismo.

En este capítulo analizaremos los principios generales que permiten interpretar todas las transformaciones energéticas y luego nos centraremos en los procesos generales que ocurren en los sistemas biológicos. En el siguiente capítulo describiremos los procesos por medio de los cuales las células obtienen energía: la glucólisis y la respiración celular.

Clases de energía y transformaciones energéticas

¿A qué nos referimos exactamente cuando hablamos de energía? Dado que la **energía** no es tangible, su definición exacta es difícil de establecer. Su denominación proviene del griego: *en*, dentro y *ergon*, acción, trabajo.

La energía se manifiesta en nuestro ámbito físico de diferentes formas: energía eléctrica, energía radiante, energía química, energía nuclear, etc. A pesar de que ante nuestros sentidos estos tipos de energía se presentan de manera muy diferente, estas formas energéticas pueden ser interconvertidas casi sin restricciones; sólo se requiere un medio o dis-

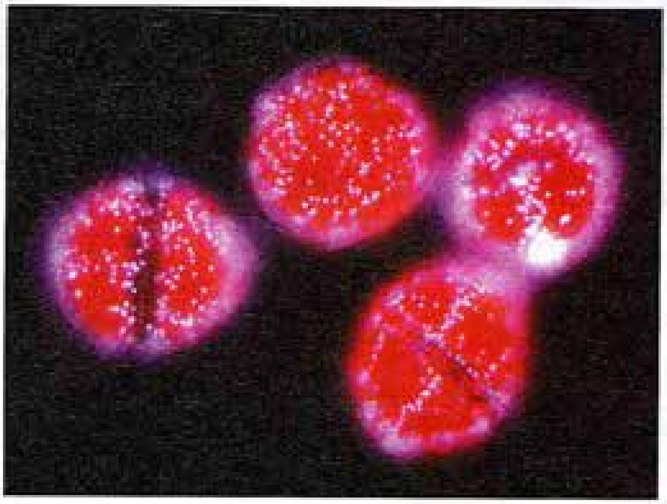


Fig. 4-1. BIOLUMINISCENCIA. *El 15 de mayo de 1879, el buque de guerra Vulture navegaba por el Golfo Pérsico cuando su tripulación avistó unas "enormes ruedas giratorias" que emitían pulsaciones luminosas. Se pensó en la presencia de seres extraterrestres. Sin embargo, más tarde se supo que el responsable es un organismo unicelular, el dinoflagelado Gonyaulax polyhedra. Estos organismos tienen propiedades bioluminiscentes, por lo que también se los denomina "linternas vivientes" del mar. Tienden a agruparse en grandes círculos con diámetros que alcanzan varios cientos de metros.*

positivo físico adecuado para producir esa conversión. La energía eléctrica –asociada con la electricidad– puede convertirse en energía lumínica –asociada con la luz– y en calor cuando la corriente eléctrica fluye a través del filamento de tungsteno de una lámpara. En este caso, el filamento de la lámpara es el dispositivo físico que vincula las diferentes formas de energía. En un motor, la energía química almacenada en un combustible se transforma en calor (energía cinética –de movimiento– de las moléculas de los gases), que luego se convierte parcialmente en los movimientos mecánicos –es decir, trabajo mecánico– de las partes del motor.

Dentro de las células de los organismos vivos puede ocurrir gran parte de los tipos de transformaciones energéticas que se observan en el mundo físico. En estos casos, los dispositivos que permiten las transformaciones entre los distintos tipos de energía suelen ser en su mayoría proteínas. Proteínas especiales de las células musculares son capaces de convertir la energía química almacenada en los enlaces químicos de ciertas moléculas en movimiento mecánico. Las luciérnagas tienen células especializadas en las que la energía química por medio de ciertas proteínas se convierte en energía lumínica (algunos organismos unicelulares como los dinoflagelados también presentan este fenómeno llamado bioluminiscencia) (fig. 4-1). Por otro lado, el fenómeno de la visión está ligado a la conversión de energía lumínica en energía eléctrica; así, en la retina, las células fotorreceptoras (conos y bastones) son capaces de sintetizar fotopigmentos, moléculas sensibles a la energía luminosa, que la transforman en un impulso bioeléctrico. En las células vegetales, ciertos fotopigmentos convierten la energía lumínica en energía química, que será utilizada para la biosíntesis de azúcares a partir de dióxido de carbono (véase cap. 6). Como vemos en estos ejemplos, la energía es una sola pero puede cobrar distintas formas.

La historia de nuestro conocimiento acerca de los principios que rigen estas transformaciones energéticas está íntimamente relacionada con la historia del desarrollo de las máquinas: a medida que se propagó su uso, se fueron fabricando nuevas máquinas que ganaron complejidad. Poco a poco, fue necesario obtener mejores rendimientos. Por esta razón, fue preciso medir la eficiencia de la conversión de un tipo de energía en otro. Así se fue conformando la **termodinámica** (del griego *therme*, calor, *dynamis*, poder), ciencia que estudia las transformaciones de energía. Muy pronto, los físicos comprendieron que las reglas formuladas por los principios termodinámicos no sólo permitían describir las transformaciones energéticas producidas en máquinas fabricadas por el hombre, sino que también eran útiles para comprender todos los procesos naturales. Más tarde, los biólogos, que aspiraban a dar explicaciones físicas de la vida, incorporaron en sus interpretaciones los principios fundamentales derivados de esta disciplina. A continuación revisaremos las leyes de la termodinámica y su capacidad para explicar cómo se sustentan los sistemas biológicos.

Principio de conservación de la energía: primera ley de la termodinámica

Se suele pensar que la tecnología deriva del complejo proceso de creación científica. Si bien esto es cierto en una innumerable cantidad de ejemplos, no se aplica a la historia de la termodinámica. Ya circulaban trenes impulsados a vapor cuando aún se comprendía muy poco cuáles eran los principios que gobernaban aquellas transformaciones energéticas. Fueron los trabajos del físico inglés James Joule (1818-1889) realizados en Gran Bretaña y publicados en 1850 los que llevaron a establecer inequívocamente la equivalencia entre el trabajo mecánico y el calor. Los experimentos realizados por Joule permitieron concluir que cuando a un sistema aislado de su exterior, es decir, que no intercambia materia ni energía con el ambiente, se le suministra trabajo mecánico, sin importar la forma en que se haga, se obtiene una cantidad equivalente de energía térmica (fig. 4-2). Esta afirmación avala el principio de conservación de la energía. En el experimento de Joule, la energía mecánica se transforma en trabajo mecánico y este trabajo es convertido en energía térmica.

Al comienzo de este capítulo hemos presentado algunos ejemplos en los que ocurren procesos de transformación energética en los seres vivos. En todos ellos, *la energía es transformada, pero no creada o destruida.* Cuando las transformaciones energéticas ocurren en un sistema aislado (como el del experimento de Joule), la energía total dentro de éste permanece constante. Al interpretarse el Universo como un sistema aislado, la generalización de estas observaciones condujo a proponer la **primera ley de la termodinámica**:

la energía del Universo permanece constante.

A diferencia del aparato diseñado por Joule, los sistemas biológicos son abiertos, es decir que pueden intercambiar libremente materia y energía con su entorno. Aun así, en los sistemas abiertos el principio de conservación de la energía continúa cumpliéndose. La diferencia radica en dónde se establecen los límites del sistema en estudio. En un organismo vivo, la energía perdida o disipada por éste es igual a la ganada por su entorno (ambiente) y viceversa.

Sin embargo, el primer principio de la termodinámica se refiere a la conservación de una forma total de energía y no aclara que, cada vez

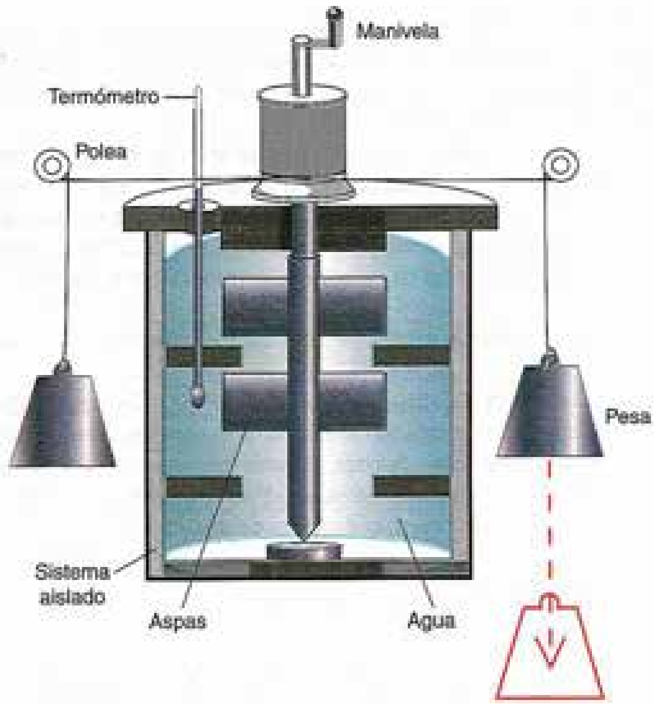


Fig. 4-2. EL EQUIVALENTE MECÁNICO DEL CALOR. *Aparato empleado por Joule en la medición del equivalente mecánico del calor. Las pesas se enrollan por medio de la manivela sobre el cilindro. La cuerda pasa por dos poleas. La altura de las pesas sobre el suelo es conocida y la temperatura del agua se controla mediante el termómetro. Las pesas, al caer, hacen girar las aspas. Este movimiento produce un aumento de la energía cinética del agua, lo cual se traduce en un cambio de temperatura registrado por el termómetro.*



Fig. 4-3. ANTOINE-LAURENT LAVOISIER. *Se lo considera universalmente como el padre de la química moderna.*

Historia de la biología
Metabolismo - 1774 - 1783

que se realiza un proceso, parte de la energía involucrada se transforma de *energía "útil"* en energía que no puede ser aprovechada de nuevo. Esta observación incontrovertible modificó la escena del pensamiento en aquellos científicos que estaban estudiando los balances energéticos en las máquinas térmicas. Una forma de energía, el calor, no era completamente transformable en otras formas de energía. Esto es el resultado de un hecho de validez universal en la naturaleza:

el trabajo puede transformarse en calor sin restricciones, pero el calor no puede transformarse en trabajo sin restricciones.

En rigor, cada vez que se utilice cualquier tipo de energía para conducir un proceso, de manera inevitable parte de ella se perderá como calor. Este hecho generó la aparición de nuevos conceptos, como el de *"eficiencia"* en la transferencia de la energía. La eficiencia depende del tipo de transformación y fundamentalmente del dispositivo que vincule los diferentes tipos de energía. Las viejas locomotoras de vapor tenían eficiencias de menos del 10%; en los motores que utilizan combustibles fósiles, la eficiencia real es de poco más del 50%, y en las celdas solares, la eficiencia alcanza el 30%.

La primera ley de la termodinámica y los organismos vivos

Los organismos vivos están dotados de dispositivos más eficientes que las máquinas para convertir energía. Por ejemplo, los organismos bioluminiscentes producen una luz verdosa y "fría" que no produce calor alguno. La notable eficiencia energética de este mecanismo (cercana al 100%) sigue siendo un misterio para los investigadores. Los organismos fotosintéticos poseen moléculas de pigmento, las antenas más eficientes para atrapar la luz.

La utilización de la energía de la dieta en los mamíferos ha sido objeto de investigación durante un gran período que va desde la época de Leonardo da Vinci (1452-1519) hasta la del químico francés Antoine-Laurent Lavoisier (1743-1794) (fig. 4-3). Las ideas y estudios pioneros generados por estos investigadores y algunos otros han llevado a pensar que, desde el punto de vista químico, el metabolismo celular guarda algunas semejanzas con el proceso de *combustión*, proceso rápido en el que generalmente un compuesto que contiene carbono se oxida, liberándose dióxido de carbono, agua y calor si ocurre en forma completa. Sin embargo, cuando los seres vivos oxidan carbohidratos (véase Apéndice 2), convierten en forma controlada la energía almacenada en los enlaces químicos en otras formas de energía según una reacción global:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 = 6CO_2 + 6H_2O + \text{energía}$$

Glucosa + oxígeno = dióxido de carbono + agua + energía

Según la primera ley de la termodinámica, la suma de la energía de los productos más la energía liberada durante la reacción es igual a la energía inicial contenida en las sustancias que reaccionan. Es importante comprender que esta ecuación representa el cambio químico global producido en la degradación de la glucosa. Sin embargo, en los organismos vivos hay una gran cantidad de pasos intermedios que aumentan la eficiencia con que una gran parte de la energía contenida en los enlaces químicos de la glucosa puede ser convertida en energía aprovechable o energía útil. Estos pasos se revisan en el capítulo si-

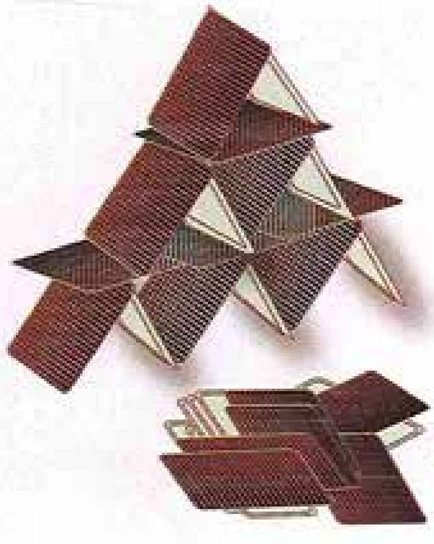


Fig. 4-4. CASTILLOS DE NAIPES. *Sistema 1: un castillo de naipes y Sistema 2: barajas desordenadas. Luego de cierto tiempo, es muy probable encontrar al Sistema 1 en una configuración diferente de la inicial.*

guiente. Una consecuencia directa del cumplimiento del principio de conservación de la energía es que, independientemente de cuál sea la cantidad de pasos involucrados para llegar desde glucosa y oxígeno a dióxido de carbono y agua, la energía liberada por el proceso será siempre la misma.

Entonces, en la oxidación de la glucosa, la energía liberada está compuesta por una fracción "útil". Pero otra parte se disipa como calor. Así, la energía total liberada se compone de:

Energía total liberada = Energía útil + calor

Cada vez que se emplea una cantidad de energía, entonces, inevitablemente una fracción de ella se disipa como calor. Pero la energía total del Universo es siempre la misma y dado que la energía no se crea ni se destruye, resulta claro que el calor va en constante aumento, en detrimento de otras formas de energía.

Dirección de los procesos naturales: segunda ley de la termodinámica

Al analizar los procesos que ocurren en la naturaleza, nuestra experiencia nos muestra que gran parte de ellos ocurren en forma espontánea y siempre en una dirección, nunca en la inversa. Una roca sólo rodará cuesta abajo, el calor sólo fluirá de un objeto caliente a uno frío, una pelota que se dejó caer rebotará pero nunca llegará hasta la misma altura desde la que cayó. Para que ocurran procesos que transforman energía es necesario que existan desniveles o gradientes que, como vimos en el capítulo 3, son la fuente de las fuerzas que conducen procesos con transformaciones energéticas asociadas. Estos procesos tienden a homogeneizar el sistema, disipando los gradientes hasta alcanzar un estado de equilibrio. La **segunda ley de la termodinámica** establece la noción de que existe una dirección hacia la cual cualquier sistema que esté fuera del equilibrio tiende a desplazarse. Al hacerlo se disipa energía. Cuando toda la energía útil se haya disipado, en el sistema no podrán ocurrir más procesos.

En términos energéticos, podemos pensar en los desequilibrios y heterogeneidades como almacenamientos de energía útil que permiten que se lleven a cabo los procesos. Como mencionamos, la cantidad de energía útil será igual a la energía total puesta en juego durante el proceso, menos cierta cantidad de energía que inevitablemente se disipará:

Energía útil = Energía total – Energía disipada

En la década de 1850, el físico alemán Rudolf Clausius (1822-1888) formalizó esta ecuación al estudiar el importante papel de esa energía inevitablemente disipada. Expresó esta fracción energética como el producto de la temperatura (T) por un factor al que llamó **entropía** (del griego *tropos*, que significa cambio, transformación) y lo simbolizó con la letra S.

Energía disipada = $T \times S$

Supongamos que disponemos de una baraja de naipes: una mitad se utiliza para construir un castillo (Sistema 1) y la mitad restante se deja de manera desordenada al lado del castillo (Sistema 2). Tenemos así dos sistemas construidos con el mismo tipo y número de componentes pero que tienen dos configuraciones o estados diferentes. Si los abandonamos a su suerte, es fácil suponer que después de transcurrido cierto tiempo, la probabilidad de encontrarlos en sus configuraciones iniciales será mucho menor para el primer sistema que para el segundo. La condición de equilibrio es el estado más probable de un sistema. Por ejemplo, desde el punto de vista de la energía gravitacional de sus componentes, el estado o configuración del castillo es más ordenado, menos probable y menos uniforme. Cualquiera de los estados desordenados es más probable y más uniforme. Un sencillo experimento para demostrar esto consiste en arrojar los naipes al aire y verificar cuántas veces debemos repetir la experiencia para que un grupo de cartas quede dispuesto en la configuración de castillo. Sin duda, la manera más efectiva de construir un castillo de naipes será utilizar información que describa la estructura y utilizar energía para producir orden. Resulta claro que, librado a su suerte y sin un ingreso constante de energía invertido en mantener esta estructura (castillo de naipes), el sistema se derrumbará, disipando la energía potencial gravitacional almacenada (fig. 4-4). Durante esta transformación, el sistema disipa energía útil y la entropía aumenta. En el estado final de equilibrio, las heterogeneidades iniciales desaparecen y el sistema se homogeneiza y pierde información. Así, el estado más probable es el de mayor desorden o bien de mayor entropía.

En cualquier sistema aislado, los procesos no serán causados por agentes externos a él. Estos procesos internos, que serán considerados espontáneos, ocurren porque en el sistema hay heterogeneidades: si una porción o parte del sistema está más caliente que el resto, esa porción se enfriará hasta que todo el sistema tenga una temperatura uniforme; si existen diferencias de cargas, se producirán corrientes eléctricas que las compensarán; si existen regiones donde el potencial químico es mayor, éste se disipará hasta homogeneizarse. Cuando todos estos procesos hayan compensado los desniveles o gradientes que los originaron, el sistema habrá alcanzado un equilibrio y toda la energía útil

se habrá disipado. Entonces, la entropía del sistema habrá llegado a un máximo.

Así, en los sistemas aislados, la entropía nos permite predecir la dirección de los procesos espontáneos.

En síntesis: los dos principios fundamentales de la termodinámica, formulados a principios de la segunda mitad del siglo XIX por Clausius, se enuncian como sigue:

Dado que el Universo es un sistema completamente aislado:

- Primera ley: la energía del Universo es constante.
- Segunda ley: la entropía del Universo tiende a un máximo.

¿Qué es la vida?: los sistemas biológicos y la segunda ley de la termodinámica

Podemos establecer una analogía entre el castillo de naipes y las estructuras vivientes. Los organismos vivos son estructuras complejas, en extremo ordenadas, claramente diferenciadas de su entorno, dotadas de información y alejadas por completo del estado de equilibrio.

¿Cómo consiguen mantenerse estas estructuras vivas en un universo en el que la entropía tiende a aumentar? ¿Cómo pudieron aparecer estructuras tan improbables desde el punto de vista termodinámico?

Como veremos, los modelos explicativos que vinculan la entropía con los conceptos de orden e información serán de gran utilidad a la hora de entender termodinámicamente el fenómeno de la vida.

La entropía y la flecha del tiempo

A medida que las experiencias con las transformaciones energéticas se fueron condensando en las leyes fundamentales de la termodinámica, una visión apocalíptica del Universo se presentaba a los ojos de la ciencia. La entropía funcionaba como una suerte de cuenta regresiva. Dado que todos los procesos llevan de manera inevitable a la disipación de gradientes, tarde o temprano éstos desaparecerían. Entonces, cuando ya no hubiera desniveles ni gradientes ni heterogeneidades, ni ocurriera ningún proceso neto, el sistema habría alcanzado un equilibrio. La uniformidad reemplazaría a las formas. Toda la energía útil se habría disipado. La entropía habría alcanzado un máximo y entonces el tiempo se habría detenido, ya que en el estado de equilibrio, y sin variaciones en la entropía, el tiempo dejaría de fluir.

En el tiempo en el que los físicos concebían un universo en el que todos los sistemas estaban envejeciendo, los biólogos mostraban que la evolución de la materia viva podría interpretarse por una flecha que parecía desplazarse en el sentido inverso. Los biólogos presentaron la historia de la vida proponiendo que la materia se había ido autoorganizando espontánea y progresivamente, formando primero células simples, luego organismos pluricelulares en los que más tarde las células se especializaron y formaron organismos más sofisticados y complejos. Para los físicos de la época quedaba claramente establecida la controversia. La probabilidad de que moléculas de mayor o menor complejidad se hubieran asociado en forma espontánea formando estructuras tan complejas como una célula, además de la cuantiosa y paulatina ganancia de información por parte de los sistemas vivos, estaba en franca discrepancia con los principios establecidos por la termodinámica. Fue así que los físicos de la época restringieron la aplicación de las leyes de la termodinámica al comportamiento de los sistemas materiales inanimados. Sin embargo, a mediados del siglo XX, el físico austríaco Erwin Schrödinger (1887-1961), una figura central de la ciencia de esa época, aportó la solución a este problema que parecía insalvable. En un pequeño libro titulado *¿Qué es la vida?* (1944), Schrödinger intentó agrupar conceptos fundamentales de la física, la química y la biología (fig. 4-5). Hizo notar que en los organismos vivos conviven dos procesos esenciales: la generación de orden a partir de orden y la generación de orden a partir de desorden.



Historia de la biología
Metabolismo - 1944

Fig. 4-5. ERWIN SCHRÖDINGER. *Premio Nobel de Física en 1933. En su libro ¿Qué es la vida? aportó una mirada diferente a los problemas biológicos.*

Con "orden a partir de orden", Schrödinger intenta explicar la capacidad de los organismos de producir réplicas de sí mismos e incluso de generar variaciones heredables. Schrödinger creía que el gran orden que reina en la materia viva estaba regido por información almacenada en un "microcódigo". Suponía que algún tipo de cristal aperiódico era el sustrato físico que permitía almacenar esa información y sobre el que podían tallarse las pequeñas variaciones que posteriormente resultarían heredables. Como veremos en el capítulo 9, una década más tarde, Watson y Crick describieron la estructura del DNA, una macromolécula que reúne muchas de las condiciones anticipadas por Schrödinger, necesarias para almacenar la información genética. La otra idea de Schrödinger, "orden a partir de desorden", aunque igualmente anticipadora, no fue bien comprendida. Schrödinger se basó en la observación para entonces irrefutable de que los sistemas vivos están alejados del equilibrio.

Dentro de las células vivas, las heterogeneidades son la norma. El alto grado de compartimentalización es un reflejo del orden existente y muchos de estos compartimientos se encuentran confinados por barreras físicas (membranas biológicas). Como vimos en el capítulo 3, a través de las membranas se forman diferentes tipos de gradientes o potenciales (químicos, quimiosmóticos, electroquímicos, etc.), cada uno de los cuales se constituye por diferencias en las concentraciones de moléculas específicas a uno y otro lado de las membranas. Pero para



Fig. 4-6. SISTEMA BIOLÓGICO Y SU ENTORNO.

definir un compartimiento, no necesariamente debe existir una membrana biológica. Dentro del mismo citosol celular, la situación es de completo desequilibrio. Éste puede generarse por diferentes razones: por ejemplo, si una enzima de determinado tipo queda confinada en una región del citoplasma al anclarse al citoesqueleto, la concentración local de los productos y reactivos que ella procesa diferirá de la que se pueda encontrar en otras regiones del citosol, estableciéndose así gradientes. Recuérdese que el citosol celular no debe considerarse un medio acuoso simple, es más bien un gel y por lo tanto la difusión tiene restricciones. Así, los gradientes formados pueden sostenerse en el tiempo. Estos gradientes, potenciales y desequilibrios son las fuerzas que operan conduciendo una gran cantidad de funciones vitales para las células. Por lo tanto, para éstas es crucial mantenerlos. Su desaparición significaría el equilibrio con el ambiente y la consecuente muerte celular.

Schrödinger reconoció que los sistemas vivos son atravesados constantemente por flujos de materia y energía. Por lo tanto, concluyó que para comprender los balances energéticos que existen en estos sistemas abiertos se debe considerar un sistema más amplio:

el sistema biológico debe considerarse juntamente con su entorno (fig. 4-6).

Un sistema biológico se mantiene vivo en su estado organizado tomando energía del ambiente y procesándola a través de su eficiente maquinaria química. Ésta acopla las sucesivas transformaciones energéticas a la producción de trabajo útil, lo que le permite ejercer las diferentes funciones celulares y así mantener su organización interna. Durante estos procesos, las células devuelven a su entorno energía disipada que consiste en calor y otras formas que rápidamente se distribuyen en el ambiente, aumentando su desorden y entropía.

Así, *los organismos vivos consiguen ganar orden interno a expensas de generar desorden en su ambiente.*

Entonces, la ecuación inicialmente planteada para predecir los procesos espontáneos en sistemas aislados:

$$S_{final} - S_{inicial} > 0$$

debe replantearse para los sistemas abiertos:

$$(S_{final\ sistema} + S_{final\ entorno}) - (S_{inicial\ sistema} + S_{inicial\ entorno}) > 0$$

De esta forma, el segundo principio de la termodinámica también se cumple en el caso de los sistemas biológicos, dado que la entropía del conjunto (organismo vivo + entorno) está en permanente aumento.



Fig. 4-7. ILYA PRIGOGINE. *Recibió el Premio Nobel por sus contribuciones al estudio de sistemas alejados del equilibrio termodinámico.*

La nueva perspectiva del no equilibrio propuesta por Schrödinger reconcilió en parte la autoorganización biológica con la termodinámica. Quienes intentaban estudiar los organismos vivos desde un punto de vista fisicoquímico adecuaron los modelos biológicos a modelos de sistemas en estado estacionario. Mientras que un sistema en equilibrio mantiene su constancia por la ausencia de procesos, un sistema estacionario se mantiene porque existen procesos balanceados.

Los conceptos formulados sirven para explicar cómo un sistema ordenado, dotado de información, se sostiene en el tiempo, pero no dicen mucho acerca de cómo estas estructuras pudieron aparecer por primera vez y evolucionar. Las intuiciones iniciales de Schrödinger que llevaron a buscar respuesta a los problemas biológicos en sistemas alejados de los equilibrios una vez más resultaron correctas. La figura más trascendente que retomó las ideas de Schrödinger fue el físico ruso-belga Ilya Prigogine (1917-2003), quien desarrolló una termodinámica aplicable a procesos que están ocurriendo lejos del equilibrio (conocida como termodinámica de procesos irreversibles). Demostró que lejos del equilibrio un sistema caótico puede autoorganizarse. Con la termodinámica de procesos irreversibles, Prigogine formalizó el concepto "orden a partir de desorden" y por sus trabajos obtuvo el Premio Nobel de química en 1977 (fig. 4-7).

WWW **Historia de la biología** *Metabolismo - 1833 - 1978*

Reacciones químicas en los seres vivos

Cuando representamos cualquier reacción química con una ecuación del tipo:

$$R \longrightarrow P$$

Se debe tener en cuenta que estamos representando un proceso global y no significa necesariamente que en la transformación de R en

P no existan etapas intermedias. Las etapas intermedias pueden representar la transformación de R en otras moléculas estables y entonces, tras sucesivas transformaciones químicas, aparecerá el producto P. En este caso, el proceso global descrito por la ecuación formulada será el resultado de la suma de varias reacciones químicas independientes:

$$R \longrightarrow A \text{ (reacción 1)}$$
$$A \longrightarrow B \text{ (reacción 2)}$$
$$B \longrightarrow P \text{ (reacción 3)}$$
$$R + A + B \longrightarrow A + B + P \text{ (reacción global)}$$
$$R + \not{A} + \not{B} \longrightarrow \not{A} + \not{B} + P \text{ (reacción global abreviada)}$$
$$R \longrightarrow P$$

Como veremos más adelante, este tipo de reacciones secuenciales que transforman el reactivo R en el producto P es la clave del metabolismo y diferentes organismos pueden disponer de distintos números de reacciones para llevar a cabo la conversión global de R en P, según la estrategia metabólica del organismo en cuestión.

Pero aun en la conversión química más directa de R en A –descrita por la reacción 1– pueden existir etapas intermedias. En estos casos, las formas químicas intermedias suelen ser inestables (alto contenido energético) y su tiempo de existencia es demasiado corto como para manifestarse como un producto neto de la reacción:

$$R \longrightarrow r_1 \longrightarrow r_2 \longrightarrow a_i \longrightarrow A$$

En este caso, la cantidad de etapas que generan productos inestables definirán el mecanismo de la reacción. Es importante comprender que, en la naturaleza, una transformación química determinada puede llevarse a cabo por diferentes mecanismos de reacción y cada uno de ellos puede involucrar más o menos estadios intermedios. En la naturaleza, el hecho de que una reacción determinada curse con uno u otro mecanismo está en general controlado por el ambiente en el que se desencadena la reacción.

Quizás la característica más destacada de las reacciones químicas que ocurren en los seres vivos es que se encuentran catalizadas por **enzimas** (fig. 4-8). La presencia de enzimas tiene un profundo impacto en dos aspectos generales de las reacciones químicas: la velocidad y el rendimiento. Sin la presencia de estos catalizadores, una reacción química puede tardar mucho tiempo en ocurrir. En cambio, en un medio celular puede resultar casi instantánea:

las enzimas generan nuevos mecanismos de reacción que involucran estadios intermedios de menor energía.

El rendimiento se refiere al hecho de que las enzimas aseguran que todo el reactivo se transforme en producto y que no aparezcan productos secundarios. En contraste, cuando un químico realiza una síntesis orgánica en un laboratorio, las reacciones empleadas pueden generar uno o más subproductos, por lo que el rendimiento en general suele ser menor del 100%.

Transformaciones energéticas durante las reacciones químicas

Durante las reacciones químicas, las especies participantes sufren reordenamientos de sus configuraciones electrónicas; incluso pueden sufrir pérdida o ganancia neta en su contenido de electrones –reacciones de oxidorreducción– (véase recuadro 4-1, *Oxidación-reducción*). En la condición final, el contenido energético total de la nueva configuración electrónica habrá cambiado, ya sea aumentando o disminuyendo. En los casos en que las reacciones se producen en condiciones de presión constante, la cantidad de energía puesta en juego durante ellas puede medirse como una cantidad de calor ganada o perdida por el sistema que las contiene. La cantidad de energía puesta en juego por las reacciones químicas en estas condiciones recibe el nombre de **entalpía** (del griego *entholpien*, que significa calentar). La entalpía se simboliza con la letra **H**. La cantidad total de energía intercambiada (medible en forma de calor) para una reacción que ocurre en condiciones de presión constante de 1 atmósfera (1 atm) –condición que se encuentra dentro de los seres vivos– es:

$$Qp = H$$

Qp significa el calor cedido o ganado en una reacción a presión constante. Si al producirse la reacción se libera energía, la entalpía de los productos disminuye. Este tipo de reacción se denomina **exotérmica**. Si ocurre lo contrario, se denomina **endotérmica**.

Así, en las condiciones descritas, la entalpía es una manera de medir los cambios energéticos globales sufridos por los átomos o moléculas durante las transformaciones químicas. Como ya mencionamos, la transformación de una molécula R en una P en los organismos vivos puede ocurrir por diferentes caminos (o rutas metabólicas). Sin embargo, el cambio global de entalpía sufrido:

$$H_{global} = HP - HR$$

será siempre el mismo. Si en el laboratorio se realiza la oxidación total de la glucosa en un calorímetro (fig. 4-9) obtendremos el siguiente resultado:



Fig. 4-8. EL DESCUBRIMIENTO DE LAS ENZIMAS. *Como vimos en el capítulo 1 (ensayo 1-1), el químico alemán Edward Buchner, junto con su hermano Hans, demostró que una sustancia extraída de las levaduras podía producir fermentación fuera de la célula viva.*

Historia de la biología
Metabolismo · 1896 - 1897

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 = 6CO_2 + 6H_2O + \text{Energía total liberada}$$
$$\text{Energía total Liberada} = 673\ \text{kcal/mol}$$

Ésta es en realidad la magnitud del cambio entálpico. Dado que este valor no depende de la forma en que se ejecute la reacción, permite estimar cuál es la cantidad de energía que puede ser liberada en la célula cuando se produce esta reacción.

La función termodinámica más utilizada en bioquímica: energía libre de Gibbs

En los apartados anteriores hemos analizado el comportamiento general de los sistemas cuando se encuentran en situaciones de desequilibrio. Los sistemas químicos son casos concretos de estos sistemas. Cuando se enfrentan dos sustancias químicas capaces de reaccionar, se genera una situación de desequilibrio químico. La magnitud del desequilibrio dependerá de la diferencia de potencial establecida en el sistema en relación con las configuraciones y los arreglos de los núcleos y electrones de las especies químicas intervinientes. Supongamos una reacción de oxidorreducción del tipo:

$$A_{oxidado} + B_{reducido} \longrightarrow A_{reducido} + B_{oxidado}$$

Inicialmente, al enfrentar A con B, se establece una diferencia de potencial redox; cuando los electrones pasan del estado de mayor energía en A al de menor energía en B, el sistema logra un estado de mínima energía en el que se habrá logrado el equilibrio químico. La energía liberada por este proceso no se destruye, sino que se libera al medio como calor. Como ya vimos, cuando este tipo de reacciones ocurre en un sistema biológico, parte de esta energía puede ser aprovechada para producir trabajo de algún tipo:

Energía total intercambiada = Energía útil + Energía disipada
o lo que es lo mismo
Energía útil = Energía total intercambiada – Energía disipada

Ahora sabemos que, en una célula viva, el término energía total intercambiada durante la reacción es igual al cambio de entalpía del sistema. Definimos además que el término que representa aquella cantidad de energía que no es posible aprovechar como trabajo útil (energía disipada) es igual a la magnitud TS. Entonces podemos reescribir la ecuación de la siguiente forma:

$$\text{Energía útil} = H - TS$$

Expresada de esta forma, la energía útil es una nueva función termodinámica presentada por primera vez por el matemático americano J. W. Gibbs. Por ello, esta magnitud, a la que se denomina **energía libre de Gibbs**, se simboliza con la letra G. Para cualquier propiedad termodinámica, es común expresar sus variaciones o diferencias entre los estados final e inicial de un proceso con la letra griega delta (Δ). Así, reescribiremos la expresión anterior como:

$$\Delta G = \Delta H - T \times \Delta S$$

Esta magnitud permite estimar cuál es la máxima cantidad de energía liberada por una reacción, la cual podría ser transformada en trabajo por un organismo. Pero además, este parámetro permite estimar si una reacción química dada será espontánea o no. La dirección natural de todo proceso es la de disminuir su energía libre, es decir, que si el ΔG de una reacción es negativo, ésta ocurrirá espontáneamente (dado que la letra Δ simboliza una diferencia entre los estados final e inicial). Esto explica el hecho de que aun las reacciones o transformaciones endotérmicas puedan ser espontáneas. Veamos esto con algunos ejemplos.

Una sustancia conocida como pentóxido de dinitrógeno se descompone espontáneamente en dióxido de nitrógeno y oxígeno, y al hacerlo absorbe calor:

$$2N_2O_5 \rightarrow 4NO_2 + O_2$$
$$\Delta H = +26{,}18\ \text{kcal/mol}$$

Recuadro 4-1

Oxidación-reducción

Las reacciones químicas son, en esencia, transformaciones energéticas en virtud de las cuales la energía almacenada en los enlaces químicos se transfiere a otros recién formados. En estas transferencias, los electrones se desplazan de un nivel de energía a otro. En muchas reacciones, los electrones pasan de un átomo o una molécula a otra. Estas reacciones se conocen como de *oxidación-reducción, oxidorreducción* o *redox*. La *pérdida de electrones* se denomina *oxidación* y el átomo o la molécula que los pierde se oxida. La *reducción* es, por el contrario, la *ganancia de electrones*. La oxidación y la reducción siempre ocurren simultáneamente, ya que cuando un átomo o molécula pierde electrones deben existir otras capaces de aceptarlos. En las reacciones químicas ordinarias no pueden quedar electrones libres; este proceso tendría un costo energético demasiado elevado. A menudo, sin embargo, las transferencias de electrones van acompañadas de transferencias de protones, o sea que el proceso global da por resultado la transferencia de átomos de hidrógeno. En estos casos, la oxidación implica la pérdida de átomos de hidrógeno y la reducción, la ganancia de átomos de hidrógeno.

En general, las reacciones de oxidorreducción son muy exergónicas (véanse páginas siguientes), por lo que son el tipo de reacciones que han sido favorecidas durante la evolución de las vías catabólicas. Por el contrario, durante las reacciones de biosíntesis celular, las pequeñas moléculas que intervienen van ganando electrones y protones, es decir, se van reduciendo progresivamente a medida que se transforman en los compuestos finales. Como veremos en el capítulo 5, durante la oxidación de la glucosa –un nutriente universal– la energía almacenada en sus enlaces es transferida a los enlaces fosfato de alta energía del ATP y a los electrones de alto potencial redox del NADH. Estas moléculas representan la energía y el poder reductor que se empleará en la reacciones de biosíntesis.

El cambio de hielo a agua líquida y el cambio de agua líquida a vapor de agua son procesos endotérmicos porque cuando ellos ocurren se retira una cantidad considerable de calor del aire circundante. En los tres casos, el estado energético final de los componentes del sistema ha aumentado. Sin embargo, en condiciones apropiadas, estos procesos se desarrollan en forma espontánea. Lo que ocurre es que si bien los sistemas han aumentado su energía total ($\Delta H > 0$), la energía libre de los sistemas ha disminuido ($\Delta G < 0$). El factor clave en los tres ejemplos es el incremento de la entropía. En el caso del pentóxido de dinitrógeno, un sólido se transforma en dos gases y dos moléculas se convierten en cinco. En el caso del hielo y del agua líquida, un sólido pasa a líquido y parte de los enlaces que mantienen a las moléculas de agua juntas en un cristal (hielo) se rompen. Cuando el agua líquida pasa a vapor, también se rompen los restantes enlaces de hidrógeno porque las moléculas individuales de agua se separan una a una. En todos los casos, ha aumentado el desorden del sistema, es decir, ha aumentado la entropía.

Retomemos ahora a la cuestión de los cambios de energía libre (ΔG) que determinan el curso de las reacciones químicas. Ya mencionamos que el cambio en el contenido de energía total entre los reactivos y los productos (ΔH) así como el cambio de entropía (ΔS) contribuyen al cambio global de energía libre. Lo ocurrido en los tres ejemplos anteriores es que el valor absoluto del término $T \times \Delta S$ es mayor que el del término ΔH, por lo que el término ΔG será negativo, que es lo mismo que decir que los procesos sucederán espontáneamente.

Las reacciones con ΔG negativos se denominan **exergónicas**. Este tipo de reacciones son las que entregan energía útil para llevar a cabo toda la actividad celular. Cuando ΔG es positivo, la reacción consume energía libre. Este tipo de reacciones se denominan **endergónicas**. Es de esperar que este tipo de reacciones no cursen espontáneamente. Sin embargo, en el metabolismo celular existen muchas reacciones de este tipo. Esto puede ocurrir merced a que las reacciones químicas pueden acoplarse y así las reacciones exergónicas les proporcionan energía a las reacciones endergónicas. Más adelante, en este capítulo, se verá un ejemplo de cómo ocurre este tipo de acoplamientos energéticos.

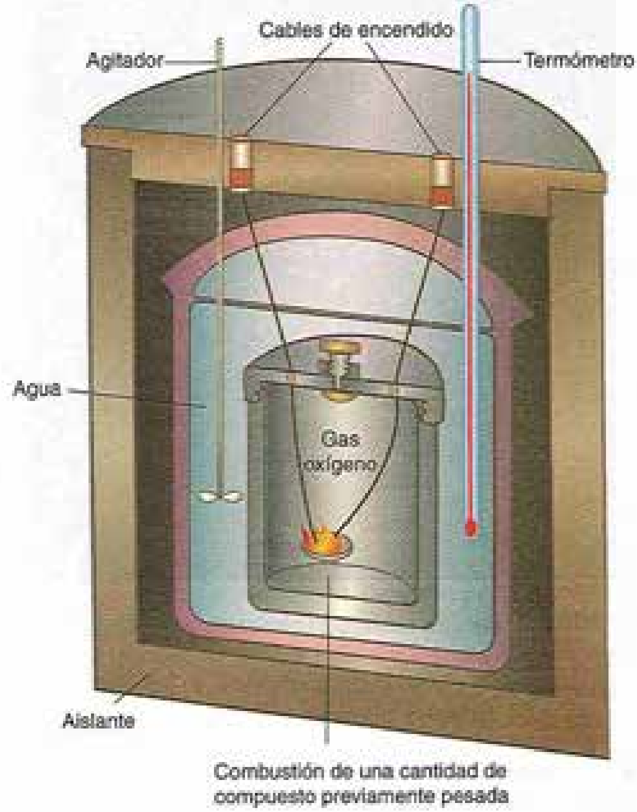


Fig. 4-9. CALORÍMETRO. *Un calorímetro se usa para medir la cantidad de energía almacenada en un compuesto orgánico. Una cantidad conocida del compuesto se incinera eléctricamente. Cuando este compuesto se quema, se mide el aumento de temperatura del agua circundante. Usando el calor específico del agua y el peso conocido del agua del calorímetro, se puede calcular el número de calorías liberadas por la incineración de la muestra.*

Los participantes celulares en la transformación energética

Las enzimas y la energía de activación

Como vimos, los sistemas vivos son capaces de llevar a cabo la mayoría de los tipos de transformaciones químicas conocidos. La clave de este ingenio alquimista reside fundamentalmente en las enzimas. Aunque algunas enzimas son moléculas de RNA, la mayoría de ellas son proteínas globulares de gran tamaño, formadas por una o más cadenas polipeptídicas. Las cadenas están plegadas formando un surco o bolsillo –**el sitio activo**– en el que encajan las moléculas del sustrato y donde ocurren las reacciones. Sólo unos pocos aminoácidos de la enzima están involucrados en un determinado sitio activo. A veces son aminoácidos contiguos en la cadena, pero es frecuente que los aminoácidos del sitio activo ocupen posiciones distantes y que su cercanía en el sitio activo se deba al intrincado plegamiento de la cadena de aminoácidos que da origen a la estructura terciaria (véase Apéndice 2). En una enzima con estructura cuaternaria, los aminoácidos del sitio activo pueden encontrarse incluso en diferentes cadenas polipeptídicas (fig. 4-10).

Muchas enzimas pueden funcionar como auténticos transductores energéticos al atrapar energía de un tipo (química, lumínica, etc.) en su estructura. Al funcionar como trampas energéticas, la estructura de las enzimas se tensiona (como un resorte al que se le entrega energía) y posteriormente puede liberar esa energía atrapada para realizar algún tipo de trabajo útil (por ejemplo, impulsar una reacción química en condiciones celulares termodinámicamente desfavorables).

Las enzimas son **catalizadores biológicos**. Un catalizador es una sustancia que modifica la velocidad de una reacción química participando en su mecanismo pero sin sufrir un cambio químico permanente en el proceso.

Una sola molécula de enzima puede catalizar la reacción de decenas de miles de moléculas iguales en tiempos del orden de un segundo. Por esto, las enzimas son particularmente efectivas en cantidades muy pequeñas.

En los ciclos catalíticos, las enzimas interactúan con los reactantes (llamados sustratos) con una altísima especificidad. Así, las enzimas pueden acelerar un solo tipo de reacción química en un sistema en el

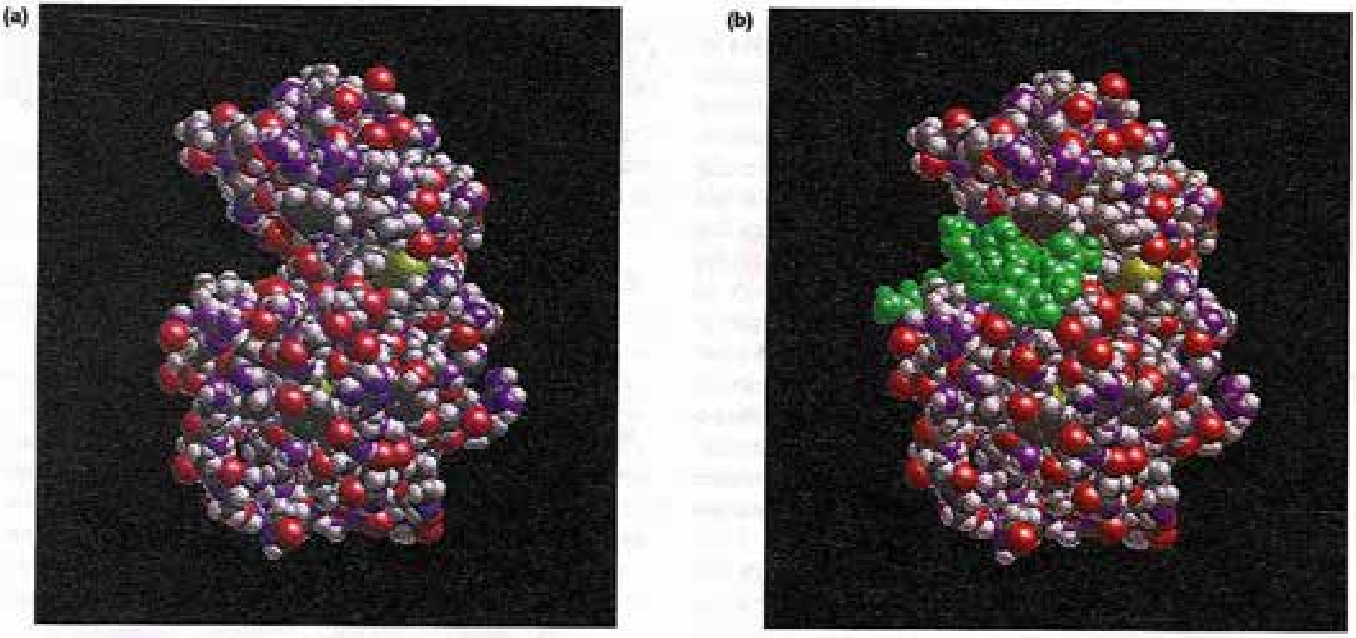


Fig. 4-10. MODELO DE UNA ENZIMA. *Modelo molecular de una enzima que muestra el sitio activo vacío* ***(a)*** *y unido a un sustrato* ***(b)***.

que están ocurriendo cientos de miles de reacciones diferentes. Las células aprovechan esta altísima capacidad "discriminadora" de las enzimas controlando cada nodo de la intrincada y enmarañada red de actividad química que en ellas se desarrolla. La selectividad con que se producen las interacciones moleculares entre las enzimas y sus sustratos depende de un exquisito reconocimiento estereoespecífico, es decir, un reconocimiento de formas entre la superficie del sitio activo y la del/los sustrato/s. Cuando el químico alemán Emil Fischer (1852-1919) postuló en 1894 la existencia de sitios activos, comparó la relación entre el sitio activo y el sustrato con la que existe entre una cerradura y su llave. Sin embargo, estudios posteriores sobre la estructura de las enzimas sugieren que el sitio activo es mucho más flexible e interactivo que el ojo de una cerradura. La unión entre la enzima y el sustrato parece alterar la conformación de la enzima, que induce un íntimo ajuste entre el sitio activo y el sustrato (fig. 4-11). Se cree que este *ajuste inducido* crea tensión en las moléculas reactivas, que facilita el curso de la reacción.

En la naturaleza, en una misma reacción química pueden producirse diferentes intermediarios antes de llegar al producto final. Estos estadios químicos intermedios son átomos o moléculas que están a mitad de camino entre el reactivo y el producto; sus configuraciones electrónicas se encuentran alteradas y sus estados energéticos son altos. Cuando su configuración alcanza un nivel crítico de distorsión, se desencadena el final de la transformación química en la que terminan por formarse los productos. La diferencia en energía libre entre los reactivos y sus estadios intermedios es lo que se conoce como *energía de activación*.

En una mezcla de reactantes que se encuentra a una temperatura y una concentración dadas siempre existirá una proporción de átomos o moléculas que alcance el estado crítico de distorsión electrónica (es decir, que alcancen la energía de activación). Esto es una consecuencia de las colisiones atómicas o moleculares y de la agitación térmica molecular. Por esta razón, a mayor temperatura y concentración de reactivos, mayor será la cantidad de reactantes que alcance la energía de activación. Cuando esto sucede, se desencadena la reacción. Así, la velocidad de una reacción química es proporcional a la cantidad de átomos o moléculas que estén alcanzando la energía de activación en un tiempo dado. Por este motivo, las velocidades de reacción dependen de la temperatura y de la concentración de los reactantes.

Las enzimas actúan como catalizadores al crear mecanismos de reacción con compuestos intermediarios que poseen estados energéticos más bajos. Esto equivale a decir que *las enzimas disminuyen la energía de activación de las reacciones*. A través de la formación de asociaciones temporales transitorias, las enzimas acercan a las moléculas que reaccionan y debilitan los enlaces químicos existentes, lo cual facilita la formación de otros nuevos (fig. 4-12).

Cofactores en la acción enzimática

La actividad catalítica de algunas enzimas no depende de manera exclusiva de las interacciones físicas y químicas entre los aminoácidos del sitio activo y el sustrato. Muchas enzimas requieren sustancias adicionales para que puedan funcionar. Estas sustancias no proteicas y de bajo peso molecular se denominan **cofactores**.

Ciertos iones actúan como cofactores. Por ejemplo, el ion magnesio (Mg^{2+}) es indispensable en todas las reacciones enzimáticas que implican la transferencia de un grupo fosfato de una molécula a otra. El grupo fosfato, cuando está en solución, tiene dos cargas negativas que se atraen con las dos cargas positivas del ion magnesio. Así, el fosfato se mantiene en posición en el sitio activo de la enzima.

Ciertas moléculas orgánicas no proteicas –llamadas **coenzimas**– también funcionan como cofactores en reacciones catalizadas por enzimas. Estas moléculas se unen en forma temporaria o permanente a la enzima, en general, bastante cerca del sitio activo. Algu-

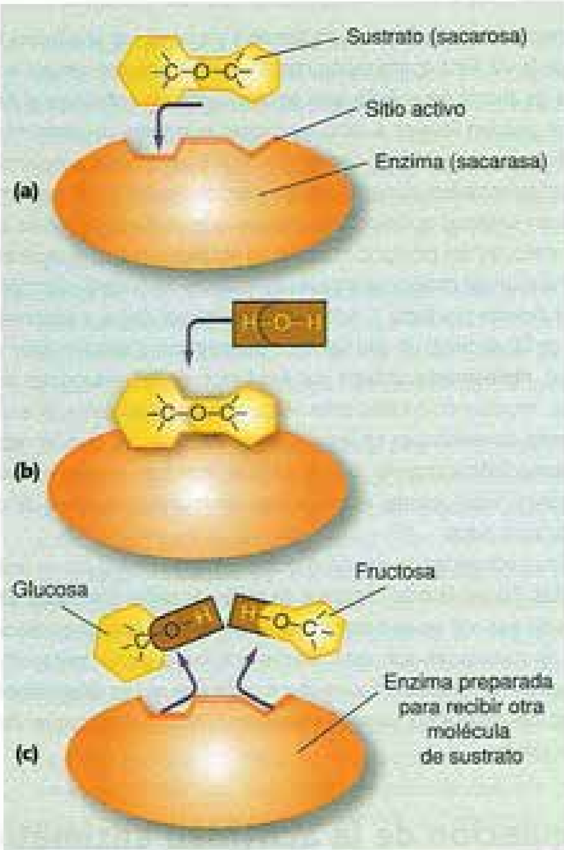


Fig. 4-11. HIPÓTESIS DEL AJUSTE INDUCIDO. *(a) Previo a la interacción con el sustrato, el sitio activo de la enzima se encuentra en una forma relajada pero capaz de reconocer específicamente a su sustrato. (b) Al producirse la interacción, el sustrato induce un íntimo ajuste con el sitio activo. Esta reacomodación del sitio activo provoca una tensión en la molécula del sustrato que facilita la reacción. (c) Finalmente, los productos se liberan.*

Figura animada

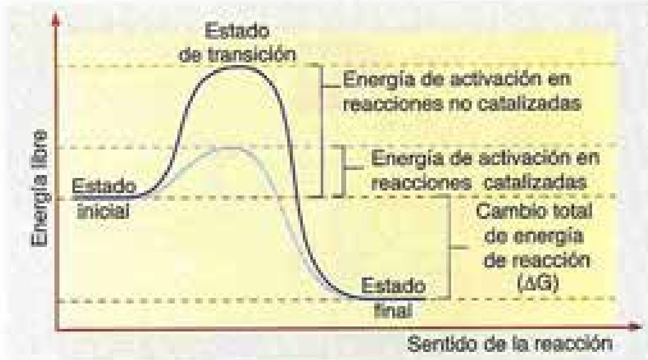


Fig. 4-12. ENERGÍA DE ACTIVACIÓN. *Las enzimas pueden acelerar las reacciones pero el ΔG total de la reacción no varía. Las enzimas acercan los sustratos y debilitan los enlaces químicos ya existentes, lo cual facilita la formación de nuevos enlaces.*

nas coenzimas funcionan como aceptores de electrones en reacciones de oxidorreducción. Con frecuencia reciben un par de electrones acompañado por un ion hidrógeno –un protón– que luego transfieren a otra molécula. Hay varios tipos diferentes de coenzimas aceptoras de electrones; una de las más abundantes es el dinucleótido de nicotinamida y adenina (NAD), que desempeña un papel fundamental en los procesos de glucólisis y de respiración celular (véase cap. 5, fig. 5-3).

Metabolismo: red de redes

Reacciones químicas acopladas

En la última mitad del siglo XX, la combinación de poderosas herramientas de análisis provenientes de la bioquímica y de la biología molecular proporcionó un cúmulo de explicaciones de los más diversos fenómenos celulares. Las células, como maquinarias transformadoras de energía, son el "recipiente" en donde se llevan a cabo estos procesos y las enzimas son las piezas más importantes de esta maquinaria. En sus estructuras proteicas llevan grabadas las instrucciones que les permiten ejecutar con precisión actividades particulares, en momentos y lugares adecuados. De esta manera, coordinan y administran los recursos energéticos a través de miles de reacciones químicas diferentes, muchas de las cuales ocurren en forma simultánea y eficiente, con un mínimo "derroche" de subproductos. Como vimos al comienzo del capítulo, la suma de todas estas reacciones constituye el metabolismo (del griego *metabole*, "cambio").

Los bioquímicos agrupan estas reacciones en una serie ordenada de pasos que comúnmente se llaman **vías metabólicas**. Una vía puede tener una docena o más de reacciones o pasos secuenciales (fig. 4-13). Cada vía cumple una función en la vida global de la célula o del organismo. Más aún, ciertas vías tienen muchos pasos en común, como las que intervienen en la síntesis de los aminoácidos o de las distintas bases nitrogenadas. Sin embargo, muchos tipos de sistemas vivos tienen vías únicas. Las células vegetales, por ejemplo, gastan gran parte de su energía en la construcción de paredes celulares, actividad que no ocurre en las células animales.

Lo que resulta sorprendente, sin embargo, es que la mayor parte del metabolismo es notablemente similar, aun en organismos muy diferentes; las diferencias en muchas de las vías metabólicas de los seres humanos, los robles, los hongos y las medusas son muy leves. Como veremos en el siguiente capítulo,

algunas vías metabólicas como la glucólisis y la respiración son virtualmente universales: ocurren en casi todos los sistemas vivos.

A través del metabolismo, la célula se construye a sí misma. El total de las reacciones químicas involucradas en la biosíntesis de sus partes estructurales y funcionales recibe el nombre de **anabolismo**.

Para que las células puedan construir el edificio celular y ejecutar funciones celulares específicas y de mantenimiento, constantemente degradan moléculas de las que obtienen la energía y los materiales necesarios para impulsar las reacciones anabólicas. Esta actividad química se conoce colectivamente como **catabolismo**.

Así, el metabolismo se puede describir como ciclos de retroalimentación entre las vías catabólicas y las anabólicas.

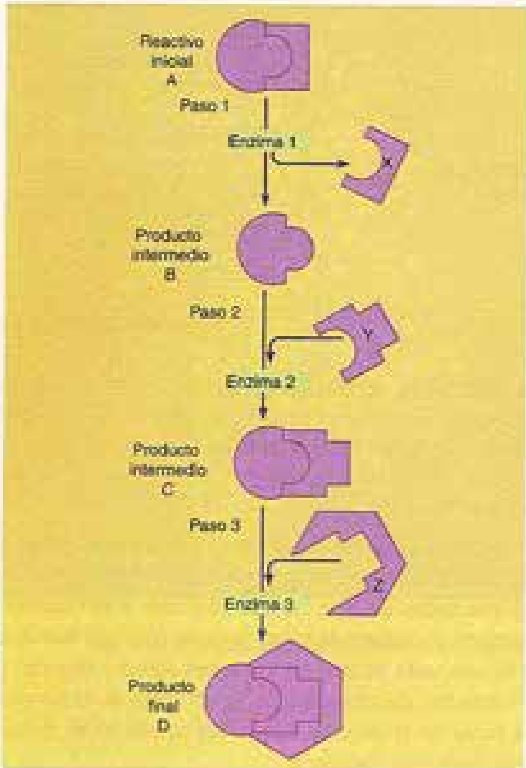


Fig. 4-13. REPRESENTACIÓN ESQUEMÁTICA DE UNA VÍA METABÓLICA. *Para que se pueda formar el producto final (D) a partir del reactivo inicial (A), es necesario que ocurra una serie de reacciones. Cada reacción está catalizada por una enzima diferente y cada una produce un cambio pequeño pero importante en la molécula del sustrato (por eliminación o agregado de átomos, grupos funcionales o moléculas representadas como X, Y y Z). Si cualquier paso de la vía metabólica se inhibe –porque una enzima no funciona o porque falta sustrato–, la vía se interrumpe y las reacciones siguientes no se producen.*

Vías enzimáticas

Las enzimas típicamente trabajan en serie, lo que constituye las vías a las que hicimos referencia.



Las células obtienen varias ventajas de este tipo de arreglo. En primer lugar, los grupos de enzimas que intervienen en una vía común pueden estar agrupadas dentro de la célula. Algunas enzimas se encuentran en solución, como las que contienen los lisosomas (véase cap. 2, Los sistemas de endomembranas), mientras que otras están embutidas en la membrana de organelas particulares. Las enzimas ubicadas en membranas presentan un patrón de alineación espacial en secuencia, de modo que el producto de una reacción se traslada directamente a la enzima contigua para la siguiente reacción de la serie. Una segunda ventaja es que se produce escasa acumulación de productos intermedios, pues cada producto tiende a ser usado en la próxima reacción de la vía. Esta optimización constituye una enorme ventaja en términos de ahorro de energía. Una tercera ventaja la constituye el hecho de que pueden llevarse a cabo reacciones que fuera del ambiente celular no son espontáneas (endergónicas). Este tipo de acoplamiento energético entre reacciones químicas independientes es de gran importancia en sistemas químicos abiertos, ya que continuamente se eliminan moléculas del producto final. Así, el equilibrio nunca se alcanzará y la conversión de moléculas a través de esta vía continuará, siempre que haya suficiente producto 1. Además, si cualquiera de las reacciones a lo largo de la vía tiene un alto valor de ΔG negativo (reacción muy exergónica), rápidamente utilizará los productos de las reacciones precedentes, impulsando a todas estas reacciones hacia adelante. El encadenamiento de reacciones en las vías enzimáticas, en las que las reacciones termodinámicamente muy favorables impulsan a toda la serie de reacciones hacia delante, es semejante en la gran diversidad de organismos conocidos.

En la actualidad, la ciencia concibe el metabolismo como una red de redes. Tal vez la más compleja de todas las redes conocidas. En los nodos de esa red se encuentran las enzimas y las proteínas relacionadas. Las conexiones son establecidas por los diversos metabolitos o productos intermediarios. La arquitectura de esta red es diferente en cada tipo de organismo, pero el mecanismo de base es sorprendentemente similar.

Regulación de la actividad enzimática

Como mencionamos, las enzimas y algunas proteínas relacionadas (transportadores, receptores de membrana, etc.) son los nodos que integran y coordinan toda la actividad química celular. ¿Cómo se establece esta regulación? Aunque todavía hay mucho camino por recorrer para conocer totalmente la forma en la que la célula gobierna su metabolismo, los investigadores han logrado identificar algunas reacciones o vías específicas. Esto permite comprender algunos principios fundamentales de la *regulación* del metabolismo. Ahora vemos que estos principios elementales se centran en unas proteínas especiales, las **enzimas alostéricas**, que funcionan como auténticos detectores e integradores de información química.

Interacciones alostéricas

Un mecanismo ingenioso por el cual una enzima puede activarse o inactivarse temporalmente se conoce como **interacción alostérica**. Las interacciones alostéricas ocurren en aquellas enzimas que tienen al menos dos sitios de unión: el sitio activo y el sitio de regulación al cual se une una segunda molécula conocida como **efector alostérico**. La unión de un efector cambia la conformación de la molécula de enzima, modificando su sitio activo y, de esta manera, activa o inactiva a la enzima (fig. 4-14).

Gracias a la información compilada hasta el momento, se pueden distinguir algunos tipos muy comunes de modos reguladores que involucran enzimas alostéricas (fig. 4-15):

1. *Activación por el sustrato. Cuando un metabolito alcanza cierta concentración, abre la puerta de nuevas vías. Este tipo de regulación es característica de enzimas que están en puntos de ramificación del metabolismo.*

2. *Activación recíproca. Un metabolito importante, por lo habitual el producto final de una vía metabólica, es capaz de activar una enzima de otra vía independiente, y viceversa. Este modo regulador permite coordinar en forma balanceada los niveles de metabolitos que se sintetizan por diferentes vías pero que participan en un mismo proceso. Por ejemplo, aminoácidos que actúan como precursores en la síntesis de proteínas.*
3. *Bucles de retroalimentación negativa. Una de las enzimas involucradas en alguno de los pasos que llevan a la síntesis de un metabolito importante es inhibida por un exceso de este metabolito. Así, su concentración intracelular regula la velocidad de su propia síntesis.*
4. *Bucles de retroalimentación positiva. Una de las enzimas involucradas en alguno de los pasos que llevan a la síntesis de un metabolito (que suele actuar como mensajero químico) es activada por este mismo mensajero. Este mecanismo produce la amplificación de las señales químicas. Dado que a medida que aumenta la concentración del metabolito se incrementa la velocidad con que éste se sintetiza, su concentración puede aumentar de manera explosiva en muy poco tiempo.*
5. *Activación mediada por precursores. Una especie química se encuentra corriente arriba de la secuencia de pasos en el que opera la enzima alostérica, es decir, algunos pasos más atrás en la vía metabólica. Este tipo de regulación asegura que la ruta metabólica esté activa cuando hay suficiente precursor.*

Las enzimas alostéricas pueden ser nodos de información muy complejos y en consecuencia estar sujetas a más de uno de los modos

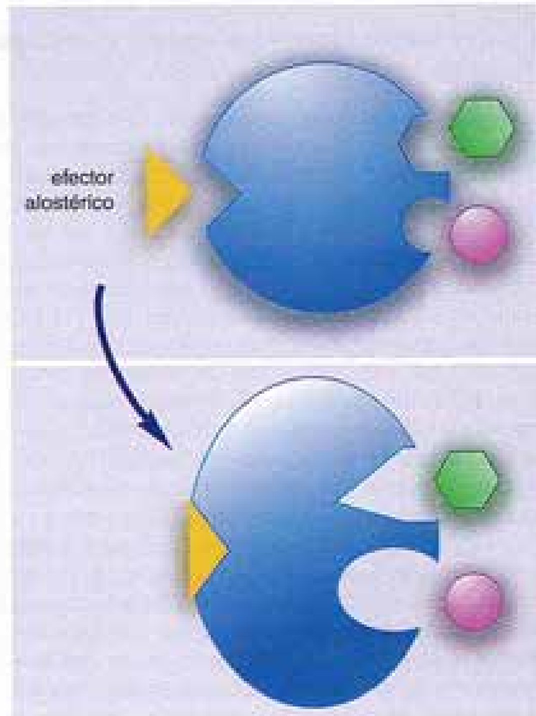


Fig. 4-14. EFECTORES ALOSTÉRICOS. *Un efector alostérico es una molécula pequeña que puede interactuar con enzimas en regiones diferentes del sitio activo. Esta unión tiene un impacto drástico sobre la estructura terciaria o cuaternaria de las enzimas, que en consecuencia altera su actividad. Los efectores alostéricos pueden actuar como activadores o, como se muestra en la figura, inhibidores.*

Galería de imágenes

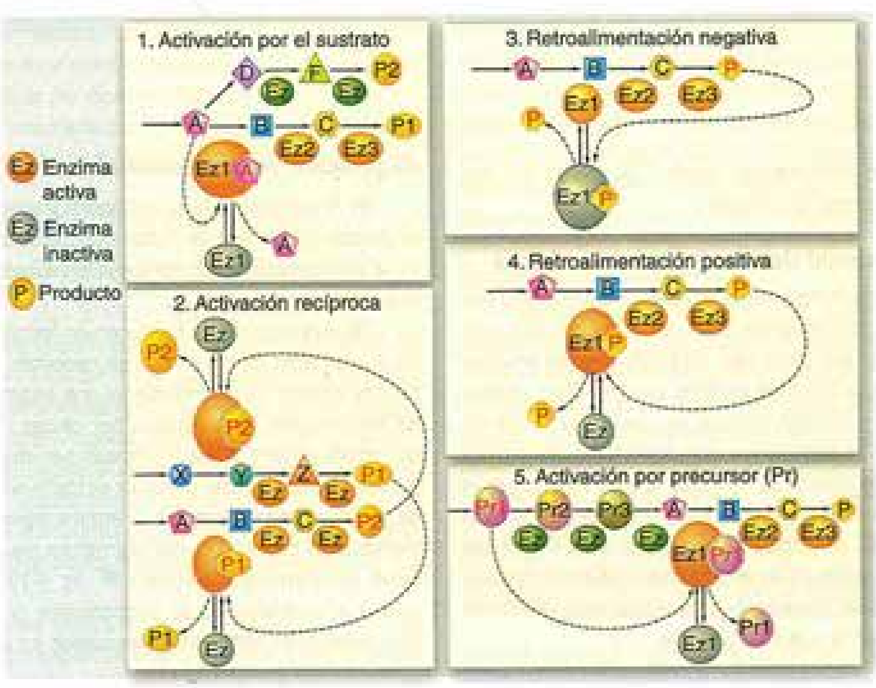


Fig. 4-15. ESTRATEGIAS REGULADORAS QUE UTILIZAN ENZIMAS ALOSTÉRICAS. *El diagrama muestra algunos de los modos reguladores encontrados en vías metabólicas que incluyen enzimas alostéricas en algunas de sus reacciones.*

ENSAYO 4-1

Las redes metabólicas y las nuevas tecnologías

Con el advenimiento de nuevas tecnologías, en la actualidad se ha avanzado en la construcción de mapas muy detallados de esta red de redes metabólicas para diferentes organismos modelo. Cada una de estas tecnologías tienen por objeto conocer el conjunto de todos los potenciales genes (genómica), de RNA expresados por los genes (transcriptómica), de polipéptidos (proteómica) o de sustancias metabólicas (metabolómica) que un organismo puede contener en todas las condiciones fisiológicas posibles (véanse caps. 10 y 11). En forma general se las denomina "ómicas". A través de la compilación de datos obtenidos de la genómica, transcriptómica y proteómica se han establecido los nodos más importantes, y se constituyeron mapas de mayor o menor resolución de la vasta red de actividad química que constituye el metabolismo. Así, por ejemplo, el metaboloma humano representa la suma de todas las sustancias metabólicas –o metabolitos– detectados en *Homo sapiens* hasta el momento. Sin embargo, la gran mayoría de las entidades que constituyen estos nodos (genes, RNA mensajeros y proteínas) están mal caracterizadas, es decir, se conocen sus respectivas secuencias pero en su mayor parte la asignación de funciones se predice de manera hipotética. Esta asignación hipotética de funciones se realiza mediante la utilización de una gran batería de herramientas bioinformáticas diseñadas especialmente para la obtención de información funcional –antes desconocida– a partir de la información secuencial determinada en forma experimental. En su gran mayoría, estas herramientas utilizan la premisa de que macromoléculas cuyas secuencias de monómeros son similares tendrán funciones parecidas (véase Apéndice 2). Si bien esta correlación no siempre resulta estrictamente correcta, es posible establecer parámetros estadísticos que permiten estimar el grado de confianza que se puede asignar a este tipo de predicciones. Así, la genómica, transcriptómica y proteómica constituyen tecnologías generadoras de hipótesis y forman las bases para otras investigaciones.

Con la finalización del proyecto de secuenciación del genoma humano se sabe que existen aproximadamente 25.000 genes, en tanto que del metaboloma del ser humano se han compilado poco más de 2.500 metabolitos diferentes y se estima que la totalidad no superaría los 3.000. Por otro lado, la planta modelo *Arabidopsis thaliana*, con 25.000 genes, tiene un metaboloma estimado en 5.000 a 10.000 metabolitos diferentes. Se supone que, en mamíferos, por cada gen se pueden generar en promedio seis proteínas diferentes (por el mecanismo de *splicing* alternativo que veremos en el capítulo 10, El procesamiento del RNA mensajero), en tanto que en *Arabidopsis* el orden sería de 1 a 1,5 proteínas por gen. Podemos realizar entonces estimaciones comparativas del tamaño de las redes metabólicas de estos dos organismos. En los humanos habría unas 150.000 proteínas diferentes, muchas de las cuales serán nodos de una red que "maneja" poco más de 2.500 metabolitos. En cambio, en *Arabidopsis* la red tendría cinco veces menos nodos para "manejar" entre dos y cuatro veces más metabolitos. ¿Podemos extraer alguna conclusión de estos números? Dado que las disciplinas "ómicas" se encuentran en desarrollo, los datos presentados varían con la literatura y muchos son estimaciones o especulaciones. Sin embargo, un panorama va apareciendo con claridad. Dentro de las redes, las vías metabólicas son carreteras por donde circulan materia y energía. Los nodos (muchos de ellos constituidos por enzimas) son los que direccionan y coordinan este tráfico. Pero además de materia y energía, estas redes transmiten y procesan información, es decir, son capaces de sensar y transmitir señales químicas o físicas determinadas y ajustar su funcionamiento de acuerdo con la información transmitida por estas señales. Es probable que las diferencias en el contenido y en la forma de administrar este tipo de información sean lo que explique las notables diferencias entre un ser humano y una planta.

reguladores anteriormente mencionados (véase ensayo 4-1, *Las redes metabólicas y las nuevas tecnologías*).

Regulación transcripcional de los niveles enzimáticos

Las concentraciones de moléculas de enzimas, al igual que la disponibilidad de cofactores, son limitantes de la velocidad con que opera una vía metabólica en la que participen. Más aún, muchas enzimas son degradadas rápidamente por otras enzimas que hidrolizan enlaces peptídicos (véase Apéndice 2). Para la célula, un medio altamente eficiente de regulación de estas enzimas que son degradadas con rapidez consiste en producirlas sólo cuando se necesitan. Como veremos en el capítulo 10, el primer paso en la producción de una proteína es la transcripción, proceso por el cual se forma RNA a partir de DNA. Regulando este proceso, las células pueden poner en marcha y detener la producción de determinada enzima, acelerando o desacelerando en consecuencia la vía metabólica en la que ésta participa.

Regulación postraduccional

En el capítulo 10 veremos que la traducción es el último paso en el proceso de síntesis de proteínas. Cualquier modificación que ocurra en la estructura de las proteínas ya sintetizadas se conoce como modificación postraduccional.

Algunas enzimas se producen en forma inactiva y sólo se activan en el momento exacto en que se necesitan, habitualmente por acción de otra enzima. La quimotripsina, una enzima digestiva, es controlada de esta manera. Es sintetizada por células del páncreas en forma de quimotripsinógeno inactivo, formado por una sola cadena polipeptídica muy larga. Cuando esta molécula se libera en el intestino delgado, donde realiza su trabajo digestivo, la enzima tripsina corta dipéptidos en dos puntos de la cadena. Los tres segmentos resultantes constituyen la molécula de quimotripsina activa (fig. 4-16). De esta manera, se impide que las moléculas de quimotripsina (y de otras enzimas digestivas) digieran las proteínas de las células en las cuales son sintetizadas.

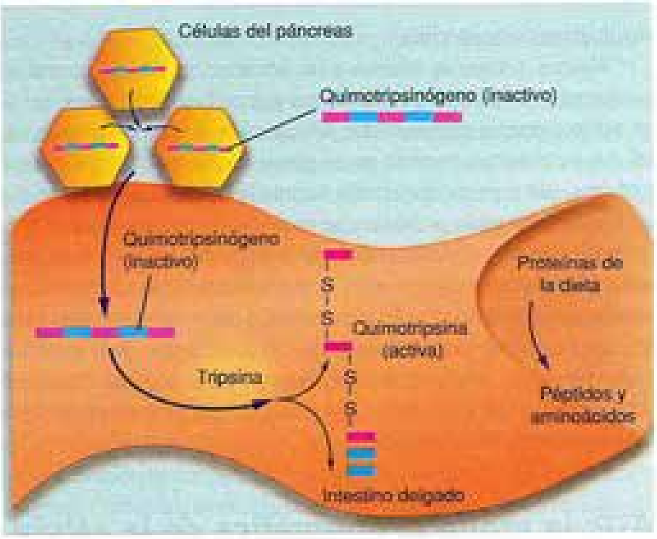


Fig. 4-16. REGULACIÓN POSTRADUCCIONAL DE LA ACTIVIDAD DE LA QUIMOTRIPSINA. *Algunas enzimas no se sintetizan como tales, sino como proteínas precursoras sin actividad enzimática que reciben el nombre de proenzimas o zimógenos. Las células del páncreas sintetizan la quimotripsina en una forma que no es activa, llamada quimotripsinógeno. El quimotripsinógeno se secreta al lumen del intestino delgado donde es activado por la enzima tripsina, que rompe la molécula liberando dos dipéptidos (en azul) y produciendo tres cadenas polipeptídicas (en rojo). Estas últimas se unen por puentes disulfuro y conforman la quimotripsina activa que degrada las proteínas provenientes de la dieta. Si esta enzima se sintetizara directamente en forma activa, destruiría las mismas células que la producen ya que tiene una alta capacidad de hidrolizar (romper) las proteínas. Si por alguna razón la quimotripsina se activara en el propio páncreas, la glándula sufriría un proceso de autodestrucción que originaría un cuadro de pancreatitis aguda que puede resultar mortal.*

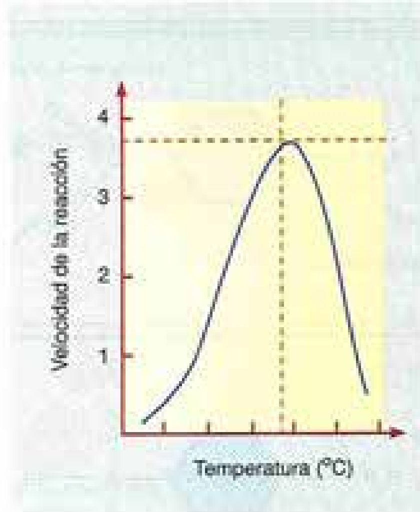


FIG. 4-17. EFECTO DE LA TEMPERATURA SOBRE LA VELOCIDAD DE UNA REACCIÓN. *El gráfico ilustra los cambios de velocidad expresados como porcentaje de la máxima velocidad obtenida para un sistema enzima-sustrato en el que la única variable considerada es la temperatura. En las reacciones enzimáticas que ocurren en los seres humanos (temperatura corporal 37 °C) y otros mamíferos, la velocidad máxima de reacción se alcanza a alrededor de los 40 °C. Por encima de esta temperatura, la velocidad disminuye y, aproximadamente a los 60 °C, la reacción se detiene por completo, a raíz de la desnaturalización de la enzima. Aunque la forma de la curva es similar para todas las reacciones enzimáticas, el intervalo de temperaturas en el cual una enzima es activa varía con el tipo de organismo y con la enzima particular.*

Figura interactiva

Además, las enzimas pueden activarse o inhibirse por modificaciones químicas covalentes en algunos de los residuos de aminoácidos que la componen. Un caso muy común de modificación postraduccional es la fosforilación mediada por cinasas (véase cap. 4, El ATP en acción), en el que la enzima fosforilada sufre un cambio de conformación con una variación concomitante de su actividad química.

Otros reguladores de la actividad enzimática

Efectos de la temperatura y del pH en la actividad enzimática

Los mecanismos de regulación descritos son en general modos de gobernar el metabolismo a través del control de la actividad de enzimas específicas que operan en momentos determinados de la vida de la célula. Sin embargo, existen otras variables –como el pH, o la temperatura– que tienen un efecto más general sobre todas las enzimas. Por otro lado, la concentración de ciertos tóxicos provenientes del ambiente pueden tener espectros de acción más reducidos e incluso algunas sustancias tóxicas tienen un único blanco de acción –una sola enzima– en el metabolismo celular.

Un incremento en la temperatura aumenta la velocidad de las reacciones químicas no catalizadas. La velocidad de la mayoría de las reacciones enzimáticas se duplica aproximadamente por cada 10 °C de aumento en la temperatura y luego cae muy rápido por encima de los 40 °C (fig. 4-17). El incremento en la velocidad de la reacción ocurre porque a temperaturas mayores, más moléculas de sustrato han adquirido suficiente energía para alcanzar la energía de activación. La disminución en la velocidad de la reacción ocurre cuando, por la alta temperatura, aumentan el movimiento y la vibración de la propia molécula de enzima, rompiendo fuerzas relativamente frágiles que mantienen su estructura terciaria o cuaternaria (entre estas fuerzas se encuentran los puentes de hidrógeno). Cuando una proteína pierde su estructura tridimensional característica, se dice que está *desnaturalizada*. La desnaturalización puede tornarse irreversible, en cuyo caso las cadenas polipeptídicas quedan permanentemente inactivadas.

Inhibidores competitivos

Algunos compuestos inhiben la actividad enzimática ocupando temporalmente el sitio activo de la enzima; esta forma de regulación se conoce como inhibición competitiva, dado que el compuesto regulador y el sustrato compiten para unirse al sitio activo. La inhibición competitiva es completamente reversible; el resultado de la competencia en cualquier momento en particular depende de cuántas moléculas de cada tipo estén presentes. Por ejemplo, en la serie de reacciones:

$$A \xrightarrow{E_1} B \xrightarrow{E_2} C \xrightarrow{E_3} D \xrightarrow{E_4} E \xrightarrow{E_5} F$$

el producto final F puede ser similar en estructura al producto D. F podría ocupar el sitio activo de la enzima E_4, evitando que D, el sustrato normal, se una a la enzima. Cuando F fuera consumido por la

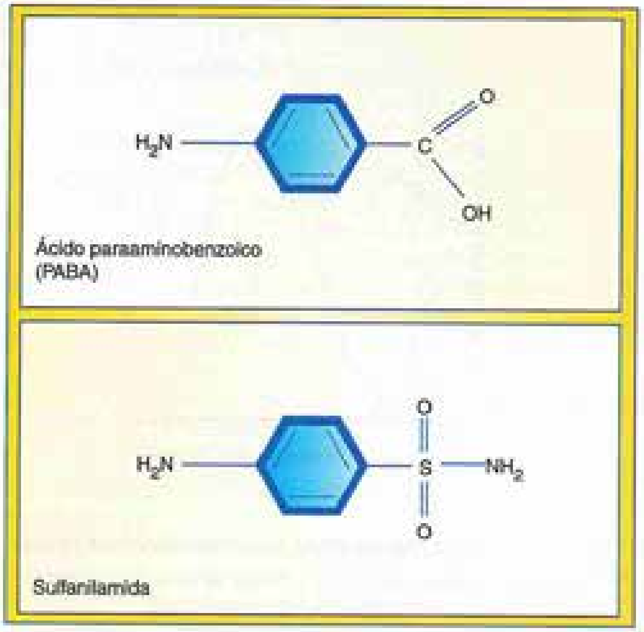


Fig. 4-18. SIMILITUD ENTRE EL PABA Y LA SULFANILAMIDA. *El ácido paraaminobenzoico (PABA) es uno de los compuestos de la vía metabólica al ácido fólico en células bacterianas. La sulfanilamida tiene una estructura similar. Puede combinarse con la enzima que convierte el PABA en ácido fólico y de esta forma bloquea la síntesis de ácido fólico, sin el cual la célula bacteriana no puede vivir.*

célula, el sitio activo de la enzima E_4 estaría disponible una vez más para D.

La inhibición competitiva es el mecanismo de acción de ciertas drogas usadas para tratar infecciones bacterianas en los animales. Por ejemplo, las bacterias producen la vitamina ácido fólico, que las células animales no sintetizan (los animales obtienen ácido fólico de sus alimentos). Uno de los compuestos en la vía metabólica que lleva a la formación de ácido fólico es el ácido paraaminobenzoico (PABA). La droga sulfanilamida tiene una estructura muy semejante a la del PABA (fig. 4-18). Las dos estructuras son tan similares que la enzima que debe convertir el PABA en ácido fólico se combina con la droga en lugar de hacerlo con el PABA. Sin ácido fólico, la bacteria muere y la célula animal que carece de esta enzima no sufre daño alguno.

Inhibidores no competitivos

En la inhibición no competitiva, el compuesto químico inhibitorio, que no necesariamente se parece al sustrato, se une a la enzima en un sitio de la molécula distinto del sitio activo. El plomo, por ejemplo, forma enlaces covalentes con los grupos sulfhidrilo (SH). Muchas enzimas contienen cisteína, que tiene un grupo sulfhidrilo. La unión del plomo a estas enzimas desorganiza su estructura terciaria y la inactiva, y se producen los síntomas que se asocian con el envenenamiento por plomo. Al igual que la inhibición competitiva, la inhibición no competitiva a menudo es reversible, pero esta reversión no se cumple por un incremento en las concentraciones de sustrato; en el caso del plomo, por ejemplo, la inhibición puede ser revertida por tratamiento con otros compuestos que contengan sulfhidrilo, que enlazan los átomos de plomo más fuertemente que la cisteína.

Inhibidores irreversibles

Algunas sustancias inhiben a las enzimas en forma irreversible, porque se unen permanentemente con grupos funcionales clave del sitio activo o porque desnaturalizan por completo a la proteína de modo tal que su estructura terciaria no se puede restablecer. Los gases neurotóxicos, que tuvieron uso amplio durante la Primera Guerra Mundial y en la actualidad están prohibidos, se encuentran entre los venenos más potentes que se conocen; inhiben de manera irreversible a la enzima acetilcolinesterasa involucrada en la degradación de la acetilcolina, un neurotransmisor que actúa en la transmisión del impulso nervioso (véase cap. 31, Los transmisores químicos). Esta inhibición de la acetilcolinesterasa da por resultado la parálisis y la muerte. Muchas drogas útiles, incluso el antibiótico penicilina, son también inhibidores irreversibles de la actividad enzimática.

ATP: la moneda energética de la célula

Como pudimos ver, en muchos puntos de la red metabólica se acoplan reacciones endergónicas y reacciones exergónicas. Estas últimas aportan la energía libre necesaria para que ocurran las primeras. Una gran proporción de esta energía proviene de una sola molécula: el **trifosfato de adenosina** o **ATP** (véase Apéndice 2).

Las células son capaces de almacenar energía en los enlaces de ciertas macromoléculas especiales como lo son el almidón en plantas y el glucógeno en bacterias y animales. En cierto sentido, estas reservas energéticas funcionan como el dinero depositado en un banco. Las células pueden disponer de estos recursos en cualquier momento, pero el acceso no es inmediato. Es necesario que primero ciertas vías metabólicas sean activadas de modo que estas macromoléculas sean degradadas a compuestos de bajo peso molecular. Éstos serán distribuidos luego por otras vías metabólicas para transformarse finalmente en recursos energéticos y materiales. Por su parte, el ATP es como el cambio de bolsillo: es la moneda energética de la célula que puede gastarse de inmediato. Continuando con la metáfora, siempre que haya dinero en el banco, habrá mucho cambio disponible para la economía celular.

El ATP está constituido por la base nitrogenada adenina, el azúcar de cinco carbonos ribosa y tres grupos fosfato. Estos tres grupos fosfato están unidos en forma covalente entre sí y constituyen enlaces de alta energía debido, en parte, a la distribución de las cargas eléctricas negativas. Esto constituye una característica importante en la función del ATP. Estos enlaces covalentes de fósforo pueden romperse con facilidad y liberar una cantidad de energía adecuada que pone en marcha muchas reacciones importantes de la célula. Cuando un grupo fosfato se separa por hidrólisis, la molécula de ATP se convierte en ADP –difosfato de adenosina– y fosfato inorgánico (fig. 4-19).

El ATP en acción

En las células, el ATP a veces se hidroliza directamente a **ADP (difosfato de adenosina)** y fosfato, y libera energía para distintas actividades. Por ejemplo, la hidrólisis de ATP constituye un medio para producir calor en animales como las aves y los mamíferos, que en general mantienen una temperatura corporal alta y constante. Las enzimas que catalizan la hidrólisis de ATP se conocen como ATPasas y comprenden una gran familia de proteínas relacionadas involucradas en funciones celulares tan diversas como el movimiento de los cilios y los flage-

los (véase cap. 2, Células en movimiento: cilios y flagelos), el desplazamiento de los microtúbulos del huso mitótico (véase cap. 7, fig. 7-7) y el transporte de moléculas e iones a través de membranas celulares en contra de un gradiente electroquímico. En todos estos procesos, las ATPasas permiten acoplar energéticamente la hidrólisis del ATP para impulsar procesos endergónicos. Un caso particular lo conforma la F_1-F_0 ATP sintetasa, responsable del acoplamiento quimiosmótico. En este proceso se sintetiza ATP a partir de ADP (véase cap. 5, fig. 5-13).

Habitualmente, sin embargo, el grupo fosfato terminal del ATP no sólo se elimina, sino que se transfiere a otra molécula. Esta adición de un grupo fosfato se conoce como **fosforilación** y la lleva a cabo una familia de enzimas llamadas **cinasas**. Las cinasas cumplen un papel importante en la regulación de muchas actividades de la célula, como el crecimiento, la diferenciación, la morfogénesis y el movimiento celular, la expresión de los genes y la acción de ciertas hormonas, entre tantas otras. Como indicamos, las cinasas pueden activar determinadas enzimas por la unión covalente del grupo fosfato y así regular su actividad en ciertos procesos metabólicos. Existe otro grupo de enzimas, denominadas **fosfatasas**, que se encargan de eliminar los grupos fosfato de las moléculas que, por lo general, fueron incorporados por cinasas. La interacción entre cinasas y fosfatasas regula un gran cantidad de vías metabólicas. Volveremos sobre estas enzimas en varias oportunidades a lo largo de este texto.

Las reacciones de fosforilación transfieren parte de la energía del grupo fosfato de la molécula de ATP al compuesto que será fosforilado que, así provisto de energía, participa en una reacción posterior. El compuesto fosforilado puede ser una enzima o incluso un sustrato. En el primer caso, la fosforilación activa la enzima y esto facilita la reacción. En el segundo caso, ocurre una transferencia directa de energía química de metabolito a metabolito. Por ejemplo, en la reacción:

$$W + X \rightarrow Y + Z$$

si la suma de la energía libre de W y de la energía libre de X fuera menor que la suma de la de Y y Z, la reacción no ocurriría en un grado significativo (reacción endergónica). Los químicos podrían impulsar esta reacción suministrando energía externa, probablemente en forma de calor. En cambio, la célula puede llevar a cabo el proceso en dos etapas. Primero:

$$W + ATP \rightarrow W - P + ADP$$

aquí la energía libre de los productos es menor que la de las sustancias reactivas, de modo que esta reacción ocurrirá. Sin embargo, gran parte de la energía de la que se dispuso cuando el grupo fosfato fue eliminado del ATP se conserva en el nuevo compuesto W-fosfato o W-P. El siguiente paso en el proceso es:

$$W - P + X \rightarrow Y + Z + P$$

Con la liberación del fosfato de W, esta segunda reacción también se transforma en exergónica y, por lo tanto, puede ocurrir.

Tomemos ahora la formación de la sacarosa en la caña de azúcar.

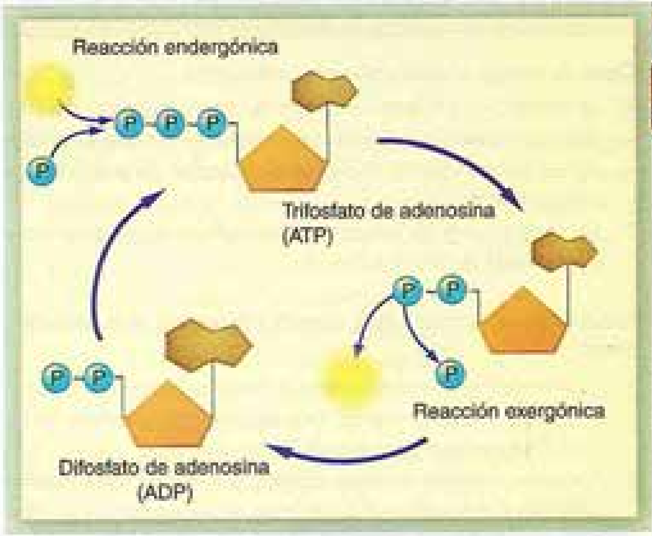


Figura animada

Fig. 4-19. ATP Y ADP. *Se presume que la interconversión entre ATP y ADP es una de las reacciones mayoritarias en los organismos vivos. Se ha estimado que un ser humano utiliza 40 kg de ATP por día. Esto implicaría que cada molécula de ADP es fosforilada a ATP y posteriormente desfosforilada unos 1.000 veces por día.*

$$Glucosa + Fructosa \rightarrow Sacarosa + H_2O$$

En esta reacción, la energía libre de los productos es 5,5 kcal/mol mayor que la energía libre de los reactivos (o sea, $\Delta G = + 5,5$ kcal/mol). Sin embargo, la planta de caña de azúcar lleva a cabo su síntesis por medio de una serie de reacciones acopladas a la degradación del ATP y a la fosforilación concomitante de las moléculas de glucosa y de fructosa. La reacción global es:

$$Glucosa + Fructosa + 2\ ATP \rightarrow Sacarosa + 2\ ADP + 2\ P$$

Dado que la energía libre de 2 ADP es aproximadamente 14 kcal/mol menor que la energía libre de 2 ATP, la diferencia global en los productos y reactivos da por resultado 8,5 kcal/mol (o sea, $\Delta G = -8,5$ kcal/mol). El acoplamiento de las reacciones le permite a la caña de azúcar formar sacarosa.

¿De dónde proviene el ATP? Como veremos en el próximo capítulo, la energía liberada en las reacciones catabólicas de la célula, como la degradación de la glucosa, se utiliza para "recargar" la molécula de ADP a ATP. Así, el sistema ATP/ADP actúa como un sistema universal de intercambio de energía, a modo de vaivén entre las reacciones que liberan energía y las que la requieren.

Uno se maravilla de que existan estructuras extrañas y hermosas como las flores de las orquídeas, las conchas de los nautilos o el pulgar e índice oponibles de la mano de los seres humanos. Sin embargo, el ATP, el NAD y, en verdad, el sitio que ocupa cada aminoácido en la cadena polipeptídica de una enzima son también notables adaptaciones.

En síntesis

Clases de energía y transformaciones energéticas

1. La energía se manifiesta de diferentes formas (eléctrica, radiante, química, nuclear) que pueden ser interconvertidas casi sin restricciones. La termodinámica estudia la conversión de una forma de energía en otra.
2. En los seres vivos, las conversiones energéticas están gobernadas por las leyes de la termodinámica.

Principio de conservación de la energía: primera ley de la termodinámica

3. La primera ley de la termodinámica dice que "La energía del Universo permanece constante". Esto significa que la energía no se crea ni se destruye, pero puede ser transformada.
4. Los seres vivos son sistemas abiertos que intercambian materia y energía con el ambiente. Cuando en un ser vivo ocurre un proceso determinado, la energía que se pierde o se disipa es igual a la que gana el ambiente.
5. La vida es un proceso de combustión. Los organismos oxidan carbohidratos y convierten la energía almacenada en los enlaces químicos en otras formas de energía, según la siguiente reacción global, que expresa la oxidación de la glucosa: $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O$ + Energía.
6. La energía total liberada durante la oxidación de la glucosa está compuesta por una fracción "útil" y una fracción que se disipa en forma de calor.

Dirección de los procesos naturales: segunda ley de la termodinámica

7. Los procesos naturales espontáneos tienden a disipar los gradientes hasta alcanzar un estado de equilibrio. En este sentido, los desequilibrios y las heterogeneidades pueden considerarse almacenes de energía "útil" que permiten que los procesos ocurran. La cantidad de energía "útil" será igual a la energía total puesta en juego durante el proceso, menos cierta cantidad de energía que, inevitablemente, se disipará.
8. La energía disipada puede expresarse como el producto entre la temperatura y un factor llamado entropía (H). La segunda ley de la termodinámica dice que "La entropía del Universo tiende a un máximo". Esto significa que los procesos naturales espontáneos ocurren siempre en una misma dirección: la que conduce a un aumento de la entropía.
9. En un sistema aislado, la energía "útil" es usada para convertir las heterogeneidades en homogeneidades. Cuando esta energía se agota, el sistema alcanza el equilibrio, la entropía es máxima y ya no puede ocurrir ningún otro proceso. En estos sistemas, la entropía permite predecir la dirección de los procesos espontáneos.

¿Qué es la vida?: los sistemas biológicos y la segunda ley de la termodinámica

10. Los seres vivos son estructuras complejas, en extremo ordenadas, claramente diferenciadas de su entorno, dotadas de información y alejadas por completo del estado de equilibrio. Para mantener su organización, requieren un suministro constante de energía.
11. En los seres vivos conviven dos procesos esenciales: la generación de orden a partir de orden (producen réplicas de sí mismos) y la generación de orden a partir de desorden (se mantienen alejados del equilibrio).
12. Los sistemas biológicos deben considerarse juntamente con su entorno. Los organismos ganan orden interno a expensas de generar desorden en su ambiente. De esta manera, la entropía del conjunto siempre aumenta. El sistema se mantiene estacionario porque existen procesos balanceados.

Reacciones químicas en los seres vivos

13. Las reacciones químicas de oxidorreducción son aquellas que implican el movimiento de electrones de un átomo (o molécula) a otro. El átomo (o la molécula) que cede un electrón se oxida; el que lo recibe, se reduce.
14. La entalpía (S) es la cantidad de energía puesta en juego durante una reacción química en condiciones de presión constante. Esta energía es igual al calor cedido o ganado al ocurrir la reacción. La entalpía global de una reacción es siempre igual a la diferencia de entalpía entre los productos y los sustratos. Si al producirse la reacción se libera energía, la entalpía de los productos disminuye. Este tipo de reacción se denomina exotérmica. Si absorbe energía, se denomina endotérmica.
15. La función termodinámica más utilizada en bioquímica es la energía libre de Gibbs (G), cuya variación en una reacción química se expresa como $\Delta G = \Delta H - T\Delta S$. La dirección natural de toda reacción es aquella en la que disminuye su energía libre; por lo tanto, cuando el valor de su ΔG es negativo, se puede predecir que la reacción ocurrirá en forma espontánea. Este hecho explica por qué aun las reacciones endotérmicas pueden ser espontáneas.

Los participantes celulares en la transformación energética

16. Las enzimas son proteínas globulares formadas por una o más cadenas polipeptídicas. Aceleran la velocidad de las reacciones químicas, participando en su mecanismo pero sin sufrir un cambio químico permanente. También influyen sobre el rendimiento, ya que aseguran que todo el reactivo se transforme en producto y que no aparezcan productos secundarios.
17. Todas las enzimas presentan un sitio activo en el que se acomodan los sustratos. Las enzimas que catalizan los procesos metabólicos básicos son altamente específicas. Esta especificidad se basa en el reconocimiento de formas entre las superficies del sitio activo y las del sustrato.
18. La energía de activación es la diferencia entre la energía libre de los reactivos y sus estados intermedios. Para que una reacción química ocurra, los reactivos deben alcanzar la energía de activación. Así, la velocidad de una reacción química es proporcional a la cantidad de átomos o moléculas que estén alcanzando la energía de activación en un tiempo dado. Por esta razón, las velocidades de reacción dependen de la temperatura y de la concentración de los reactivos.

En síntesis *(Cont.)*

19. Las enzimas forman asociaciones temporales con las moléculas reactivas, y así disminuye la energía de activación. Estas asociaciones acercan y debilitan los enlaces químicos existentes, lo cual facilita la formación de otros nuevos.
20. Muchas enzimas sólo funcionan en presencia de cofactores o coenzimas. Los cofactores son iones o moléculas orgánicas no proteicas y de bajo peso molecular. Las coenzimas suelen recibir y transferir electrones.

Metabolismo: red de redes

21. El metabolismo es la suma de las reacciones químicas que ocurren en los seres vivos. Las células son el "recipiente" donde se llevan a cabo estas reacciones y las enzimas son sus piezas más importantes.
22. El anabolismo abarca las reacciones de biosíntesis de las partes estructurales y funcionales de las células; el catabolismo, las de degradación, que proveen la energía y los materiales necesarios para la biosíntesis.
23. Las vías metabólicas son los pasos ordenados en que se agrupan las reacciones metabólicas. Algunas vías metabólicas, como la glucólisis y la respiración, ocurren en casi todos los seres vivos.
24. La ciencia concibe el metabolismo como una red de redes. En los nodos están las enzimas y las proteínas relacionadas, las conexiones son establecidas por los metabolitos o productos intermediarios.

Regulación de la actividad enzimática

25. Las enzimas alostéricas pueden activarse o desactivarse temporalmente. Esto ocurre cuando una segunda molécula (efector) se une a un sitio de la enzima distinto del sitio activo. Al producirse la unión, la conformación de la enzima cambia y su sitio activo se modifica.
26. En otros casos, la regulación consiste en sintetizar las enzimas sólo cuando son necesarias.
27. La regulación postraduccional abarca cualquier modificación producida en la estructura de las enzimas una vez que han sido sintetizadas. Algunas enzimas son polipéptidos inactivos que se activan cuando otra enzima los corta. Otra forma de activar o inactivar una enzima es mediante la unión covalente de grupos fosfato a los residuos de aminoácidos.
28. La temperatura regula en forma más general la actividad enzimática. En la mayoría de los casos, la velocidad de una reacción se duplica por cada 10 °C que aumenta la temperatura y decae rápidamente por encima de los 40 °C.
29. Los inhibidores enzimáticos pueden unirse al sitio activo de una enzima (inhibición competitiva) o a un sitio diferente del activo (inhibición no competitiva). Si el inhibidor desnaturaliza a la enzima o se une en forma permanente al sitio activo, la inhibición es irreversible.

ATP: la moneda energética de la célula

30. El trifosfato de adenosina (ATP) está formado por la base nitrogenada adenina, el azúcar de cinco carbonos ribosa y tres grupos fosfato. Los enlaces covalentes entre los tres grupos fosfato son de alta energía. La energía que se libera cuando estos enlaces son hidrolizados es suficiente para poner en marcha muchas reacciones celulares.
21. La fosforilación es la transferencia del grupo fosfato terminal del ATP a otra molécula. La desfosforilación es la eliminación de los grupos fosfato. Ambas reacciones son catalizadas por enzimas y cumplen un papel importante en la regulación de muchas actividades de la célula.

Cuestionario

1. En su novela *La nave estelar* (1958), Brian Aldiss imaginó una gigantesca nave espacial que realiza un viaje milenario a través de la galaxia. Sus tripulantes han olvidado el propósito del viaje y la comunidad adoptó características aldeanas primitivas. ¿Qué condiciones se deberían cumplir para que una nave como ésta constituya un sistema aislado?
2. En su libro *¿Qué es la vida?* (1944), Erwin Schrödinger escribió que "la vida se alimenta de entropía negativa".
   a. ¿A qué se refería con esta metáfora?
   b. ¿Contradice la segunda ley de la termodinámica?
3. El estudio de sustancias organofosforadas estuvo en auge durante la Segunda Guerra Mundial, cuando el gobierno alemán estaba interesado en el desarrollo de armas químicas. En la actualidad, muchos organofosforados se usan como insecticidas, y otros están prohibidos debido a su alta toxicidad en los mamíferos. Estas sustancias se unen en forma covalente a la acetilcolinesterasa, enzima indispensable para el funcionamiento normal de las neuronas. El lugar de la enzima al cual se unen es exactamente el mismo al que se une su sustrato natural, la acetilcolina. En algunos casos, la unión enzima-organofosforado es tan fuerte que la enzima no se recupera. ¿A qué tipo de inhibición corresponden estos últimos casos?
4. Mencione al menos cuatro tipos de conversiones energéticas que estén ocurriendo en su cuerpo mientras lee esta pregunta.
5. La sulfanilamida es un inhibidor competitivo reversible de una enzima bacteriana que forma parte de la vía de síntesis del ácido fólico (la ausencia de este ácido es letal para las bacterias). ¿Qué podría suceder si esta sustancia se toma con menos frecuencia o en una dosis menor que las prescriptas?

Capítulo 5



Glucólisis y respiración celular

No trato de comprender el Universo: trato de solucionar cosas pequeñas.
LUIS FEDERICO LELOIR

La glucólisis es una de las vías centrales en el metabolismo de la mayoría de los organismos vivos. Es probable que también haya sido una de las vías centrales del metabolismo de las primeras células que poblaron la Tierra.

Su descubrimiento y elucidación se constituyeron en el paso inicial que impulsó el desarrollo de la bioquímica y el establecimiento de las vías metabólicas más importantes.

Como se vio en el capítulo anterior, el ATP es el principal transportador de energía en los sistemas vivos. Participa en una gran variedad de procesos celulares, desde la biosíntesis química hasta el movimiento de un cilio, el transporte activo de una molécula a través de la membrana celular o la contracción de un músculo (fig. 5-1). Interviene en la propagación del impulso eléctrico a lo largo de un nervio y, en algunos organismos, permite la aplicación de descargas eléctricas para inmovilizar una presa. En este capítulo veremos con cierto detalle cómo una célula degrada los carbohidratos, proceso en el que se libera la energía contenida en sus enlaces químicos y cómo una parte de esa energía se almacena en los enlaces fosfato terminales del ATP. La oxidación de la glucosa (o de otros carbohidratos) es complicada en los detalles, pero es simple en su fórmula general.

Panorama general de la oxidación de la glucosa

La oxidación consiste en la pérdida de electrones por parte de un átomo o molécula y la reducción, en la ganancia de electrones. Dado que en las reacciones de oxidorreducción espontáneas los electrones van de niveles de energía mayores a niveles de energía menores, cuando una molécula se oxida, habitualmente libera energía. En la oxidación de la glucosa, los enlaces carbono–carbono (C–C), carbono–hidrógeno (C–H) y oxígeno–oxígeno (O–O) cambian por enlaces carbono–oxígeno (C–O) e hidrógeno–oxígeno (H–O) a medida que las moléculas de oxígeno atraen e incorporan electrones.

La ecuación resumida de este proceso es:

$$C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2 \longrightarrow 6\,CO_2 + 6H_2O + \text{energía (686 kcal/mol)}$$

Alrededor del 40% de la energía libre desprendida por la oxidación de la glucosa se conserva en la conversión de ADP en ATP (recuadro 5-1, *Moléculas clave*).

Recuadro 5-1

Móleculas clave

En 1905, los investigadores Arthur Arden y William Young descubrieron que la adición de fosfato inorgánico en extractos de levaduras era una condición necesaria para que se produjeran los procesos fermentativos. Hallaron que el fosfato se incorpora a las moléculas de azúcar. Encontraron también que la fermentación utilizaba pequeñas moléculas termoestables, además de los conocidos fermentos termolábiles (enzimas) de gran peso molecular. Hoy sabemos que una de esas pequeñas moléculas clave es el ATP.

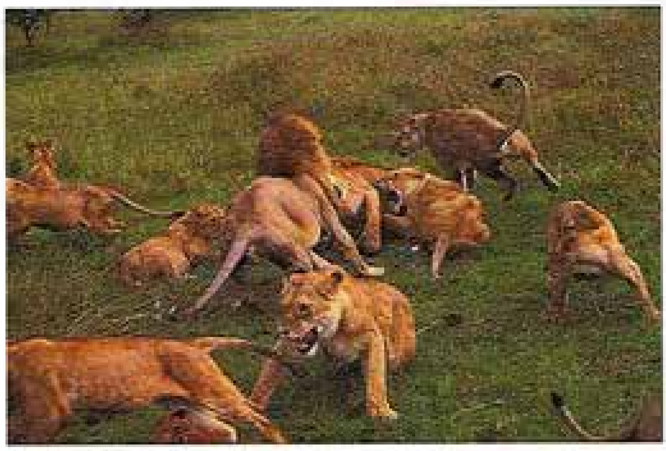


***Fig. 5-1.* EL PRINCIPAL TRANSPORTADOR DE ENERGÍA, EL ATP.** *En la actividad de estos leones intervienen numerosos procesos fisiológicos. Estos procesos complejos están condicionados por las características del metabolismo de cada una de las células. Cuando una célula degrada carbohidratos, proceso en el que se libera la energía contenida en sus enlaces químicos, una parte de esa energía se almacena en el ATP. Esa energía será utilizada en otros procesos, como la contracción de los músculos de estos animales.*

En los sistemas vivos aeróbicos, la oxidación de la glucosa se desarrolla en dos etapas principales. La primera se conoce como **glucólisis**. La segunda es la **respiración** que, a su vez, consiste en dos etapas: el **ciclo de Krebs** y el **transporte de electrones**. La glucólisis se desarrolla en el citoplasma de la célula y, en los eucariontes, las dos etapas de la respiración ocurren dentro de la mitocondria.

En la glucólisis y en el ciclo de Krebs, los átomos de hidrógeno se separan de la cadena carbonada de la molécula de glucosa y son cedidos a coenzimas que también son transportadoras de electrones. Una de ellas es el *dinucleótido de nicotinamida y adenina*, abreviadamente *NAD*$^+$ (como indica su nombre, la molécula lleva dos nucleótidos con una base nitrogenada, un azúcar de cinco carbonos y un grupo fosfato). El NAD$^+$ puede captar un protón y dos electrones y queda reducido a *NADH* (fig. 5-2a). Otra coenzima es el *dinucleótido de flavina y adenina*, abreviadamente *FAD* (fig. 5-2b). El FAD puede aceptar dos átomos de hidrógeno (es decir, dos protones y dos electrones) y, así, reducirse a *FADH*$_2$. En la glucólisis y en el ciclo de Krebs, el NAD$^+$ y el FAD captan electrones y protones de moléculas con mayor potencial de reducción y, por lo tanto, se reducen. Posteriormente entregan esos electrones a moléculas de menor potencial de reducción.

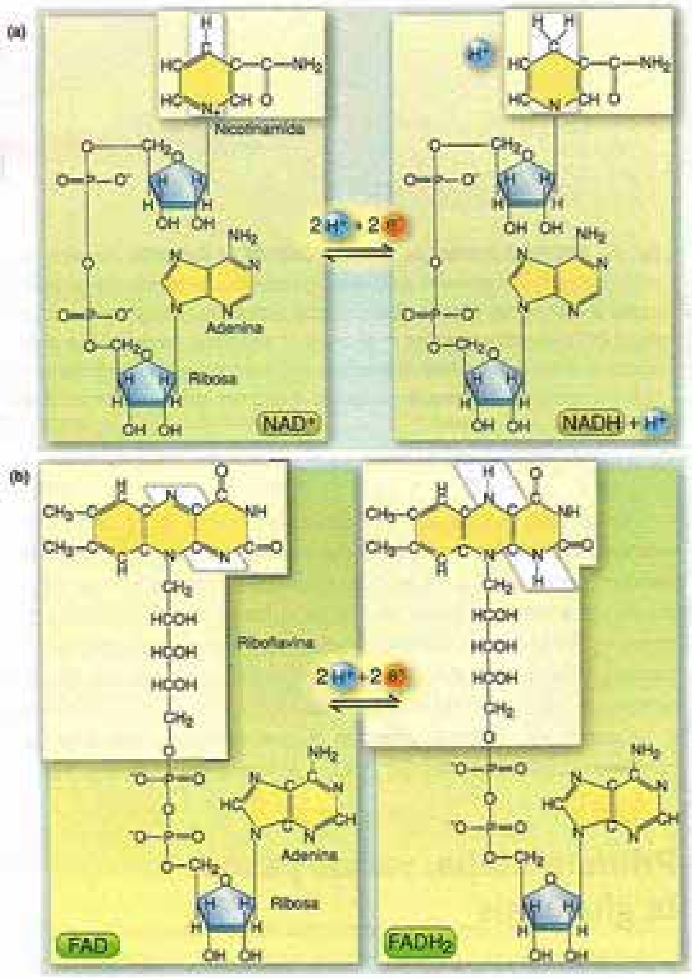
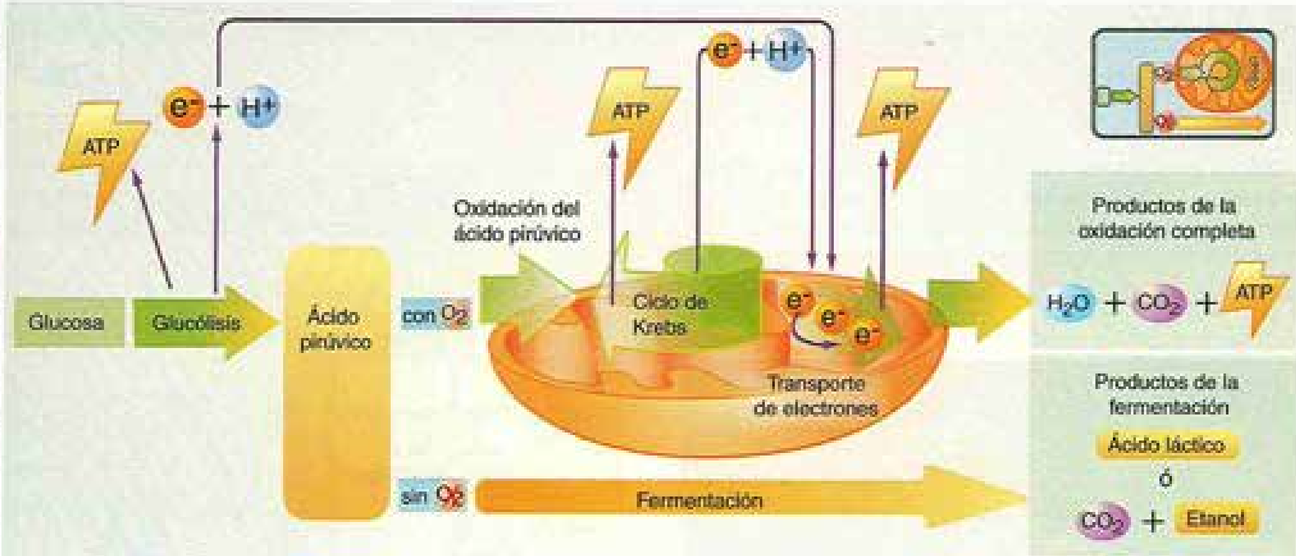


Fig. 5-2.* NAD Y FAD.** ***(a) *El dinucleótido de nicotinamida y adenina (NAD) en su forma oxidada, NAD*$^+$*, y en su forma reducida, NADH. Como se indica, la reducción de NAD a NADH requiere dos electrones y un ion hidrógeno. Sin embargo, los dos electrones en general viajan como componentes de dos átomos de hidrógeno; así, hay un ion hidrógeno sobrante cuando el NAD se reduce. Estos iones hidrógeno están implicados en la generación de la fuerza protón-motriz.* ***(b)*** *El dinucleótido de flavina y adenina (FAD) en su forma oxidada (FAD) y en su forma reducida (FADH*$_2$*). Un componente del FAD, la riboflavina (también conocida como vitamina B*$_2$*), es sintetizado por las plantas y muchos microorganismos. En su forma oxidada, es un pigmento de color amarillo brillante. Un transportador de electrones relacionado, el mononucleótido de flavina (FMN), está formado por la riboflavina y el primero de los grupos fosfato. En las células, tanto el FAD como el FMN se encuentran unidos a proteínas específicas formando macromoléculas conocidas como flavoproteínas.*



Galería de imágenes

Fig. 5-3. ESQUEMA GLOBAL DE LA OXIDACIÓN DE LA GLUCOSA. *Durante la glucólisis, la glucosa se transforma en ácido pirúvico. Se produce una pequeña cantidad de ATP a partir de ADP y fosfato y son transferidos algunos electrones (e^-) y sus protones acompañantes (H^+) a las enzimas aceptoras de electrones. En presencia de oxígeno, el ácido pirúvico entra en el ciclo de Krebs, donde se sintetiza más ATP y se transfieren más electrones y protones a las coenzimas. Estas coenzimas aceptoras de electrones transfieren su carga a la cadena transportadora de electrones a lo largo de la cual, paso a paso, los electrones caen a niveles inferiores de energía. A medida que esto ocurre, se fabrica más ATP. Al final de la cadena transportadora, los electrones se reúnen con los protones, se combinan con el oxígeno y se forma agua. En ausencia de oxígeno, el ácido pirúvico puede convertirse en ácido láctico o en etanol. Este proceso, llamado fermentación, no produce ATP pero regenera las moléculas de coenzima aceptoras de electrones, necesarias para que la glucólisis continúe.*

En la etapa final de la respiración, el NADH y el $FADH_2$ ceden sus electrones a la **cadena respiratoria**. Estos electrones "descienden la pendiente energética" a través de una serie de moléculas transportadoras de electrones que se encuentran en la membrana mitocondrial interna. A medida que los electrones descienden a niveles energéticos inferiores, se libera energía libre, parte de la cual termina acoplada a la síntesis de ATP a partir de ADP y fosfato.

Cuando los electrones alcanzan el nivel energético más bajo, se combinan con los protones (H^+) y O_2 y se forma agua (fig. 5-3).

Primera etapa, varios pasos: la glucólisis

La serie de reacciones que constituyen la glucólisis se lleva a cabo virtualmente en todas las células vivas, desde las células procariontes hasta las células eucariontes.

La glucólisis ejemplifica de qué manera los procesos bioquímicos de una célula viva se desarrollan en pequeños pasos secuenciales. Este proceso ocurre en una serie de nueve reacciones, cada una catalizada por una enzima específica (fig. 5-4).

Durante este proceso, la molécula de glucosa (de seis átomos de carbono) se divide en dos moléculas de un compuesto tricarbonado, llamado *ácido pirúvico* (o piruvato).

Los primeros pasos en la glucólisis requieren energía: en los pasos 1 y 3 se generan enlaces de alta energía por transferencia de un grupo fosfato desde una molécula de ATP a una molécula de azúcar.

A partir del paso 4, las reacciones liberan energía; en el paso 5 se reducen dos moléculas de NAD^+ a NADH y H^+ almacenándose parte de la energía producida por la oxidación del gliceraldehído 3-fosfato; en los pasos 6 y 9, las moléculas de ADP toman energía del sistema, fosforilándose a ATP.

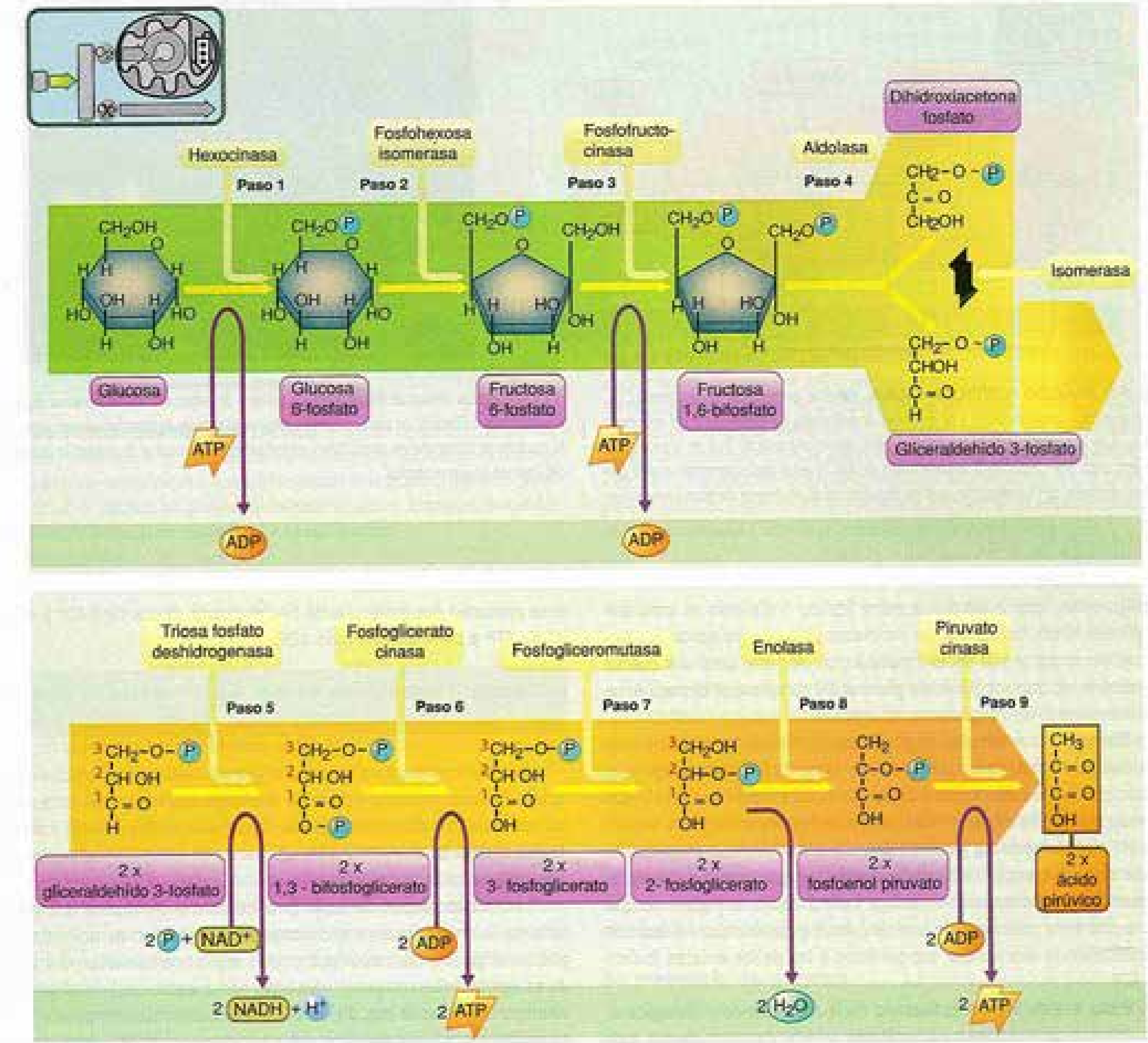
Paso a paso

Paso 1. El grupo fosfato terminal se transfiere de una molécula de ATP al carbono en la posición 6 de la molécula de glucosa formándose glucosa 6-fosfato. Parte de la energía libre originalmente almacenada en el ATP se conserva en el enlace químico de alta energía que une al fosfato con la molécula de glucosa, que entonces se activa. Esta reacción es catalizada por la enzima hexocinasa.

Paso 2. La glucosa 6-fosfato se reorganiza por la acción de la enzima fosfohexosaisomerasa. El anillo hexagonal característico de la glucosa se transforma en el anillo pentagonal de la fructosa (fructosa 6-fosfato). Como se sabe, la glucosa y la fructosa tienen el mismo número de átomos ($C_6H_{12}O_6$) y sólo difieren en la disposición de esos átomos. Esta reacción puede ocurrir, casi con igual probabilidad, en cualquier dirección; sin embargo, es impulsada hacia adelante por la acumulación de glucosa 6-fosfato y la eliminación de fructosa 6-fosfato, a medida que ésta ingresa en el paso 3.

Paso 3. En este paso, que es semejante al primero, la fructosa 6-fosfato gana un segundo fosfato que proviene de otro ATP. El fosfato añadido se une al primer carbono, produciendo fructosa 1,6-difosfato, o sea, fructosa con fosfatos en las posiciones 1 y 6. Nótese que en el curso de las reacciones que se han visto hasta aquí, dos moléculas de ATP se han convertido en ADP. La energía se ha utilizado en generar un compuesto que será rápidamente degradado en las etapas posteriores.

La enzima que cataliza este paso, la fosfofructocinasa, es una enzima alostérica, y el ATP es un efector alostérico que inhibe su actividad. La interacción alostérica entre ellos es el principal mecanismo re-



Galería de imágenes

Fig. 5-4. LOS PASOS DE LA GLUCÓLISIS. 1. *El grupo fosfato terminal se transfiere desde el ATP al carbono en la posición 6 de la glucosa y se forma glucosa 6-fosfato.* ***2.*** *La molécula se reorganiza. La glucosa se transforma en fructosa.* ***3.*** *La fructosa 6-fosfato gana un segundo fosfato que proviene de otro ATP y se produce fructosa 1,6 bifosfato.* ***4.*** *El azúcar de seis carbonos se escinde en dos moléculas de tres carbonos: la dihidroxiacetona fosfato y el gliceraldehído fosfato.* ***5.*** *Las moléculas de gliceraldehído fosfato se oxidan, o sea, pierden los átomos de hidrógeno con sus electrones, y el NAD^+ se reduce a NADH y H^+. Un ion fosfato se une a la posición 1 del gliceraldehído fosfato.* ***6.*** *El fosfato se libera de la molécula de bifosfoglicerato, reacciona con una molécula de ADP y se forma ATP.* ***7.*** *El grupo fosfato remanente se transfiere de la posición 3 a la posición 2.* ***8.*** *Se elimina una molécula de agua del compuesto de tres carbonos.* ***9.*** *El fosfato se transfiere a una molécula de ADP y se forma otra molécula de ATP.*

gulador de la glucólisis. Si la concentración de ATP en la célula es alta, o sea, si está presente en cantidades más que adecuadas para satisfacer los distintos requerimientos de la célula, el ATP inhibirá la actividad de la fosfofructocinasa. La glucólisis y, de esta forma, la producción de ATP cesan y la glucosa se conserva; no se degrada. A medida que la célula consume su reserva de ATP y la concentración cae, cesa la inhibición de la enzima y continúa la degradación de la glucosa. Éste es uno de los principales puntos de control en la producción de ATP.

Paso 4. La molécula de fructosa 1,6 difosfato de seis carbonos es escindida por la enzima aldolasa en dos moléculas de tres carbonos: la dihidroxiacetona fosfato y el gliceraldehído 3-fosfato. Las dos moléculas son interconvertibles por una enzima con actividad isomerasa. Sin embargo, dado que el gliceraldehído fosfato se consume en las reacciones

(a) (b)

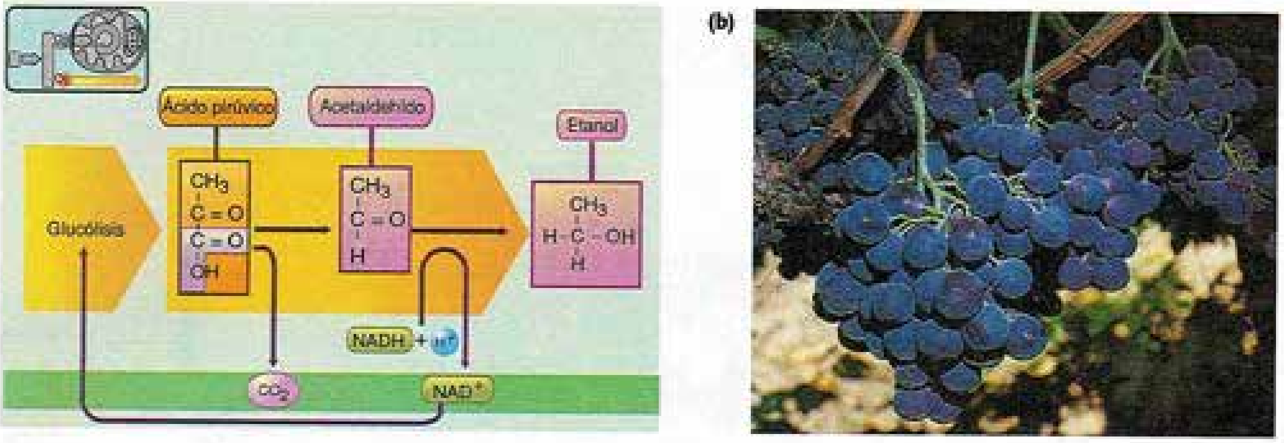


Fig. 5-5. DE ÁCIDO PIRÚVICO A ETANOL. (a) *En el primer paso se desprende CO_2. En el segundo, se oxida NADH y se reduce el acetaldehído. La mayor parte de la energía química de la glucosa permanece en el alcohol, que es el producto final de la secuencia. Sin embargo, por medio de la regeneración del NAD+, estos pasos permiten que la glucólisis continúe, con su pequeño pero en algunos casos vitalmente necesario rendimiento de ATP.* ***(b)*** *Las células de levadura de los hollejos de estas uvas les confieren su aspecto polvoriento. Cuando las uvas son trituradas, las levaduras se mezclan con su jugo. Si la muestra se almacena en condiciones anaeróbicas, las levaduras degradan la glucosa del jugo de la uva a alcohol.*

subsiguientes, toda la dihidroxiacetona fosfato finalmente se convierte en gliceraldehído fosfato. Así, *los productos de todos los pasos siguientes deben contarse dos veces (multiplicarse por dos) para dar cuenta del destino de una molécula de glucosa.* Al completarse el paso 4, se han completado las reacciones preparatorias.

Paso 5. Las moléculas de gliceraldehído fosfato se oxidan a 1,3-bifosfoglicerato por acción de la enzima triosa fosfato deshidrogenasa. O sea, pierden los átomos de hidrógeno con sus electrones, y el NAD^+ se reduce a NADH y H^+ (un total de dos moléculas de NADH y dos iones H^+ por molécula de glucosa). Éste es el primer paso en el cual la célula obtiene energía. Parte de la energía de esta reacción de oxidación se almacena formando un enlace fosfato de alta energía en lo que ahora está en la posición 1 de la molécula de gliceraldehído fosfato. Las propiedades de este enlace son similares a las de los enlaces fosfato del ATP.

Paso 6. Este fosfato es liberado de la molécula de bifosfoglicerato y utilizado para recargar una molécula de ADP (un total de dos moléculas de ATP por molécula de glucosa). Esta reacción, catalizada por la enzima fosfoglicerato cinasa es altamente exergónica, tiene un alto valor negativo de ΔG, y de este modo impulsa todas las reacciones precedentes hacia adelante.

Paso 7. La enzima fosfogliceromutasa transfiere el grupo fosfato remanente desde la posición 3 a la posición 2.

Paso 8. En este paso, la enzima enolasa elimina una molécula de agua del compuesto de tres carbonos. Este reordenamiento interno de la molécula cambia la distribución energética en la molécula, concentrando la energía en el enlace del grupo fosfato.

Paso 9. Este grupo fosfato de alta energía es transferido por la enzima piruvato cinasa a una molécula de ADP, formándose otra molécula de ATP (nuevamente un total de dos moléculas de ATP por molécula de glucosa). Ésta es también una reacción altamente exergónica e impulsa hacia adelante la vía.

En resumen: para iniciar la secuencia glucolítica es necesaria la energía de los enlaces fosfato de dos moléculas de ATP. Posteriormente se producen dos moléculas de NADH a partir de dos de NAD^+ y cuatro de ATP a partir de cuatro de ADP:

$$\text{Glucosa} + 2\,ATP + 4\,ADP + 2\,Pi + 2\,NAD^+ \longrightarrow 2\ \text{Ácido pirúvico} + 2\,ADP + 4\,ATP + 2\,NADH + 2H^+ + 2\,H_2O$$

De esta forma, una molécula de glucosa se convierte en dos moléculas de ácido pirúvico, y parte de la energía originalmente contenida en una molécula de glucosa queda conservada en los enlaces fosfato de dos moléculas de ATP y en los electrones de alto potencial redox de dos moléculas de NADH.

Las dos moléculas de ácido pirúvico contienen todavía una gran parte de la energía que se encontraba almacenada en la molécula de glucosa original. El ácido pirúvico puede seguir una de varias vías. Una vía es aeróbica (con oxígeno) y las otras son anaeróbicas (sin oxígeno). Veremos brevemente dos de las vías anaeróbicas más comunes y luego analizaremos la vía aeróbica, que es la vía principal del metabolismo energético de la mayoría de las células y que, como su nombre lo indica, ocurre en presencia de oxígeno.

En ausencia de oxígeno

Si no hay O_2 en el medio, el ácido pirúvico puede convertirse en etanol (alcohol etílico) o en uno de varios ácidos orgánicos diferentes, de los cuales el ácido láctico es el más común. Esta vía, en la que el aceptor final de electrones es un compuesto diferente del oxígeno, se denomina **anaeróbica**. El producto de la reacción depende del tipo de célula. Por ejemplo, las levaduras, presentes como "florescencias" en el hollejo de las uvas, pueden crecer con O_2 o sin él, es decir, son organismos anaerobios facultativos. Cuando los jugos azucarados de las uvas y de otras frutas se extraen y se almacenan en condiciones anaeróbicas, las levaduras transforman la glucosa en etanol y convierten el jugo de fruta en vino (fig. 5-5).

La formación de alcohol a partir de azúcar se llama **fermentación alcohólica**. Dada la importancia económica de la industria vitivinícola, la fermentación fue el primer proceso enzimático intensamente estu-

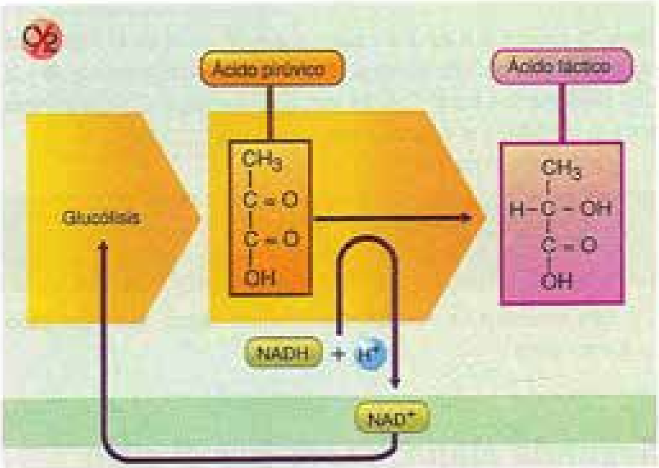


***Fig. 5-6.* PRODUCCIÓN DE ÁCIDO LÁCTICO.** *En el curso de esta reacción, el NADH se oxida y el ácido pirúvico se reduce. Las moléculas de NAD^+ producidas en esta reacción y en la que se muestra en la figura 5-5 se reciclan en la secuencia glucolítica. Sin este reciclado, la glucólisis no puede seguir adelante. En células musculares, la acumulación de ácido láctico da por resultado dolor y fatiga muscular.*

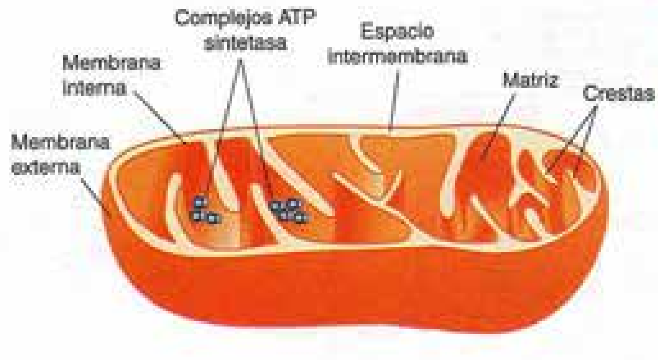


Figura interactiva

***Fig. 5-7.* ESQUEMA DE UNA MITOCONDRIA.** *Una mitocondria está rodeada por dos membranas. La membrana interna plegada conforma una serie de tabiques o crestas. Muchas de las enzimas y transportadores de electrones involucrados en la respiración celular se encuentran insertos en estas membranas internas. Entre las enzimas están los complejos de ATP sintetasa que, como veremos, desempeñan un papel fundamental en la formación de ATP durante la etapa final de la respiración celular. La matriz es una solución densa que contiene enzimas involucradas en las etapas tempranas de la respiración celular, además de coenzimas, fosfatos y otros solutos.*

diado. De hecho, antes de que se conocieran sus efectos tan diversos, las enzimas se denominaban comúnmente "fermentos".

En la **fermentación láctica** se forma ácido láctico a partir del ácido pirúvico. Esta reacción se produce en varios tipos de microorganismos y en algunas células animales cuando el O_2 es escaso o está ausente (fig. 5-6). Por ejemplo, ocurre en las células musculares de los vertebrados durante ejercicios intensos, como en una carrera. Cuando corremos rápido, aumentamos la frecuencia respiratoria, y de este modo se incrementa el suministro de O_2. Pero incluso este incremento puede no ser suficiente para satisfacer los requerimientos inmediatos de las células musculares. Sin embargo, las células pueden continuar trabajando y acumular lo que se conoce como deuda de O_2. La glucólisis continúa, con la utilización de la glucosa liberada por el glucógeno (véase Apéndice 2) almacenado en el músculo, pero el ácido pirúvico resultante no entra en la vía aeróbica de la respiración, que veremos más adelante. En lugar de ello, se convierte en ácido láctico que, a medida que se acumula, disminuye el pH del músculo y reduce la capacidad de las fibras musculares para contraerse; así, se produce la sensación de fatiga muscular. El ácido láctico se difunde en la sangre y es llevado al hígado. Posteriormente, cuando el O_2 es más abundante (como resultado de la inspiración y la espiración profundas que siguen al ejercicio intenso) y se reduce la demanda de ATP, el ácido láctico se resintetiza en ácido pirúvico y de nuevo en glucosa o glucógeno.

¿Por qué el ácido pirúvico se convierte en ácido láctico y luego vuelve a convertirse en ácido pirúvico? La función de la conversión inicial es simple: usa NADH y regenera el NAD^+, sin el cual la glucólisis no podría continuar (véase el paso 5 de la figura 5-4). Aun cuando el proceso general parece ser un derroche en términos del consumo energético, la regeneración del NAD^+ puede ser de importancia capital en la economía del organismo y marcar la diferencia entre la vida y la muerte cuando un animal "sin aliento" necesita una última descarga de ATP para escapar de un depredador o capturar una presa.

El hecho de que la glucólisis no requiera O_2 sugiere que la secuencia glucolítica evolucionó temprano, antes de que el O_2 libre estuviese presente en la atmósfera. Es posible que los organismos unicelulares primitivos utilizaran la glucólisis (o un proceso muy semejante) para extraer energía de los compuestos orgánicos que absorbían del medio acuoso en el que vivían. Aunque la glucólisis anaeróbica sólo genera dos moléculas de ATP por cada molécula de glucosa procesada (una fracción muy pequeña, alrededor del 5% del ATP que puede generarse por procesos aeróbicos), fue y sigue siendo adecuada para las necesidades de muchos organismos.

En presencia de oxígeno

Cuando el aceptor final de electrones es el oxígeno molecular (O_2), el proceso se denomina **respiración aeróbica**. Cuando hay O_2 disponible, la siguiente etapa de la degradación de la glucosa implica la oxidación progresiva del ácido pirúvico a CO_2 y agua, proceso conocido como respiración. El término respiración tiene dos significados en biología. Uno es la inspiración de O_2 y la espiración de CO_2 o ventilación. El segundo significado de respiración es la oxidación de moléculas de alimento por parte de la célula con la utilización de O_2. Este proceso, la **respiración celular**, es el que nos interesa aquí.

Como ya indicamos, la respiración celular tiene lugar en dos etapas: el ciclo de Krebs y el transporte terminal de electrones. En las células eucariontes, estas reacciones se desarrollan dentro de las mitocondrias.

Las mitocondrias, como vimos en el capítulo 2, están rodeadas por dos membranas (fig. 5-7). La externa es una membrana lisa y la interna tiene pliegues llamados **crestas**. Dentro del compartimiento interno de la mitocondria, en contacto con la superficie interna de las crestas, hay una solución densa, la **matriz mitocondrial**, que contiene enzimas, coenzimas, agua, fosfatos y otras moléculas implicadas en la respiración. La membrana externa es permeable a la mayoría de las

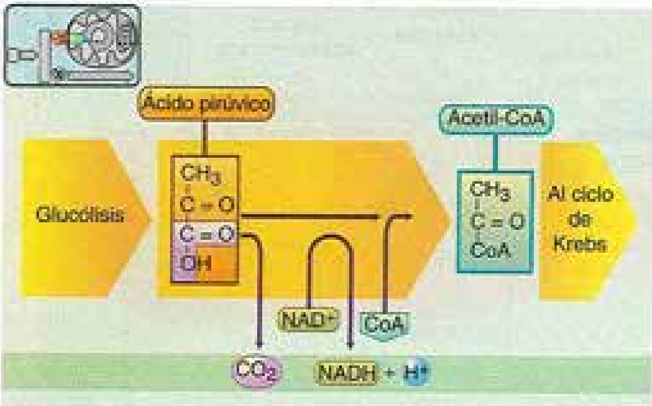


Fig. 5-8. FORMACIÓN DE ACETIL-CoA. *La molécula de tres carbonos del ácido pirúvico se oxida al grupo acetilo de dos carbonos, que se combina con la coenzima A formando acetil-CoA. La oxidación de la molécula de ácido pirúvico está acoplada a la reducción de NAD⁺. La acetil-CoA entra en el ciclo de Krebs.*

moléculas pequeñas, pero la interna sólo permite el pasaje a través de canales o transportadores proteicos especializados de ciertas moléculas, como el ácido pirúvico y el ATP. Más adelante vemos que esta permeabilidad selectiva de la membrana interna es fundamental en la capacidad de las mitocondrias para aprovechar la energía de la respiración para producir ATP. Algunas de las enzimas del ciclo de Krebs se encuentran en solución en la matriz. Otras, junto con otros componentes que participan en la cadena de transporte de electrones, se encuentran en las membranas de las crestas.

En las mitocondrias, el ácido pirúvico derivado de la glucólisis se oxida a CO_2 y agua y, de esta manera, se completa la degradación de la molécula de glucosa. El 95% del ATP generado por las células eucariontes se produce en las mitocondrias.

Una gran cantidad de organismos procariontes respiran aeróbicamente pero, como carecen de mitocondrias, estos procesos se llevan a cabo en pequeñas invaginaciones de la membrana plasmática que generan un microentorno capaz de desarrollar la misma función que las mitocondrias de los eucariontes.

Un paso intermedio: la oxidación del ácido pirúvico

El ácido pirúvico citoplasmático producido por glucólisis, es transportado en forma selectiva hacia la matriz mitocondrial. Antes de ingresar en el ciclo de Krebs, la molécula de tres carbonos del ácido pirúvico se oxida (fig. 5-8). Los átomos de carbono y de oxígeno del grupo carboxilo se eliminan en forma de CO_2 y queda un grupo acetilo de dos carbonos.

La molécula de glucosa original ahora se ha oxidado a dos moléculas de CO_2 y dos grupos acetilo y, además, se han formado cuatro moléculas de NADH (dos en la glucólisis y dos en la oxidación del ácido pirúvico).

Cada grupo acetilo es aceptado momentáneamente por un compuesto conocido como *coenzima A (CoA)*. Como muchas otras coenzimas, la coenzima A es una molécula grande, parte de la cual es un nucleótido y la otra, una vitamina. La combinación del grupo acetilo y la CoA se denomina *acetil-CoA*. La formación de acetil–CoA es el nexo entre la glucólisis y el ciclo de Krebs.

La reacción global es:

$$\text{Piruvato} + NAD^+ + \text{CoA} \longrightarrow \text{Acetil-CoA} + NADH + H^+ + CO_2$$

Esta secuencia de reacciones se produce dentro de un complejo multienzimático.

Segunda etapa: pasos por el ciclo de Krebs

Al entrar en el ciclo de Krebs (fig. 5-9), el grupo acetilo de dos carbonos se combina con un compuesto de cuatro carbonos (el ácido oxalacético) y produce un compuesto de seis carbonos (el ácido cítrico). En el curso de este ciclo, dos de los seis carbonos del ácido cítrico se oxidan a CO_2 y se regenera el ácido oxalacético y, de esta serie, se forma un ciclo. Nótese que la molécula de ácido oxalacético con la cual finaliza el ciclo no es la misma con la cual comenzó.

Parte de la energía liberada por la oxidación de los enlaces carbono-hidrógeno y carbono-carbono es utilizada en la conversión de ATP a partir de ADP (una molécula por ciclo), y otra parte es utilizada en la producción de NADH y H^+ a partir del NAD (tres moléculas por ciclo). Además, otra parte de la energía es utilizada en la reducción de un segundo transportador de electrones, la molécula de FAD. Por cada giro del ciclo, se forma $FADH_2$ a partir de FAD.

El ciclo de Krebs no requiere O_2; los electrones y los protones eliminados en la oxidación del carbono son aceptados por el NAD^+ y el FAD.

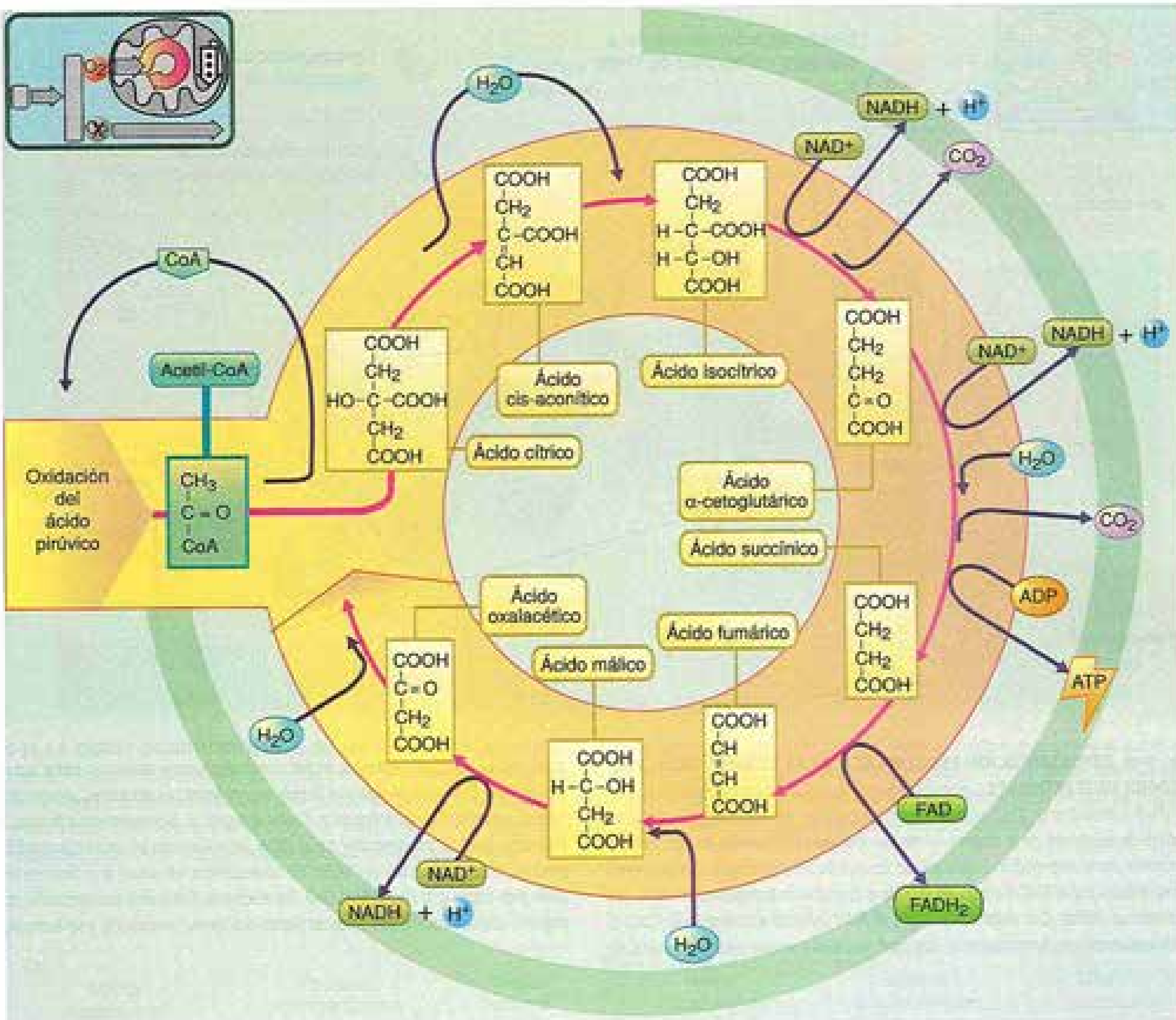
$$\text{Ácido oxalacético} + \text{acetil-CoA} + ADP + Pi + 3\,NAD^+ + FAD \longrightarrow \text{Ácido oxalacético} + 2\,CO_2 + \text{CoA} + ATP + 3\,NADH + FADH_2 + 3\,H^+ + H_2O$$

La etapa final: el transporte de electrones

La molécula de glucosa está ya completamente oxidada. Parte de su energía potencial se usó en la transformación de ADP y fosfato en ATP. Sin embargo, la mayor parte de la energía almacenada permanece en los electrones que se separaron de los átomos de carbono y fueron conducidos a los aceptores NAD^+ y FAD, que se redujeron a NADH y $FADH_2$. Estos electrones ganados durante la glucólisis, la oxidación del ácido pirúvico y el ciclo de Krebs aún se encuentran en un nivel energético alto.

Durante el transporte terminal de electrones, que es la etapa final de la respiración, los electrones del NADH y del $FADH_2$, de alto nivel energético, son conducidos, paso a paso, a un nivel energético inferior, a través de una secuencia de reacciones de oxidorreducción que constituyen la cadena transportadora de electrones o cadena respiratoria (fig. 5-10). Los componentes principales de la cadena transporta-

Historia de la biología
Metabolismo - 1947



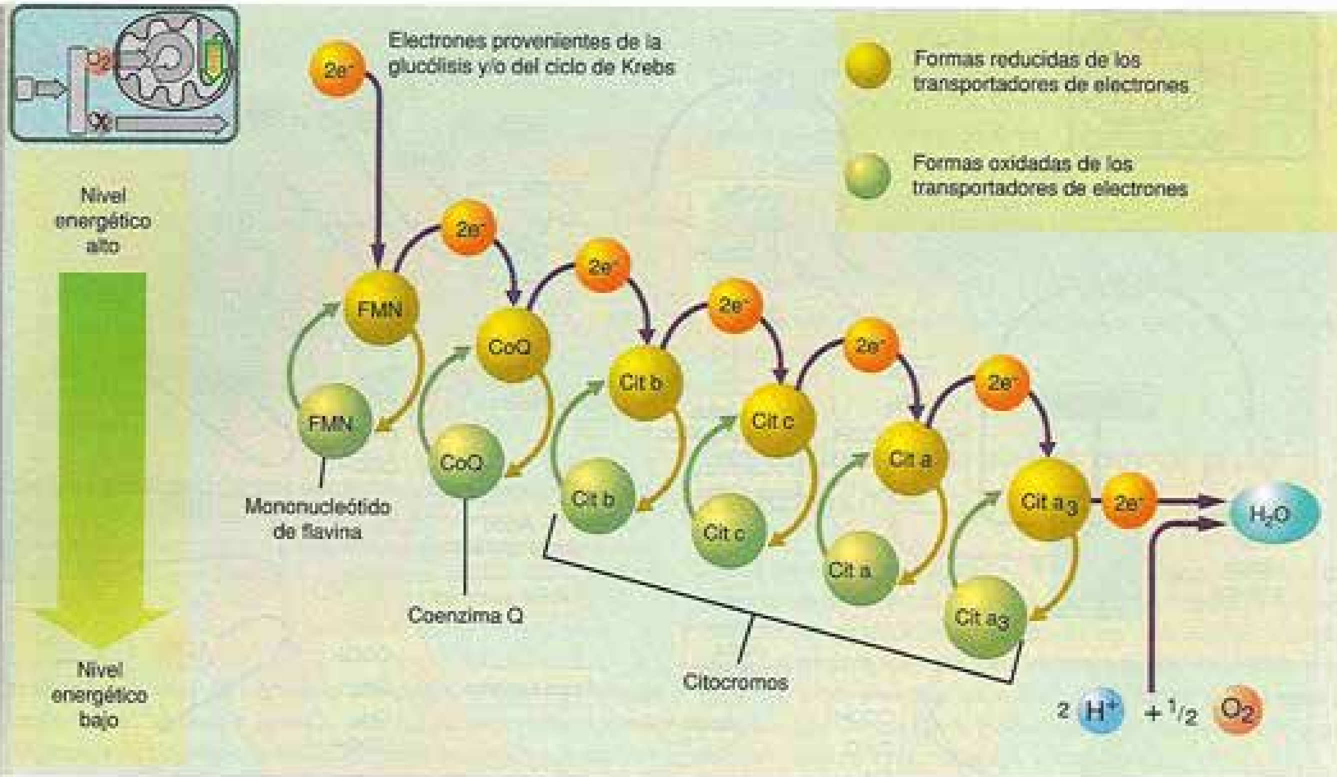
Historia de la biología
Metabolismo - 1935 - 1937

Galería de imágenes

Fig. 5-9. EL CICLO DE KREBS. *En este ciclo, los carbonos donados por el grupo acetilo se oxidan a CO_2 y los electrones pasan a los transportadores de electrones. Al igual que en la glucólisis, en cada paso interviene una enzima específica. La coenzima A es el nexo entre la oxidación del ácido pirúvico y el ciclo de Krebs. En el curso de estos pasos, parte de la energía liberada por la oxidación de los enlaces C–H y C–C se usa para convertir ADP en ATP (una molécula por ciclo), y parte se usa para producir NADH y H^+ a partir del NAD^+ (tres moléculas por ciclo). Además, una fracción de la energía se utiliza para reducir un segundo transportador de electrones, el FAD. Por cada giro del ciclo, se forma una molécula de $FADH_2$ a partir de FAD. No se requiere O_2 para el ciclo de Krebs: los electrones y los protones eliminados en la oxidación del carbono son aceptados por el NAD^+ y el FAD. Se necesitan dos vueltas del ciclo para completar la oxidación de una molécula de glucosa. Así, el rendimiento energético total del ciclo de Krebs para una molécula de glucosa es dos moléculas de ATP, seis moléculas de NADH y dos moléculas de $FADH_2$.*

dora de electrones son complejos multienzimáticos que poseen unidas moléculas de *citocromos*. Gracias a los citocromos, estas enzimas pueden catalizar las sucesivas reacciones de oxidorreducción. Aunque las estructuras de los citocromos son parecidas, cada una difiere lo suficiente como para captar electrones con diferentes niveles energéticos. El átomo de hierro (Fe) de cada citocromo acepta y libera en forma alternada un electrón, y lo transfiere al siguiente citocromo en un nivel de energía ligeramente inferior. Por último, los electrones son aceptados por el oxígeno que entones se combina con protones (iones H^+) de la solución y se produce agua.

Cuando los electrones se mueven por la cadena respiratoria, saltando a niveles energéticos inferiores, se libera energía. Esta energía es reconducida por la mitocondria y se utiliza para sintetizar ATP a partir de ADP, en un proceso denominado **fosforilación oxidativa**. Las medidas cuantitativas muestran que de cada dos electrones que pasan del NADH al oxígeno, se forman tres moléculas de ATP a partir de ADP y fosfato. Por cada dos electrones que pasan del $FADH_2$, que se recogen a un nivel energético algo menor, se forman dos moléculas de ATP. En la fosforilación oxidativa, el potencial de transferencia del NADH y del $FADH_2$ se convierte en el potencial de transferencia del fosfato de la molécula de ATP.



Galería de imágenes

Fig. 5-10. REPRESENTACIÓN ESQUEMÁTICA DE LA CADENA TRANSPORTADORA DE ELECTRONES. *Las moléculas que se indican, mononucleótido de flavina (FMN), coenzima Q (CoQ) y los citocromos b, c, a y a_3, son los principales transportadores de electrones de la cadena. Al menos otras nueve moléculas transportadoras funcionan como intermediarios además de las que se muestran aquí. Los electrones transportados por el NADH entran en la cadena cuando son transferidos al FMN, que entonces se reduce. Casi instantáneamente, el FMN cede los electrones a la CoQ. El FMN vuelve así a su forma oxidada, listo para recibir otro par de electrones, y la CoQ se reduce. La CoQ pasa entonces los electrones al siguiente aceptor, y vuelve a su forma oxidada. El proceso se repite en sentido descendente. Los electrones, al pasar por la cadena respiratoria, van saltando a niveles energéticos sucesivamente inferiores. Los electrones que son transportados por el $FADH_2$ se encuentran en un nivel energético ligeramente inferior que los del NADH. En consecuencia, entran en la cadena de transporte más abajo, a la altura de la CoQ. Los electrones finalmente son aceptados por el oxígeno, que se combina con protones (iones hidrógeno) en solución, y se forma agua.*

El mecanismo de la fosforilación oxidativa: el acoplamiento quimiosmótico

Durante muchos años, el mecanismo de la fosforilación oxidativa, es decir, la síntesis de ATP a partir de ADP y fosfato a medida que los electrones descienden por la cadena de transporte, fue un acertijo. En la década de 1960, el bioquímico británico Peter Mitchell (1920-1992) propuso que la síntesis de ATP era impulsada por un gradiente de protones establecido a través de la membrana mitocondrial interna. Por su trabajo, recibió el Premio Nobel en 1978. Los estudios posteriores revelaron muchos detalles acerca de este mecanismo, conocido como **acoplamiento quimiosmótico**.

El vocablo "quimiosmótico" refleja el hecho de que la producción de ATP en la fosforilación oxidativa incluye tanto procesos químicos como procesos de transporte a través de una membrana selectivamente permeable.

Ahora sabemos que en el acoplamiento quimiosmótico tienen lugar dos acontecimientos diferentes: 1) se establece un gradiente de protones a través de la membrana mitocondrial interna y 2) la energía potencial almacenada en el gradiente se libera y es capturada en la formación de ATP a partir de ADP y fosfato.

Tal como se muestra en la figura 5-11, los componentes de la cadena transportadora de electrones están dispuestos en una serie ordenada temporalmente, sobre la membrana interna de la mitocondria. La mayoría de los transportadores de electrones están en íntima asociación con proteínas integrales de membrana. En tres puntos de transición de esta cadena, parte de la energía liberada a medida que se transportan los electrones se utiliza para bombear protones desde la matriz mitocondrial al espacio entre las membranas externa e interna de la mitocondria (fig. 5-11).

Este transporte produce una diferencia en la concentración de protones, ya que la membrana interna es impermeable a ellos. También se produce una diferencia de carga eléctrica: la matriz es más negativa que el exterior, debido al bombeo de los protones (H^+). Estos dos efectos, la diferencia de carga y la concentración de protones establecen un potencial electroquímico (véase cap. 3, La tendencia a alcanzar estados estacionarios), también llamado **fuerza protón-motriz** (fig. 5-12). Esta fuerza impulsa a los protones de nuevo al interior de la matriz a través de un canal de un complejo proteico específico, la *ATP sintetasa*. Este complejo multienzimático es el que, ubicado en las crestas mitocondriales, acopla el movimiento de los protones (disipación del gradiente quimiosmótico) a la síntesis de ATP.

El complejo de la ATP sintetasa está formado por dos porciones o

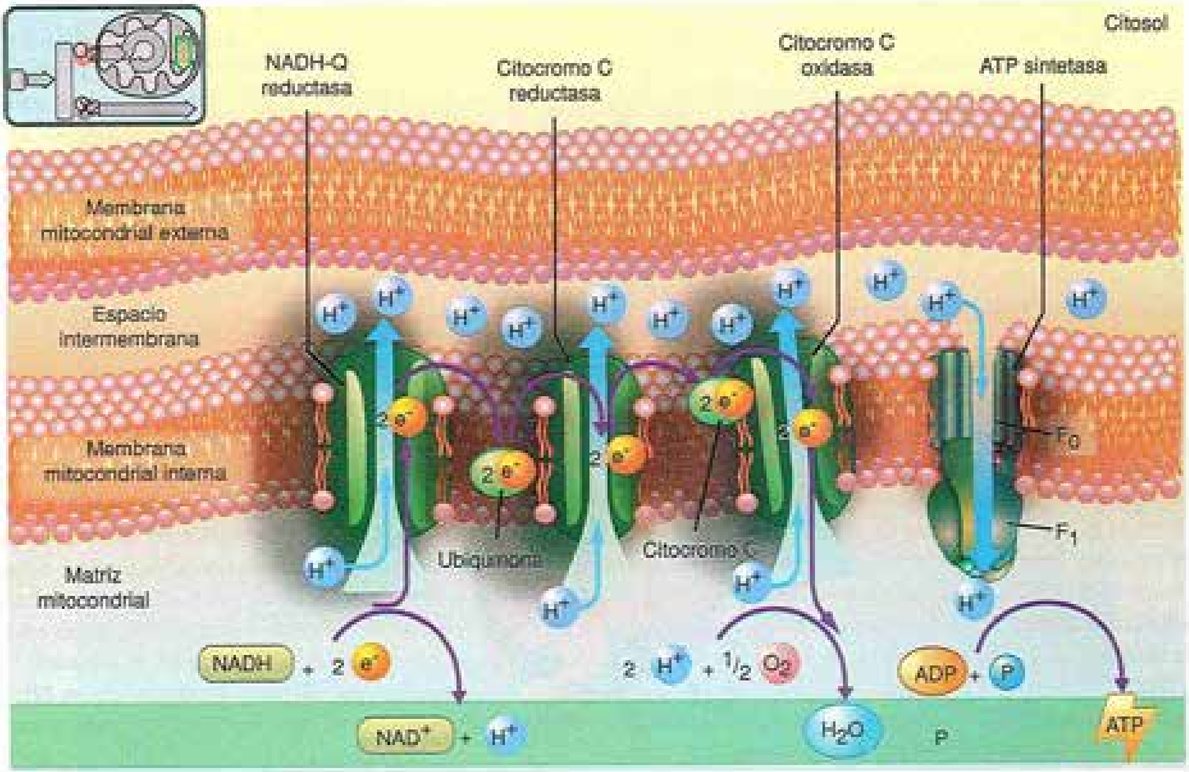


Fig. 5-11. LA TEORÍA QUIMIOSMÓTICA. *Existen varios complejos de proteínas inmersos en la membrana mitocondrial interna. Estos complejos contienen los transportadores de electrones y las enzimas necesarias para catalizar la transferencia de electrones de un transportador a otro. Mientras los electrones son transportados a lo largo de la cadena respiratoria, se bombean protones a través de los complejos proteicos, desde la matriz hacia el espacio intermembrana. Los electrones finalmente se combinan con los H^+ y el oxígeno, y se forma agua. El movimiento de protones a favor del gradiente, a medida que pasan a través del complejo de la ATP sintetasa, suministra la energía por medio de la cual se genera el ATP a partir del ADP y el fosfato inorgánico.*

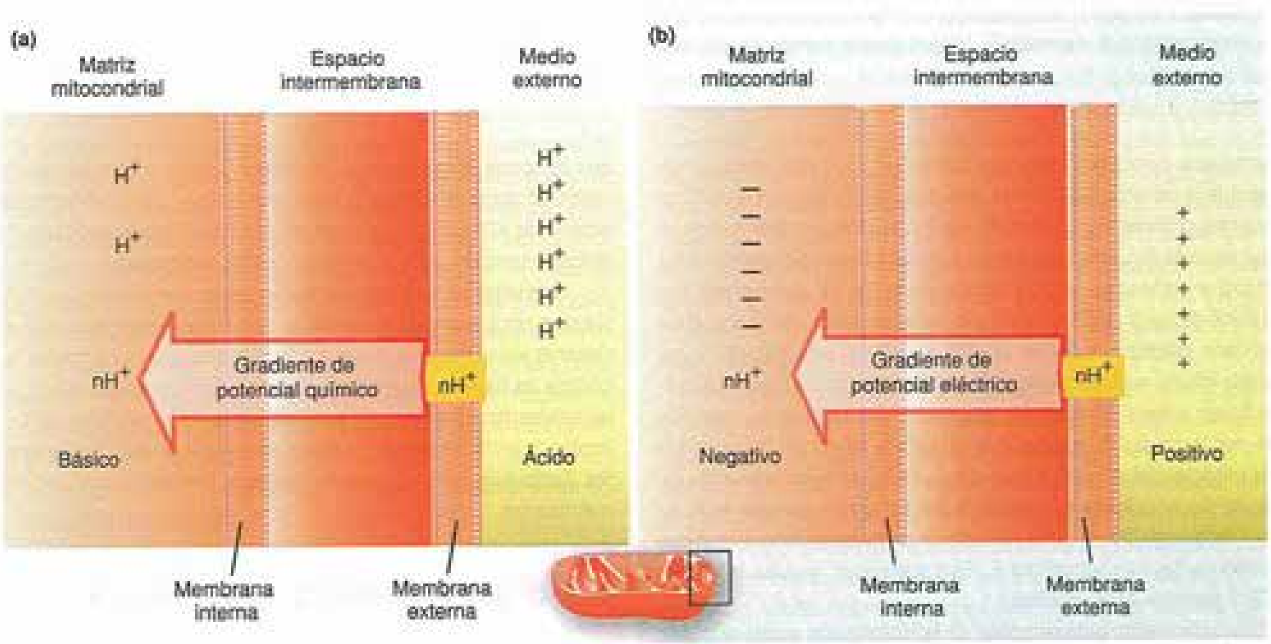


Fig. 5-12. GRADIENTE DE POTENCIAL ELECTROQUÍMICO. *El gradiente generado por el bombeo de protones desde la matriz mitocondrial hacia el medio externo tiene dos componentes* ***(a)*** *un gradiente de potencial químico que resulta de la diferencia de pH entre la matriz y el medio externo y* ***(b)*** *un gradiente eléctrico que resulta de la diferencia en carga eléctrica entre el medio externo y el interno de la membrana. Cuando se provee un canal que conecta la matriz con el medio externo, los protones ingresan en la matriz con una fuerza resultante de la acción de ambos gradientes.*

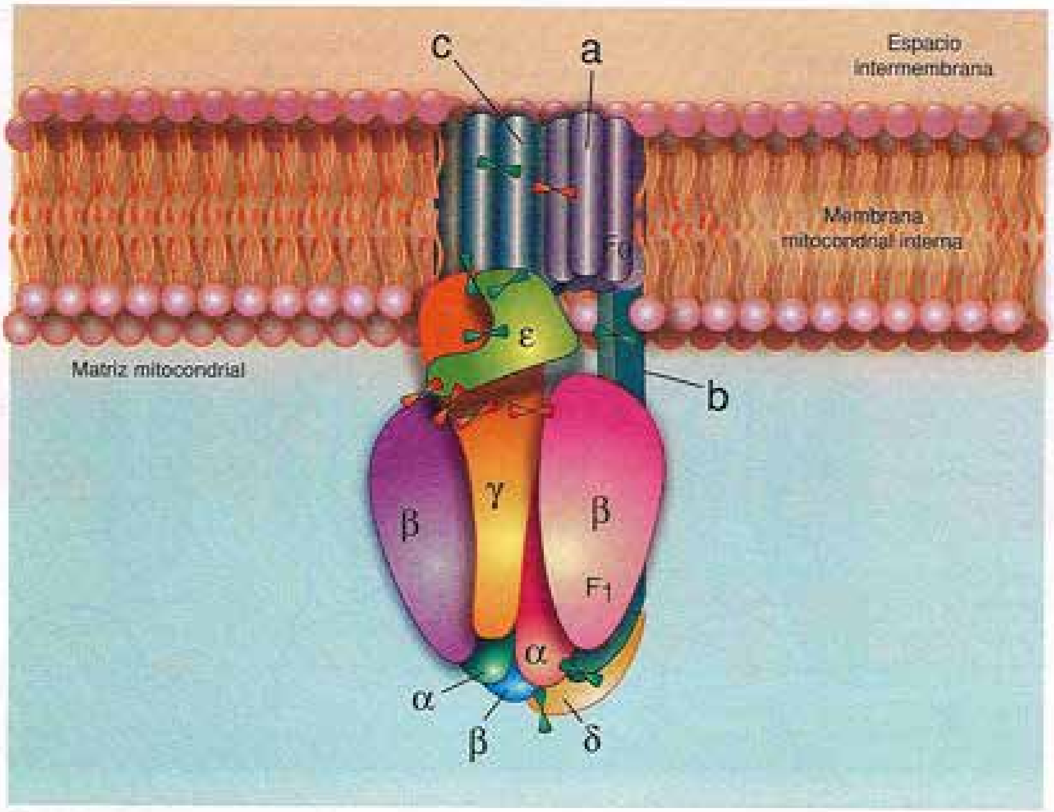


Fig. 5-13. COMPLEJO DE LA ATP SINTETASA. *La enzima ATP sintetasa es la responsable del acoplamiento quimiosmótico. Se encuentra en la membrana plasmática de las bacterias, en la membrana tilacoide de los cloroplastos de plantas y en la membrana mitocondrial interna de animales y plantas. Está formado por dos complejos multiméricos, llamados F_0, y F_1. El complejo F_0, contenido dentro de la membrana interna de la mitocondria, está compuesto por tres tipos de subunidades –a, b y c– que forman el canal de protones. El complejo F_1 está formado por cinco tipos de subunidades –α, β, δ, γ y ε– y se encuentra unido al complejo F_0. La figura muestra el arreglo de estas subunidades en E. coli. Del complejo F_1 se ha extraído una subunidad α para mostrar la subunidad γ dentro del anillo. La ATP sintetasa funciona como un motor rotativo. El paso de protones a través de la subunidad a de F_0 genera una rotación del anillo formado por las subunidades c. Esta energía rotacional es transmitida al rotor γ–ε del complejo F_1 como si fueran los engranajes en una máquina. Así, las subunidades γ y ε rotan dentro del anillo αβ de F_1. Este último anillo contiene los tres sitios activos en donde se produce la síntesis de ATP.*

subcomplejos principales conocidos como F_0 y F_1. F_0 está embutido en la membrana mitocondrial interna, mientras que F_1 está unida a F_0 en la zona más próxima a la matriz (👁 fig. 5-13). Con un tratamiento químico adecuado, la unidad F_1 puede ser separada de la membrana mitocondrial y sometida a un estudio detallado. Se ha demostrado que tiene sitios de unión a ATP y ADP y, en solución, actúa como una ATPasa, es decir, cataliza la hidrólisis de ATP a ADP. Sin embargo, en la mitocondria intacta, su función habitual es la inversa. Inicialmente, los protones fluyen a favor del gradiente electroquímico a través del canal formado por la unidad F_0 que conecta el espacio intermembrana con la matriz mitocondrial. A medida que esto sucede, parte de la energía del gradiente electroquímico es transferida a la estructura proteica de F_0. La captura de energía por el canal produce un cambio conformacional que se transduce hacia la subunidad F_1. Esta subunidad impulsa la síntesis de ATP a partir de ADP y fosfato.

El acoplamiento quimiosmótico de la fosforilación oxidativa puede verse en la figura 5-11. Como mencionamos, se forman "aproximadamente" 38 moléculas de ATP por cada molécula de glucosa oxidada a CO_2 y agua. Una de las razones de esta vaguedad es que la cantidad exacta de ATP producido depende de cómo la célula reparta la energía que le aporta el gradiente de protones. Cuanto mayor sea la energía usada en otros procesos de transporte, menor cantidad habrá para la síntesis de ATP. Las necesidades de las células varían según las circunstancias y también varía la cantidad de ATP sintetizado.

La energía almacenada en gradientes quimiosmóticos puede acoplarse a otros sistemas enzimáticos que dirigen otros procesos en los sistemas vivos. Por ejemplo, suministra la potencia que impulsa la rotación de los flagelos bacterianos, que discutiremos en el capítulo 24. En las células fotosintéticas, como veremos en el capítulo siguiente, está implicada en la formación de ATP a partir de la energía proveniente del Sol. También puede utilizarse en procesos de cotransporte a través de membranas.

Rendimiento energético global

Ahora podemos analizar cómo y en qué cantidad la energía química, originalmente presente en la molécula de glucosa, se recupera en forma de ATP. Tengamos en cuenta que el gradiente de protones en la mitocondria puede usarse para propósitos distintos de la síntesis de ATP

y, por consiguiente, las cifras que damos representan el máximo rendimiento energético teórico posible.

- La glucólisis produce dos moléculas de ATP directamente y dos moléculas de NADH. Estas moléculas de NADH, producidas en el citoplasma, no pueden cruzar la membrana interna de la mitocondria, pero otras moléculas transfieren los electrones contenidos en el NADH al interior de la mitocondria. En la mayoría de las células, el costo energético de este proceso es muy bajo y cada molécula de NADH formada en la glucólisis finalmente da por resultado la síntesis de tres moléculas de ATP. En estas células, la ganancia total de la glucólisis es de ocho moléculas de ATP.
- La conversión de ácido pirúvico en acetil-CoA, que ocurre dentro de la mitocondria, produce dos moléculas de NADH por cada molécula de glucosa y rinde, de esta forma, seis moléculas de ATP.
- El ciclo de Krebs, que también se desarrolla dentro de la mitocondria, produce dos moléculas de ATP, seis de NADH y dos de $FADH_2$, o un total de 24 moléculas de ATP por cada molécula de glucosa.

Como se muestra en un cuadro de balance (cuadro 5-1), la producción total a partir de una molécula de glucosa es como máximo de 38 moléculas de ATP. Nótese que a excepción de dos, las 38 moléculas de ATP provienen de reacciones que ocurren en la mitocondria y, con excepción de cuatro, todas resultan del pasaje de electrones transportados por el NADH o el $FADH_2$ a favor de la cadena de transporte de electrones.

Durante la glucólisis y la respiración, se liberan las 686 kilocalorías por mol de glucosa*. En los enlaces fosfato del ATP se retienen unas 266 kilocalorías (7 kilocalorías por mol de ATP × 38 moles de ATP), que da por resultado una eficiencia de casi el 40 por ciento.

Las moléculas de ATP, una vez formadas, son exportadas a través de la membrana de la mitocondria por un sistema de cotransporte que, al mismo tiempo, ingresa una molécula de ADP por cada ATP exportado.

Regulación de glucólisis y respiración

Los procesos de oxidación de la glucosa y la respiración aeróbica están finamente regulados, de modo que la célula disponga siempre de cantidades adecuadas de ATP. La regulación se lleva a cabo mediante el control de la actividad de enzimas que participan en pasos claves de estas vías metabólicas. Como ya vemos, la glucólisis está sincronizada con las necesidades energéticas de la célula; a través de un mecanismo de retroalimentación (*feedback*), la fosfofructocinasa es inhibida por concentraciones altas de ATP. El ATP, por otra parte, es también un inhibidor alostérico del primer paso enzimático del ciclo de Krebs (citrato sintetasa). Por lo tanto, concentraciones altas de ATP bloquean el proceso oxidativo de la acetil-CoA que lleva a la producción de NADH y $FADH_2$. A su vez, la reacción enzimática que lleva a la formación de la acetil-CoA, sustrato del ciclo de Krebs, está regulada negativamente por la concentración del producto.

Los electrones continuarán fluyendo a lo largo de la cadena de transporte de electrones, suministrando energía para crear y mantener el gradiente de protones, sólo si se dispone de ADP para convertirse en ATP. Así, la fosforilación oxidativa está regulada por el suministro y la demanda. Cuando los requerimientos energéticos de la célula disminuyen, se usan menos moléculas de ATP, hay menos moléculas de ADP disponibles y el flujo electrónico disminuye.

Otras vías catabólicas

Los alimentos suelen contener una mezcla de compuestos químicos: hidratos de carbono, proteínas, grasas, entre otros. ¿Cómo extraen los organismos energía de las grasas o de las proteínas? Este tipo de moléculas son transformadas por diferentes vías que también se conectan con el ciclo de Krebs, el gran centro de comunicaciones del metabolismo. Los polisacáridos, como el almidón, son degradados en sus monosacáridos constituyentes y fosforilados a glucosa-6-fosfato; de esta manera, penetran en la vía glucolítica. Las grasas primero se escinden en sus componentes glicerol y ácido graso. Luego, los ácidos grasos son degradados a moléculas de dos carbonos, tanto en las mitocondrias como en los peroxisomas, en un proceso llamado β-oxidación, y entran en el ciclo de Krebs como acetil-CoA. Las proteínas son degradadas en sus aminoácidos constituyentes. Los aminoácidos son desaminados (se eliminan los grupos amino) y el esqueleto de carbono residual se convierte en un grupo acetilo o bien en uno de los compuestos de la vía glucolítica o del ciclo de Krebs, de manera que puede ser procesado en esta etapa de la vía central. Los grupos amino, si no se reutilizan, finalmente se excretan como compuestos nitrogenados (ej. urea). Este conjunto de vías degradativas constituye la mayor parte del catabolismo.

Vías de síntesis

Las vías de degradación de la glucosa son esenciales para los procesos biosintéticos o anabólicos de la vida. Así como muchas sustancias, como las proteínas y los lípidos, pueden degradarse y entrar en la vía central, también es posible el proceso inverso, o sea, que los distintos intermediarios de la glucólisis y del ciclo de Krebs sean precursores para la biosíntesis. Sin embargo, las vías biosintéticas, aunque son semejantes a las catabólicas, se diferencian de ellas. Enzimas diferentes controlan los diversos pasos y hay varios puntos decisivos del anabolismo que difieren de los de los procesos catabólicos. Estas vías generales, seguidas por las células de casi todos los organismos vivos, se detallan en la figura 5-14 (fig. 5-14).

Para que ocurran las reacciones de las vías catabólica y anabólica debe haber un suministro constante de moléculas orgánicas que sean degradadas y se produzcan energía y moléculas que serán los "ladrillos de la construcción". Muchos de los intermediarios producidos en el ciclo de Krebs son los puntos de inicio de algunas de las vías biosintéticas más importantes para la célula. Sin el suministro de estas moléculas, las vías metabólicas dejan de funcionar y la vida del organismo finaliza. Las células heterótrofas dependen de fuentes externas para obtener las moléculas orgánicas que son esenciales para la vida. Las células autótrofas, por el contrario, son capaces de sintetizar monosacáridos a partir de moléculas inorgánicas simples y de una fuente externa de energía. Luego, estos monosacáridos se utilizan no sólo para suministrar energía, sino también para la síntesis de los sillares de construcción.

---

* *Recuérdese que un mol es la cantidad de un elemento equivalente a su peso atómico expresado en gramos o la cantidad de una sustancia equivalente a su peso molecular expresado en gramos.*

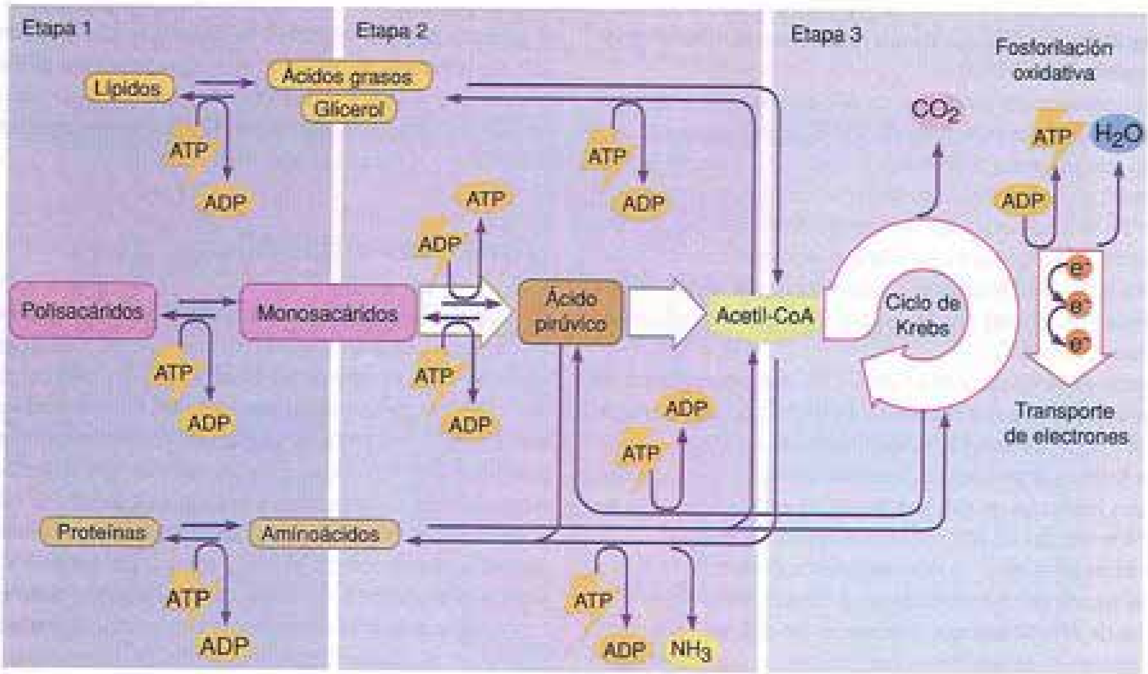


Fig. 5-14. VÍAS PRINCIPALES DEL CATABOLISMO Y EL ANABOLISMO EN LA CÉLULA.

En el próximo capítulo examinaremos de qué forma las células de ciertos organismos (bacterias, algas y plantas) capturan la energía de la luz solar y la utilizan para sintetizar las moléculas de monosacáridos de las cuales depende la vida en este planeta.

En síntesis

Panorama general de la oxidación de la glucosa

1. En los sistemas vivos, la oxidación de la glucosa se desarrolla en dos etapas principales: la glucólisis y la respiración celular. La glucólisis ocurre en el citoplasma. La respiración, que incluye el ciclo de Krebs y el transporte de electrones, tiene lugar en la membrana celular de las células procariontes y en las mitocondrias de las células eucariontes.
2. En la glucólisis y en el ciclo de Krebs, las coenzimas NAD^+ y FAD aceptan átomos de hidrógeno provenientes de la glucosa y se reducen a NADH y $FADH_2$, respectivamente. En la etapa final de la respiración, estas coenzimas ceden sus electrones a la cadena respiratoria.

Primera etapa, varios pasos: la glucólisis

3. La glucólisis ocurre prácticamente en todas las células vivas. Cada uno de sus pasos es catalizado por una enzima específica.
4. En el primer paso de la glucólisis, la glucosa se divide en dos moléculas de tres carbonos (ácido pirúvico), que pueden seguir dos vías: aeróbica o anaeróbica. El proceso se inicia con energía proveniente de dos moléculas de ATP.
5. En presencia de O_2, la degradación de la glucosa implica la oxidación progresiva del ácido pirúvico a CO_2 y agua. Durante el proceso se forman dos NADH y cuatro ATP.
6. La glucólisis anaeróbica ocurre en ausencia de O_2. Consiste en la conversión del ácido pirúvico en alcohol etílico (fermentación alcohólica) o en ácido láctico (fermentación láctica). Estas vías generan en total dos moléculas de ATP, que representan el 5% de lo que se genera por la vía aeróbica.

Un paso intermedio: la oxidación del ácido pirúvico

7. El ácido pirúvico producido por la glucólisis aeróbica es transportado del citoplasma a la matriz mitocondrial. Allí participa

En síntesis *(Cont.)*

en una reacción de oxidación que genera un grupo acetilo y una molécula de CO_2, mientras que un NAD^+ se reduce a NADH.

8. Cada grupo acetilo se une momentáneamente a la coenzima A y se forma acetil-CoA. Este paso constituye el nexo entre la glucólisis y el ciclo de Krebs.

Segunda etapa: pasos por el ciclo de Krebs

9. Cada acetilo que entra en el ciclo de Krebs se combina con una molécula de cuatro carbonos (ácido oxalacético) y forma una de seis (ácido cítrico).
10. En el curso de este ciclo se liberan dos moléculas de CO_2, que no pertenecen a la molécula de glucosa original, y se producen una de ATP, tres de NADH y una de $FADH_2$.

La etapa final: el transporte de electrones

11. Luego de la oxidación total de la glucosa, la mayor parte de la energía almacenada permanece en los electrones del NADH y el $FADH_2$. Esos electrones son conducidos luego a un nivel energético inferior a través de la secuencia de reacciones de oxidorreducción que constituyen la cadena respiratoria. Los pasos de esta cadena son catalizados por enzimas unidas a citocromos.
12. La fosforilación oxidativa es la síntesis de ATP con el uso de la energía liberada por los electrones a lo largo de la cadena respiratoria. Por cada molécula de NADH se forman tres de ATP; por cada molécula de $FADH_2$, dos de ATP. A través del acoplamiento quimiosmótico ocurre un proceso que abarca dos acontecimientos: el establecimiento de un gradiente de protones a través de la membrana mitocondrial interna y la síntesis de ATP usando la energía potencial almacenada en el gradiente.

Rendimiento energético global

13. A partir de la oxidación de una molécula de glucosa se producen a lo sumo 38 de ATP, repartidas de la siguiente manera: la glucólisis produce ocho ATP (seis provienen de la oxidación de los dos NADH, los otros dos se forman directamente); la conversión del ácido pirúvico en acetil-CoA produce seis ATP (provenientes de dos NADH); el ciclo de Krebs produce 24 ATP (18 provienen de seis NADH; cuatro, de dos $FADH_2$; los dos restantes se forman directamente).
14. El 40% de la energía libre producida en la oxidación de la glucosa se retiene en la forma de moléculas de ATP. En otras palabras, el proceso tiene una eficiencia del 40%.

Regulación de glucólisis y respiración

15. Concentraciones altas de ATP inhiben la fosfofructocinasa, una de las enzimas de la glucólisis, mediante un mecanismo de retroalimentación. El ATP es también un inhibidor alostérico del primer paso del ciclo de Krebs. La reacción que produce acetil-CoA está regulada negativamente por la concentración de su producto. Por otra parte, cuando los requerimientos energéticos de la célula disminuyen, no se consume ATP; de esta manera, no se regenera ADP y el flujo electrónico disminuye.

Otras vías catabólicas

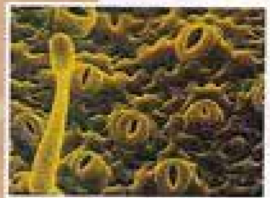
16. Las grasas, las proteínas y los hidratos de carbono diferentes de la glucosa son transformados por diferentes vías que están conectadas con el ciclo de Krebs.

Vías de síntesis

17. Los distintos intermediarios de la glucólisis y el ciclo de Krebs pueden ser precursores para el proceso de biosíntesis. Las vías biosintéticas son diferentes de las catabólicas.

Cuestionario

1. En su libro *Microcosmos* (1997), Lynn Margulis y Dorion Sagan se refieren a la liberación del O_2 a la atmósfera de nuestro planeta, realizada por los primitivos seres vivos, como "el holocausto de oxígeno", porque significó la aparición de lo que para muchos organismos de aquel entonces era un poderoso veneno. Compare el rendimiento energético de las vías aeróbica y anaeróbica, y explique por qué se puede afirmar que la respiración aeróbica resultó una manera eficiente de superar la adversidad.
2. Si los organismos aeróbicos convierten la energía con tanta o mayor eficiencia que los anaerobios, ¿por qué sigue habiendo anaerobios en este planeta?, ¿por qué no se han extinguido hace largo tiempo?
3. El característico olor de las almendras amargas se debe a la presencia de cianuro (la ingestión de sesenta de estas almendras puede matar a una persona). En muchos relatos policíacos, el detective de turno suele identificar de inmediato el uso de este veneno, porque el cuerpo de la víctima despide un fuerte olor a almendras. El cianuro inhibe la cadena respiratoria. Sin embargo, en el cuerpo humano tiende a reaccionar primero con la hemoglobina, e impide que ésta se una al O_2. En ambos casos, el efecto es el mismo: se inhibe la síntesis de ATP. Explique por qué.
4. Cuando su concentración es alta, el ATP actúa como inhibidor alostérico de las enzimas fosfofructocinasa y citratosintetasa. Entonces, ¿de qué manera regula esta molécula la oxidación de la glucosa?
5. Imagine un cultivo de células animales que tienen a su disposición una fuente ilimitada de glucosa. ¿En qué circunstancias esperaría encontrar un ritmo respiratorio mitocondrial bajo?



Fotosíntesis, luz y vida

Lo que impulsa la vida es... una pequeña corriente eléctrica mantenida por el Sol.

ALBERT SZENT-GYÖRGYI

Como vimos en el capítulo 1, aún no se ha podido establecer si las primeras células fueron heterótrofas o autótrofas pero sí se puede suponer que la evolución de la vida en la Tierra habría llegado a un callejón sin salida si no hubieran surgido organismos autótrofos fotosintéticos. Por medio de la fotosíntesis, la energía radiante del Sol, captada por pigmentos particulares, llega a todas las otras formas de vida. La vida sobre la Tierra depende de la **fotosíntesis** oxigénica, tanto como proveedora de oxígeno como de moléculas que contienen carbono que se usa como combustible (figs. 6-1a y b).

En este capítulo veremos cómo los organismos fotosintéticos productores de oxígeno captan la energía lumínica con la que se forman hidratos de carbono* y oxígeno libre (O_2) a partir del dióxido de carbono (CO_2) y del agua en una serie compleja de reacciones. En la naturaleza existen otros organismos fotosintéticos, las bacterias fotosintéticas, que no utilizan el agua y no producen oxígeno.

Visión general de la fotosíntesis: sus etapas

Los organismos fotosintéticos son organismos autótrofos, es decir que no necesitan incorporar sustancias orgánicas previamente sintetizadas. Se sabe desde hace varios siglos que una fuente de energía (la luz), una fuente de carbono (CO_2) y agua son suficientes para producir la materia orgánica necesaria para la alimentación de estos organismos. Por medio de este proceso, además, se produce el oxígeno gaseoso presente en nuestra atmósfera, que actualmente es un factor vital para la existencia de la vida en la Tierra.

Durante más de 100 años, después de finalizado el trabajo del médico holandés Jan Ingenhousz (1730-1799) (ensayo 6-1, *Ningún vegetal crece en vano*), la suposición generalizada era que en la ecuación general de la fotosíntesis, el oxígeno liberado provenía de la molécula de dióxido de carbono:

$$CO_2 + H_2O + luz \rightarrow C_6H_{12}O_6 + H_2O + O_2$$

** Nótese que usamos indistintamente la denominación hidratos de carbono, glúcidos o carbohidratos.*

(a) (b)

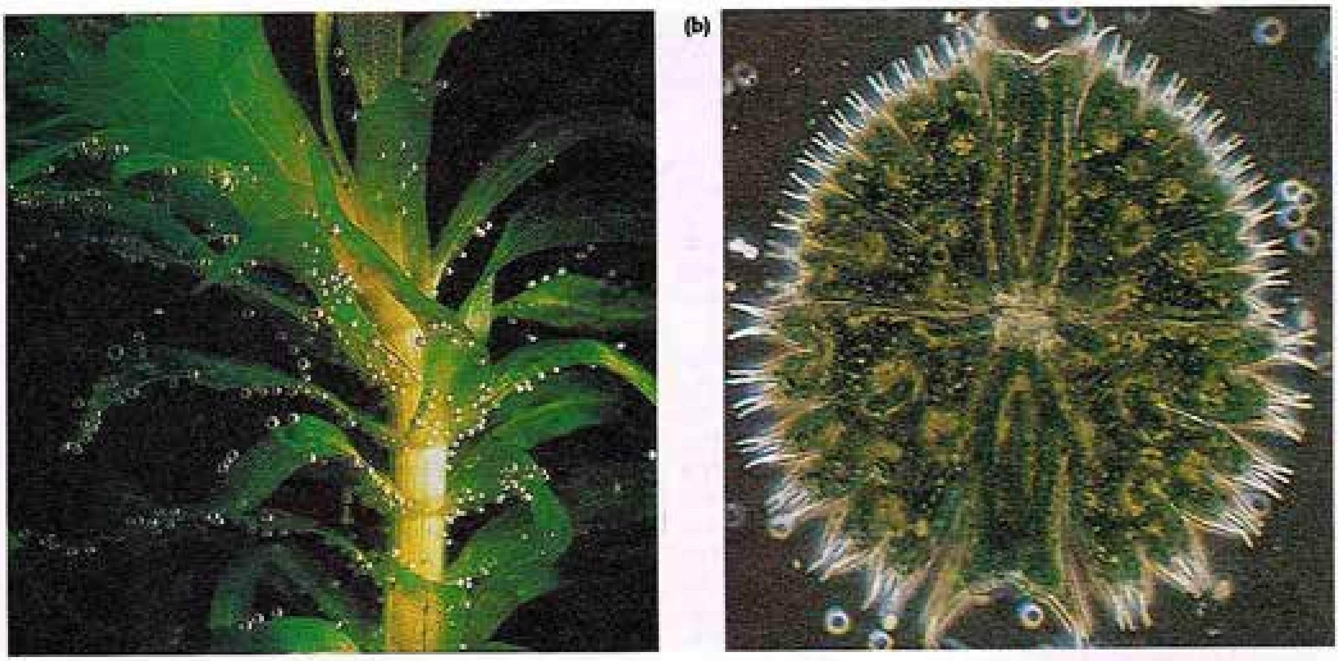


Fig. 6-1. ORGANISMOS FOTOSINTÉTICOS. ***(a)*** *Las burbujas sobre las hojas de esta Elodea, una planta acuática común en estanques y acuarios, son O_2 que se desprende cuando la molécula de agua se escinde durante la primera etapa de la fotosíntesis.* ***(b)*** *Un alga verde de agua dulce del género Micrasterias. En ésta y en otras algas unicelulares, cada célula es un organismo independiente y fotosintético. El color verde se debe a la clorofila que permite capturar la energía radiante de la luz solar en el proceso de fotosíntesis.*

Historia de la biología
Metabolismo - 1930 - 1941

Pero más tarde, en la década de 1930, el microbiólogo holandés Cornelis B. Van Niel (1897-1985), quien trabajaba con bacterias fotosintéticas (fig. 6-2) postuló que la reacción general de la fotosíntesis para todos los organismos fotosintéticos es:

$$CO_2 + 2\,H_2A + \text{luz} \rightarrow (CH_2O) + H_2O + A_2$$

En el caso de las bacterias fotosintéticas, H_2A representa al sulfuro de hidrógeno y en las cianobacterias, algas y plantas, al H_2O (el agua). Este científico propuso que es la rotura de la molécula de agua lo que da lugar a la formación de oxígeno gaseoso y no el dióxido de carbono. Esta brillante especulación fue convalidada experimentalmente poco tiempo después. En 1941, los científicos Samuel Ruben (1913-1943) –de los Estados Unidos– y Martin Kamen (1913-2002) –nacido en Toronto– usaron como marcador un isótopo pesado del oxígeno (^{18}O) y así rastrearon su recorrido en el proceso, desde el agua hasta el oxígeno gaseoso.

En la experiencia dejaron que un grupo de plantas fotosintetizara en presencia de agua con oxígeno marcado ($H_2{}^{18}O$) y que otro grupo realizara este proceso en presencia de dióxido de carbono con oxígeno marcado ($C^{18}O_2$). Cuando analizaron el oxígeno producido en cada grupo de plantas, encontraron que el $^{18}O_2$ se encontraba sólo en el grupo al que se le había administrado $H_2{}^{18}O$. Desde entonces, el concepto general de la fotosíntesis ha permanecido sin cambio.

Desde los primeros decenios del siglo XX fue evidente que la fotosíntesis se realiza en dos etapas principales (ensayo 6-2, *El descubrimiento de las dos etapas de la fotosíntesis*). En la primera, la **etapa lumínica**, la luz inicia una secuencia de transporte de electrones que, por un lado, genera un gradiente de protones a partir de la cual se sintetiza ATP (energía química) y, por otro, reduce la molécula de $NADP^+$ creando una fuerza reductora, el NADPH (fig. 6-3). En la segunda, la **etapa que fija el carbono** (mal llamada etapa oscura), los productos de la primera etapa –el ATP y el NADPH– participan en la producción de azúcares. Si bien la luz no es directamente necesaria para las reacciones de fijación de carbono, muchas de las enzimas que forman parte de esta etapa son reguladas o activadas de forma indirecta por la luz (cuadro 6-1).



Fig. 6-2. LAS BACTERIAS FOTOSINTÉTICAS. *Tiobacterias púrpuras. En estas células, el sulfuro de hidrógeno desempeña el mismo papel que el agua en el proceso fotosintético de las plantas. El sulfuro de hidrógeno (H_2S) se escinde y el azufre se acumula formando glóbulos, visibles dentro de las células.*

Historia de la biología
Metabolismo - 1624, 1771, 1774, 1779 y 1804

Ensayo 6-1

Ningún vegetal crece en vano

Hasta hace aproximadamente 400 años, los observadores del mundo biológico, al notar que los procesos vitales de los animales dependían del alimento que ingerían, pensaban que las plantas tomaban su alimento del suelo, de un modo similar al de los animales. Este concepto fue ampliamente aceptado hasta que el médico belga Jan Baptist van Helmont (1577-1644) ofreció la primera evidencia experimental en contra.

Van Helmont hizo crecer un pequeño sauce en una maceta durante cinco años, a la que sólo le añadía agua. Al final de los cinco años, el sauce había incrementado su peso en 74 kg, mientras que la tierra de la maceta había disminuido su peso en solamente 57 g. Sobre la base de estos resultados, van Helmont concluyó que toda la sustancia de la planta se originaba del agua y no del suelo. Sin embargo, las conclusiones de van Helmont eran demasiado amplias e incompletas. Otros aportes al conocimiento sobre la nutrición vegetal provinieron de estudios de la combustión. Uno de los problemas fascinantes acerca de la combustión era que se concebía que, de alguna manera, este proceso "dañaba" el aire. Por ejemplo, si se hacía arder una vela en un recipiente cerrado, la llama pronto se extinguiría; si luego se colocaba un ratón en este recipiente, moriría.

Uno de los naturalistas que se interesaron en los cambios producidos en el aire por la combustión fue Joseph Priestley (1733-1804), un clérigo y químico inglés. Priestley puso un ramito de menta en el aire en el que había ardido una vela de cera y 10 días más tarde encontró que otra vela podía arder en el mismo aire. Priestley creyó, según su informe, que accidentalmente había descubierto un método de restablecer el aire que había sido dañado por la combustión de las velas. Estos experimentos ofrecieron la primera explicación lógica de cómo el aire permanecía "puro" y era capaz de mantener la vida a pesar de la combustión por incontables incendios y de la respiración de muchos animales. Cuando Priestley fue premiado con una medalla por su descubrimiento, parte de la inscripción decía: "por estos descubrimientos estamos seguros de que ningún vegetal crece en vano... sino que limpia y purifica nuestra atmósfera".

Los informes de Priestley acerca de que las plantas purificaban el aire fueron de gran interés para los químicos pero pronto suscitaron críticas, porque los experimentos no se pudieron confirmar. De hecho, cuando Priestley trató de repetir sus propios experimentos, no obtuvo los mismos resultados. En la actualidad pensamos que debe haber trasladado su equipo a un rincón oscuro de su laboratorio: dado que la velocidad de fotosíntesis depende de la intensidad de luz, la cantidad de oxígeno desprendido debió ser menor.

Fue un médico holandés, Jan Ingenhousz (1730-1799), quien finalmente pudo confirmar el trabajo de Priestley con una adición importante. Encontró que la purificación sólo ocurre en presencia de la luz solar. Las plantas durante la noche o en la sombra, comunicó, "contaminan el aire que las rodea, arrojando un aire dañino para los animales". Observó también que solamente las partes verdes de las plantas restablecían el aire y, sobre la base de experimentos control, que "el Sol de por sí no tiene poder para enmendar el aire sin la concurrencia de las plantas".

Mientras Ingenhousz desarrollaba sus experimentos con plantas, el químico francés Antoine Lavoisier (1743-1794) llevaba a cabo los experimentos que establecieron las bases de la química moderna. Entre los muchos descubrimientos de Lavoisier, los que tuvieron más impacto sobre los estudios de los procesos vegetales se relacionaban con los intercambios gaseosos que ocurren cuando los animales respiran. Trabajando con el matemático francés P. S. Laplace (1749-1827), Lavoisier encerró a un cobayo durante unas 10 horas en una jarra que contenía oxígeno y midió el CO_2 producido. Midió también la cantidad de O_2 consumido por un hombre en actividad y durante el reposo. Con estos experimentos pudo mostrar que la combustión de compuestos de carbono con oxígeno es la fuente real del calor animal y que el consumo de oxígeno se incrementa durante el trabajo físico.

El trabajo de Ingenhousz continuó la carrera prematuramente terminada de Lavoisier, quien fue guillotinado el 8 de mayo de 1794 durante la Revolución Francesa (al juez que presidía el caso se le atribuye el haber dicho: "La República no tiene necesidad de sabios"). Ingenhousz adoptó con rapidez las ideas de Lavoisier acerca de los gases y propuso la hipótesis de que la planta no intercambiaba simplemente "buen aire" por "mal aire", haciendo de este modo al mundo habitable para la vida animal. Durante las horas de luz solar, sugirió, una planta absorbe el carbono del dióxido de carbono, "arrojando al mismo tiempo sólo el oxígeno libre y manteniendo el carbono para sí como alimento".

Nicholas Theodore de Saussure (1767-1845) demostró más tarde que volúmenes iguales de CO_2 y de O_2 se intercambian durante la fotosíntesis y que la planta retiene en verdad el carbono. Mostró también que, durante la fotosíntesis, la planta ganaba más peso que el que podía acumularse por el carbono incorporado como dióxido de carbono. En otras palabras, el carbono en la materia seca de las plantas proviene del dióxido de carbono pero, con igual importancia, el resto de la materia seca, con excepción de los minerales del suelo, proviene del agua. Así se identificaron todos los componentes, dióxido de carbono, agua y luz, y resultó posible representar el proceso mediante la ecuación general de la fotosíntesis.

Fotosíntesis: los cloroplastos y sus tilacoides

En los eucariontes fotosintéticos, las plantas y las algas, la fotosíntesis ocurre en los cloroplastos (figs. 6-4 y 6-5). Como vimos en el capítulo 2, los cloroplastos, al igual que las mitocondrias, son organelas que contienen DNA y la maquinaria necesaria para su replicación y expresión (véase Sección 3), así como ribosomas a partir de los cuales se sintetizan algunas de las proteínas propias de estas organelas.

El número de cloroplastos por célula es variable. El alga eucarionte *Chlamydomonas* tiene un solo cloroplasto muy grande, mientras que una célula de cualquier hoja tiene entre 40 y 50. En un milímetro cuadrado de superficie de una hoja hay alrededor de 500.000 cloroplastos.

Los cloroplastos, como las mitocondrias, están rodeados por dos membranas, la membrana externa y la membrana interna, separadas por un espacio (véase fig. 6-4). La membrana externa es permeable a pequeñas moléculas. La membrana interna, que a diferencia de la mitocondrial es lisa, forma una barrera de permeabilidad. Esta membrana

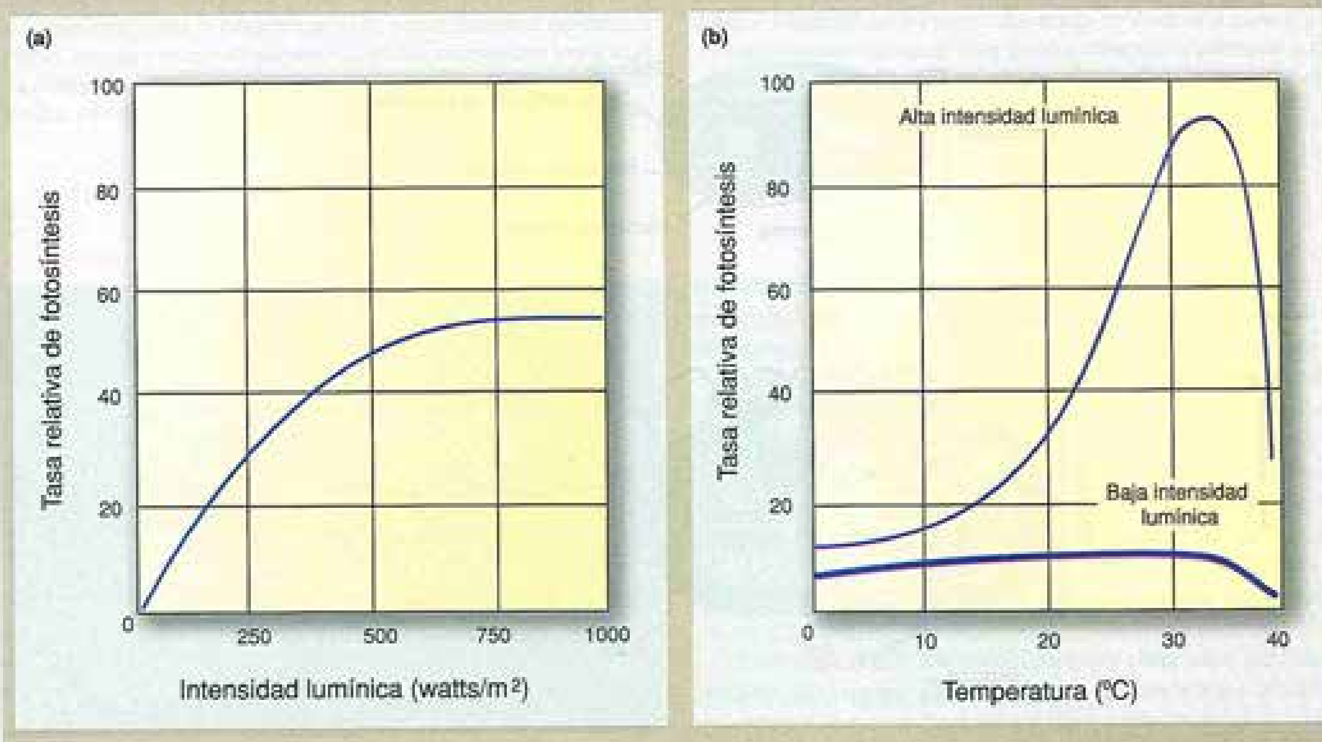
ENSAYO 6-2

El descubrimiento de las dos etapas de la fotosíntesis

La primera evidencia que respalda un mecanismo en dos etapas para el proceso de fotosíntesis fue presentada en 1905 por el fisiólogo botánico inglés F. F. Blackman (1866-1947) y surgió de los resultados de experimentos en los cuales midió la velocidad de fotosíntesis en diferentes condiciones. En primer lugar, Blackman estudió cómo variaba la tasa de fotosíntesis a diversas intensidades de luz, y lo representó en un gráfico. En condiciones de luz tenue a moderada, al aumentar la intensidad lumínica, aumentaba la tasa de fotosíntesis pero, a intensidades mayores, un nuevo incremento en la intensidad de la luz ya no producía un aumento adicional. Blackman estudió luego el efecto combinado de la luz y de la temperatura sobre la fotosíntesis. En condiciones de luz tenue, un incremento de temperatura no tenía efecto. Sin embargo, si incrementaba la luz y también la temperatura, la tasa de fotosíntesis aumentaba en gran medida (véase figura).

Sobre la base de estos experimentos, Blackman sugirió que en la fotosíntesis coexistían al menos dos factores limitantes: la intensidad lumínica y la temperatura. Esta observación condujo a la idea de que en la fotosíntesis intervenían más de un conjunto de reacciones. Había, por una parte, un grupo de reacciones que dependían de la luz, pero que eran independientes de la temperatura. La velocidad de estas reacciones se podía aumentar en el intervalo de luz tenue a moderada, aumentando la intensidad de luz, pero no aumentaba por incrementos en la temperatura. Por otra parte, había un grupo de reacciones que no dependían de la luz, sino de la temperatura. Ambos grupos de reacciones parecían necesarios para el proceso de la fotosíntesis. Al aumentar la tasa de un solo grupo de reacciones, aumentaba la tasa de todo el proceso pero sólo hasta un punto, en el cual el segundo grupo de reacciones comenzaba a retrasar al primero (o sea, se volvía limitante de la velocidad). Era necesario incrementar la velocidad del segundo grupo de reacciones para que el primero ocurriera sin impedimentos.

En los experimentos de Blackman, las reacciones dependientes de la temperatura incrementaban su velocidad a medida que lo hacía la temperatura, pero solamente hasta alrededor de los 30 °C; después, la velocidad comenzaba a disminuir. Sobre la base de esta evidencia experimental se avanzó sobre la idea de que estas reacciones eran controladas por enzimas, dado que el comportamiento del proceso refleja la forma en que se espera que las enzimas respondan a la temperatura (véase cap. 4, fig. 4-17). Esta conclusión demostró luego que era correcta. La evidencia de que la fotosíntesis puede ser influida por distintos factores llevó a distinguir una etapa dependiente de la luz, la etapa llamada de reacciones "lumínicas", y una etapa enzimática, independiente de la luz, las mal llamadas reacciones "oscuras".



(a) Un incremento en la intensidad lumínica por encima de 600 watts por metro cuadrado no produce un incremento correspondiente en la tasa de fotosíntesis. Una curva como la que se muestra aquí indica que algún otro factor, conocido como factor limitante de la velocidad, interviene en el proceso en estudio. En condiciones de campo, la concentración de CO_2 es comúnmente el factor limitante de la velocidad.

(b) A baja intensidad de luz, un incremento en la temperatura no incrementa la tasa de fotosíntesis. A alta intensidad, sin embargo, un incremento en la temperatura tiene un efecto muy pronunciado. A partir de estos datos, Blackman sugirió que la fotosíntesis incluye reacciones dependientes de la luz y reacciones independientes de ella.

Cuadro 6-1. *Resumen de las etapas de la fotosíntesis*

	Condiciones	Ubicación	Proceso	Resultado
Reacciones que capturan energía lumínica	Ocurren sólo en presencia de luz. La absorción de la energía lumínica es indispensable	Tilacoides	La luz que incide sobre el Fotosistema II lanza electrones cuesta arriba. Estos electrones son reemplazados por electrones de moléculas de agua que, al escindirse, liberan O_2. Los electrones luego pasan cuesta abajo, a lo largo de una cadena de transporte de electrones, al Fotosistema I y de éste –nuevamente cuesta abajo– al NADP, que se reduce formando NADPH. Como resultado de este proceso se produce ATP a través de un mecanismo quimiosmótico	La energía de la luz se convierte en energía química que se almacena en enlaces de ATP y NADPH
Reacciones que fijan carbono	Algunas de las reacciones son reguladas de forma indirecta por la luz	Estroma	Ciclo de Calvin. El NADPH y el ATP formados en las reacciones que capturan energía lumínica se utilizan para reducir el CO_2. El ciclo produce gliceraldehído fosfato, a partir del cual pueden formarse glucosa y otros compuestos orgánicos	La energía química del ATP y del NADPH se usa para incorporar carbono a moléculas orgánicas

Figura interactiva

Galería de imágenes

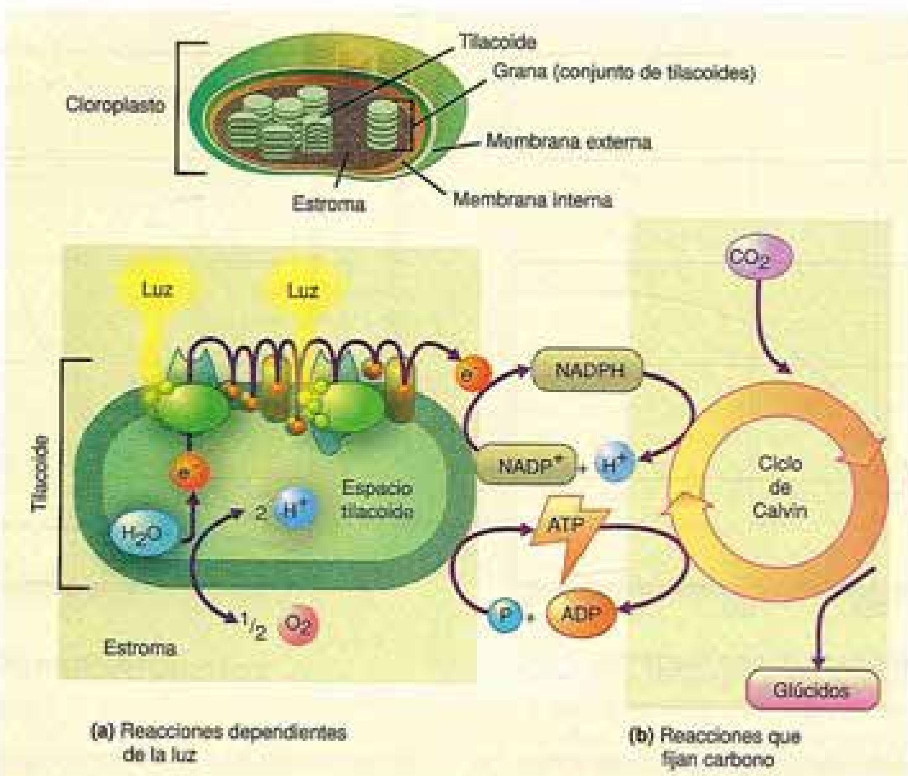


Fig. 6-3. ESQUEMA GLOBAL DE LA FOTOSÍNTESIS. *La fotosíntesis ocurre en dos etapas: las reacciones dependientes de la luz y las reacciones que fijan carbono.* ***(a)*** *En las reacciones dependientes de la luz, la absorción de la energía lumínica por las moléculas de clorofila a en la membrana del tilacoide inicia un transporte de electrones y la formación de un gradiente de protones a partir del cual se produce ATP. Durante este proceso, la molécula de agua se escinde y se liberan moléculas de oxígeno gaseoso. Los electrones son finalmente absorbidos por el $NADP^+$ y se forma NADPH.* ***(b)*** *En las reacciones que fijan carbono, que ocurren en la estroma del cloroplasto, se sintetizan glúcidos a partir del CO_2 y el hidrógeno que transporta el NADPH. Este proceso utiliza la energía del ATP y el NADPH producidos en la etapa dependiente de la luz y, como veremos más adelante, implica una serie de reacciones que constituyen el ciclo de Calvin.*

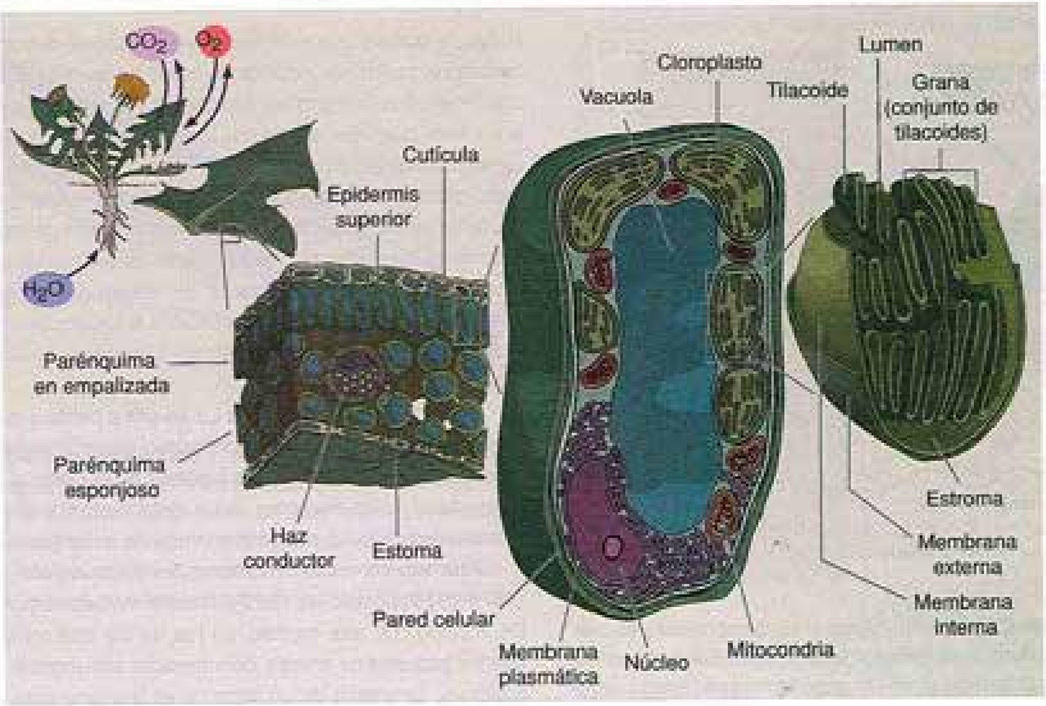


Fig. 6-4. VIAJE DENTRO DE UNA PLANTA. *El diente de león (Taraxacum officinale) es una planta que se puede reconocer por la forma característica de sus hojas. Los tejidos internos de la hoja están cubiertos con una capa cerosa, la cutícula. El O_2, el CO_2 y otros gases entran y salen de la hoja principalmente a través de aberturas especiales, los estomas. Los gases y el vapor de agua llenan los espacios existentes entre las células de la capa esponjosa, entrando y saliendo de las células por difusión. El agua, absorbida por las raíces, entra en la hoja por medio de los vasos xilemáticos del haz conductor, en tanto que los azúcares, producto de la fotosíntesis, dejan la hoja a través de un tejido conductor conocido como floema, y viajan a otras partes de la planta, entre ellas, los órganos no fotosintéticos. La mayor parte de la fotosíntesis se realiza en las células del parénquima en empalizada que se encuentra directamente por debajo de la epidermis superior. Las células tienen una vacuola central grande y numerosos cloroplastos que se mueven dentro de ella, orientándose hacia la luz que es capturada en las membranas de los tilacoides. En la Sección 7 se profundiza sobre la estructura de las plantas.*

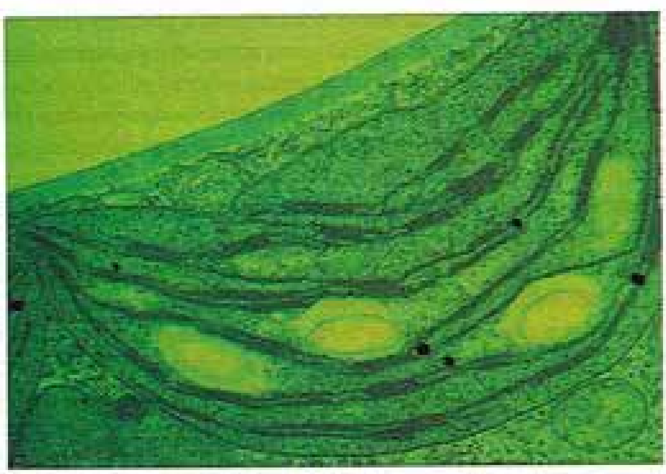


Fig. 6-5. VISTA INTERIOR DEL CLOROPLASTO. *Cada tilacoide consiste en un saco aplanado cuyas membranas contienen clorofila y otros pigmentos. En las plantas y en las algas, los tilacoides son parte de un complejo sistema de membranas y están encerrados en una organela especial, el cloroplasto. En la microfotografía se observan las grana de una célula de una hoja de maíz.*

contiene proteínas transportadoras que regulan el movimiento de sustancias hacia adentro y hacia afuera de la organela. La membrana interna rodea una solución densa, la **estroma**, que difiere en su composición de la del citoplasma celular. En la estroma se encuentran las **membranas tilacoides** que tienen forma de sacos aplanados o discos. En los cloroplastos, los tilacoides se agrupan en pilas llamadas *grana*, intercomunicadas por una membrana tilacoide llamada *lamela*. Las membranas tilacoides encierran un espacio denominado *lumen* que contiene otra solución espesa, distinta en composición de la estroma, (véanse figs. 6-4 y 6-5). Las reacciones luminosas ocurren en los tilacoides y las reacciones que fijan el carbono, en la estroma.

Los procariontes fotosintéticos carecen de cloroplastos, pero tienen tilacoides que pueden tanto formar parte de la membrana celular como estar aislados en el citoplasma, o bien –como ocurre en las cianobacterias– pueden constituir una compleja estructura de la membrana interna.

La naturaleza de la luz

Hace aproximadamente 300 años, el físico inglés Isaac Newton (1642-1727) realizó una experiencia en la que dispersó la luz visible en

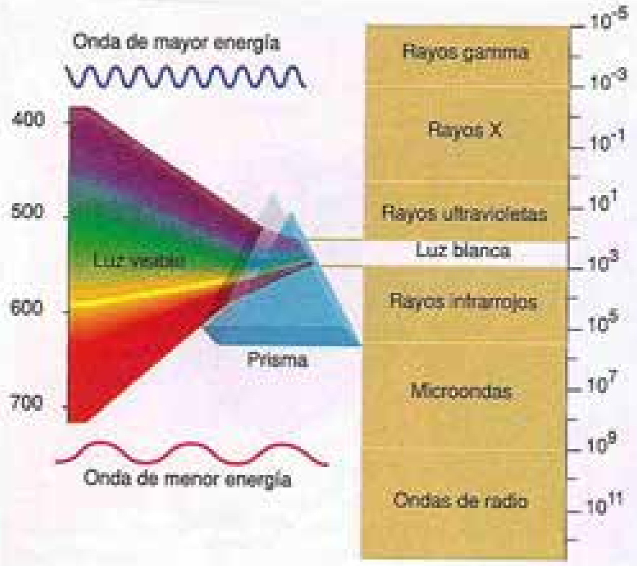


Fig. 6-6. LA LUZ VISIBLE *La luz blanca se separa en sus colores componentes cuando pasa a través de un prisma, produciéndose el "célebre fenómeno de los colores", como lo llamaba Newton. La luz visible es sólo una pequeña porción del espectro electromagnético. Para el ojo humano, el espectro visible va desde la luz violeta –cuyos rayos de longitudes de onda más cortos son de 380 nanómetros– a la luz roja, cuyos rayos visibles de mayor longitud son de 750 nanómetros.*

un espectro de colores haciendo pasar un haz de luz a través de un prisma. Luego, haciendo pasar la luz a través de un segundo prisma, recombinó los colores, y obtuvo nuevamente luz blanca. Con este experimento, Newton demostró que la luz blanca está constituida en realidad por haces luminosos de varios colores diferentes, que van desde el violeta en un extremo del espectro hasta el rojo en el otro. Al pasar a través del prisma, los rayos de diferentes colores se desvían formando ángulos diferentes. Newton creyó que la luz era una corriente de partículas (o, según las llamó, "corpúsculos"), en parte, por su tendencia a viajar en línea recta.

En el siglo XIX, gracias al físico inglés James Clerk Maxwell (1831-1879) pudo saberse que la luz visible es en realidad una parte muy pequeña de un vasto espectro continuo de radiación, el espectro electromagnético (fig. 6-6). Según demostró Maxwell, todas las radiaciones de este espectro actúan como si viajasen en forma de ondas. Las longitudes de onda, o sea, las distancias existentes entre la cresta de una onda y la siguiente, van desde las de los rayos gamma, que se miden en nanómetros (1 nanómetro = 10^{-9} metros), hasta las ondas de radio de baja frecuencia, que se miden en kilómetros (1 kilómetro = 10^3 metros). Dentro del espectro de la luz visible, la luz roja tiene la longitud de onda más larga y la violeta, la más corta. Otra característica en común que tienen estas radiaciones es que, en el vacío, todas viajan a la misma velocidad de 300.000 km/s.

Sin embargo, en 1900 ya era claro que el modelo ondulatorio no resultaba adecuado. Una observación clave había sido realizada en 1887 por el físico alemán Heinrich Hertz: cuando una lámina de cinc se expone a la luz ultravioleta, adquiere carga positiva. Un año más tarde se dedujo que el metal se carga positivamente porque la energía lumínica desaloja electrones, expulsándolos de los átomos del metal. Luego se postuló que este fenómeno, al que se denominó efecto fotoeléctrico, puede ser inducido en todos los metales. Cada metal tiene una longitud de onda crítica característica y, para que ocurra el efecto, la luz tiene que tener esa misma longitud de onda o una más corta. En algunos metales, como el sodio, el potasio y el selenio, la longitud de onda crítica está dentro del espectro de la luz visible y, en consecuencia, la luz visible que incide sobre el metal puede generar una corriente continua de electrones (esta corriente es una corriente eléctrica). Las alarmas contra robo, las cámaras de televisión y las fotocélulas que abren las puertas de los supermercados o los aeropuertos operan basados en este principio de transformar la energía lumínica en energía eléctrica.

El modelo ondulatorio de la luz llevaría a predecir que, cuanto más intensa sea la luz, mayor será la velocidad de emisión de los electrones. Pero se ha demostrado que esta hipótesis no es cierta: el que la luz pueda eyectar o no los electrones de un metal determinado no depende de la intensidad de la luz, sino, como vimos, de su longitud de onda.

Para explicar estos fenómenos, el físico alemán Albert Einstein (1879-1955) postuló en 1905 un nuevo modelo corpuscular de la luz. De acuerdo con este modelo, un haz de luz está compuesto por pequeños paquetes de energía, denominados actualmente *cuantos de luz* o *fotones*. La energía de un fotón no es la misma para todos los tipos de luz, sino que es inversamente proporcional a la longitud de onda: cuanto mayor sea la longitud de onda, menor será la energía. Los fotones de luz violeta, por ejemplo, tienen casi el doble de energía que los fotones de luz roja, que es la longitud de onda visible más larga.

El modelo ondulatorio les permite a los físicos describir matemáticamente ciertos aspectos del comportamiento de la luz y el modelo fotónico permite otro tipo de cálculos y predicciones matemáticas. Estos dos modelos ya no se consideran opuestos uno al otro, sino complementarios, en el sentido de que es necesaria una síntesis de ambos para una descripción completa del fenómeno que conocemos como luz.

La absorción de la luz: los pigmentos y las antenas

Para que la energía lumínica pueda ser utilizada por los sistemas vivos, primero debe ser absorbida. Aquí entran en juego los **pigmentos**. *Un pigmento es cualquier sustancia que absorba luz.*

Algunos pigmentos absorben luz de todas las longitudes de onda y, por lo tanto, nos parecen negros. Otros sólo absorben ciertas longitudes de onda, transmitiendo o reflejando las longitudes de onda que no absorben (fig. 6-7). El patrón de absorción de un pigmento se conoce como el **espectro de absorción** de esa sustancia. Cuando un pigmento absorbe un fotón o cuanto de luz, un electrón de la molécula de pigmento es lanzado a un nivel energético más alto y alcanza un estado "excitado". Para ser absorbido, el fotón tiene que contener una cantidad de energía que iguale a la energía de la transición electrónica, es decir a la energía necesaria para que un electrón pase de un nivel energético dado a otro superior. El estado excitado es inestable: puede mantenerse sólo por períodos muy breves, de alrededor de una millonésima de segundo o aun menos. La energía absorbida puede disiparse como calor, puede reemitirse de inmediato como energía lumínica de mayor longitud de onda –fenómeno conocido como fluorescencia– o puede ser utilizada en una reacción fotoquímica.

La clorofila, el pigmento que hace que las hojas se vean verdes, absorbe luz en las longitudes de onda violeta y azul, y también en el rojo (fig. 6-8). Dado que refleja la luz verde, la vemos verde. Como ya mencionamos, las reacciones luminosas de la fotosíntesis se llevan



Fig. 6-7. LOS COLORES DE LOS OBJETOS. *Cuando la luz incide sobre un objeto pigmentado, parte del espectro de longitudes de onda se absorbe, mientras que otra parte se transmite o se refleja. Los colores que percibimos son los de longitudes de onda correspondientes a la luz transmitida y reflejada. Por ejemplo, un tomate maduro tiene un aspecto rojo porque refleja la parte roja del espectro; la luz del espectro restante es absorbida. Igualmente, las hojas son verdes porque reflejan la luz de la región verde del espectro.*

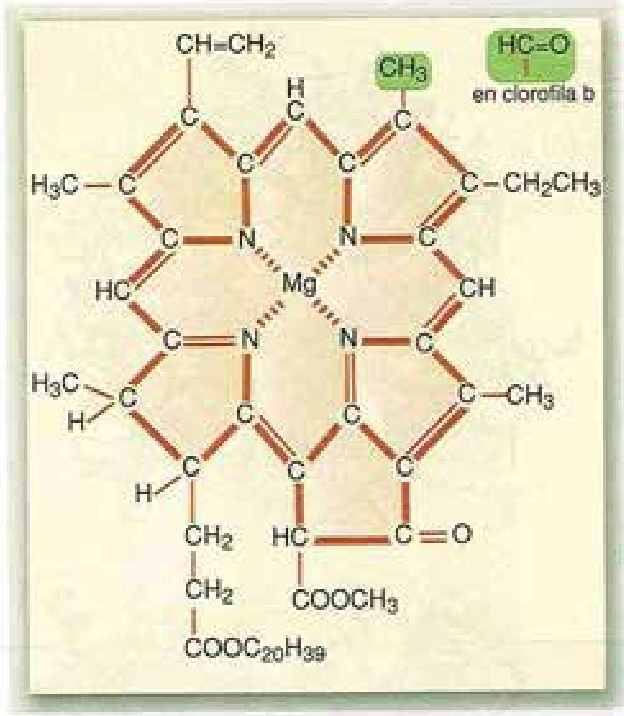


Fig. 6-8. LA MOLÉCULA DE CLOROFILA. *La clorofila contiene un átomo central de magnesio mantenido en un anillo de porfirina. Unido al anillo hay una larga cadena hidrófoba de carbono-hidrógeno que puede ayudar a fijar la molécula a las proteínas de las membranas internas del cloroplasto. La clorofila b difiere de la clorofila a en un grupo aldehído (CHO), en lugar del grupo CH_3 indicado en verde. Los enlaces alternados, simples y dobles, son comunes en los pigmentos como la clorofila.*

Historia de la biología
Metabolismo · 1817 - 1837

a cabo en las membranas de los tilacoides, donde se concentra la clorofila. Todos los tilacoides de un cloroplasto están orientados en forma paralela entre sí. Así, cuando el cloroplasto se desvía hacia la luz, orienta en forma simultánea sus millones de moléculas de pigmento como *antenas electromagnéticas* en miniatura y logra así una recepción máxima.

Hay varios tipos diferentes de clorofila con una ligera variación en su estructura molecular y en su espectro de absorción. En las plantas, la **clorofila *a***, además de colectar la energía luminosa, es el pigmento involucrado directamente en la transformación de la energía lumínica en energía química. La mayoría de las células fotosintéticas contienen un segundo tipo de clorofila, la **clorofila *b***, en las plantas y las algas verdes, y la **clorofila c** en las algas pardas. Las algas rojas y las cianobacterias contienen sólo clorofila *a*. Además, todos los organismos fotosintéticos poseen otros pigmentos llamados **carotenoides**. Uno de los carotenoides que se encuentra en las plantas es el betacaroteno. Los carotenoides son pigmentos rojos, anaranjados o amarillos. En las hojas verdes, su color está enmascarado por las clorofilas, que son más abundantes. En algunos tejidos, sin embargo, como los del tomate maduro, predominan los colores reflejados por los carotenoides. Lo mismo ocurre en las células de las hojas cuando dejan de sintetizar clorofila en el otoño. En las algas rojas y en las cianobacterias existen pigmentos rojos y azules, las *ficobilinas*, que absorben las luces verde-amarilla, amarilla y naranja. En la figura 6-9 se muestra el espectro de absorción de los diversos pigmentos presentes en los organismos fotosintéticos (fig. 6-9).

Las clorofilas y los carotenoides están unidos de forma no covalente a proteínas que atraviesan las membranas de los tilacoides, formando las antenas clorofílicas o "complejos de captación de luz". La determinación reciente de la estructura tridimensional de esta antena permite visualizar la posición de las diferentes moléculas de clorofila y de carotenoides (fig. 6-10a). Las ficobilinas están unidas a proteínas solubles que forman un complejo extramembrana llamado *ficobilisoma* (fig. 6-10b).

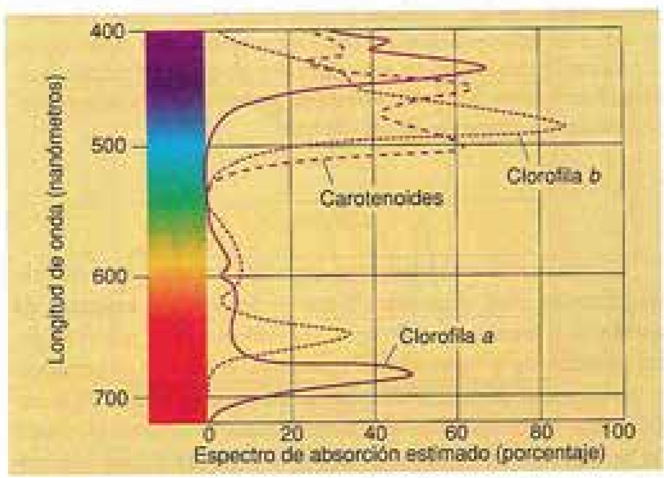


Fig. 6-9. CADA PIGMENTO ABSORBE LA ENERGÍA DE DIFERENTES LONGITUDES DE ONDA. *El espectro de absorción estimado de la clorofila a, de la clorofila b y de los carotenoides dentro del cloroplasto puede calcularse y los resultados mostrarse gráficamente. Combinando los gráficos de cada pigmento, se pueden establecer puntos comparativos. Las dos formas de clorofila absorben las longitudes de onda correspondientes a la luz violeta, azul, naranja y roja. En cambio, los carotenoides absorben las longitudes de onda violeta, azul y verde.*

(a)

(b)

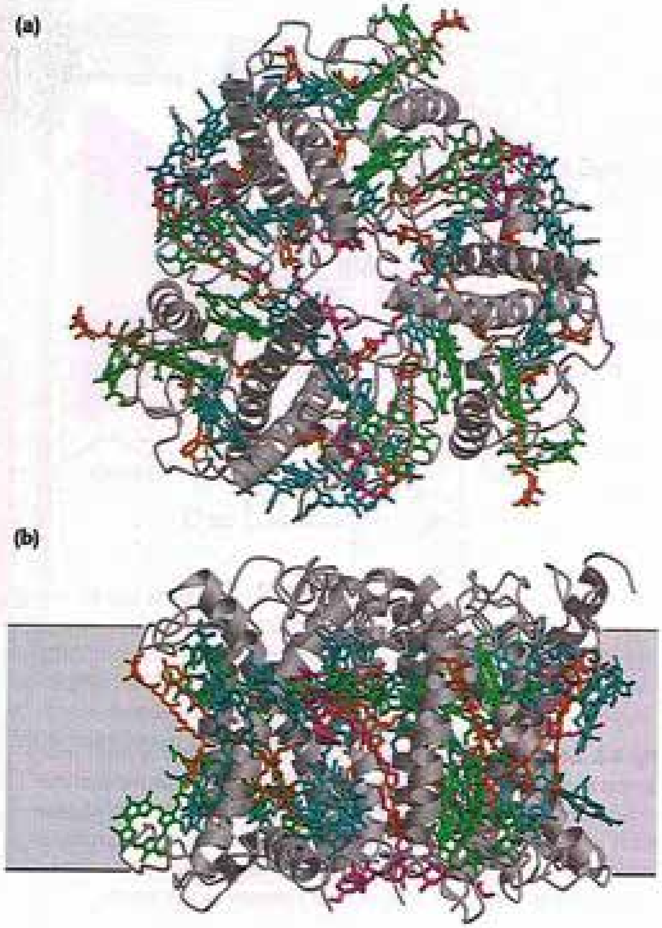


Fig. 6-10. LAS ANTENAS COLECTORAS DE LA LUZ. *Estructura tridimensional de la antena del Fotosistema II: en los tilacoides, la antena del Fotosistema II se presenta como tres unidades polipeptídicas que forman un trímero. Cada polipéptido contiene tres alfahélices (en gris) que atraviesan la membrana y unen moléculas de clorofila a (azul), clorofila b (verdes), carotenoides (naranja) y algunos lípidos (rosa). Las clorofilas de la antena absorben la energía de la luz y la transmiten al centro de reacción. Los carotenoides, además de participar en la captura de la luz, protegen el complejo de un exceso de luz mediante la conversión de la energía sobrante en calor. En* **(a)** *se muestra una vista desde la estroma y en* **(b)** *una vista lateral.*



Fig. 6-11. MEDIDA DEL ESPECTRO DE ACCIÓN DE LA FOTOSÍNTESIS. *Resultados de un experimento realizado en 1882 por T. W. Englemann, que revela el espectro de acción de la fotosíntesis en un alga filamentosa. Al igual que investigadores más recientes, Englemann usó la tasa de producción de oxígeno como parámetro de referencia para medir la tasa de fotosíntesis. A diferencia de sus sucesores, sin embargo, carecía de dispositivos sensibles para detectar oxígeno. Como indicador de oxígeno utilizó bacterias móviles atraídas por este elemento. En lugar del espejo y del diafragma que usaba habitualmente para iluminar los objetos en su microscopio, colocó un "aparato microespectral" que, según indica su nombre, producía un diminuto espectro de colores que se proyectaba sobre el portaobjetos situado en la platina. Luego dispuso un filamento del alga sobre el que incidía toda la amplitud del espectro. Las bacterias buscadoras de oxígeno se congregaron principalmente en las áreas donde las longitudes de onda violeta y roja caían sobre los filamentos de algas. Como se puede ver, el espectro de acción para la fotosíntesis que reveló Englemann mediante este refinado experimento va en paralelo con el espectro de absorción de la clorofila. De estos procedimientos, concluyó que la fotosíntesis depende de la luz absorbida por la clorofila.*

Si medimos la fotosíntesis total efectuada por una hoja a distintas longitudes de onda, obtenemos lo que se denomina el **espectro de acción** de la fotosíntesis (fig. 6-11). Podemos decir que el espectro de acción de la fotosíntesis es la eficiencia relativa de una respuesta biológica, por ejemplo, la liberación de oxígeno, en función de la longitud de onda de los diferentes colores de la luz. Mediante el estudio de los espectros de acción se descubrió la existencia de dos fotosistemas en organismos que liberan O_2 fotosintéticamente.

Postular que existe una relación entre un fenómeno complejo como la fotosíntesis y un pigmento –o conjunto de pigmentos– como las clorofilas y los pigmentos carotenoides requiere, como primer paso, que se pueda demostrar que existe cierta correspondencia entre el *espectro de absorción* de los pigmentos con el espectro de acción de la fotosíntesis. La similitud entre el espectro de absorción de las clorofilas *a* y *b* con el de acción de la fotosíntesis sugiere que, en efecto, existe una vinculación estrecha: en ambos se observan dos picos, uno de ellos en la zona del rojo y otro en la del azul (fig. 6-12). Nótese que, si bien los picos de las clorofilas *a* y *b* son muy pronunciados, no ocurre lo mismo con los picos observados en el espectro de acción de la fotosíntesis. Sin embargo, en la zona en la que la clorofila casi no absorbe luz se ha observado que los carotenoides tienen una gran eficacia de absorción. Esta observación es la que sugirió que estos pigmentos actuarían también en la captación de la luz en las hojas (ensayo 6-3, *Fotosíntesis sin clorofila*).

El transporte de electrones: los fotosistemas y la ATP sintetasa

Flujo no cíclico de electrones

Las plantas, las algas y las cianobacterias poseen en los tilacoides dos complejos llamados **fotosistemas**, formados por proteínas transmembrana (figs. 6-13 y 6-14). Cada fotosistema está formado por una antena colectora de la energía lumínica y un centro de reacción fotoquímico, que contiene una molécula reactiva de clorofila *a* y otras moléculas que participan en las reacciones de oxidorreducción del

Ensayo 6-3

Fotosíntesis sin clorofila

Las halobacterias son células bastoniformes, de aspecto muy similar a *Escherichia coli*. Su mejor crecimiento ocurre en agua muy salada, unas siete veces más salada que el agua de mar. Si la concentración salina se reduce a aproximadamente tres veces la del agua de mar, la pared celular se separa, y si la concentración se reduce aún más, la membrana celular comienza a fragmentarse. Walther Stoeckenius, en la Universidad Rockefeller (Estados Unidos), separó los fragmentos de membrana por centrifugación. Una de las fracciones era púrpura y esto, aunque los investigadores no lo identificaron en ese momento, fue la primera pista acerca de una de las principales fuentes energéticas de las bacterias "amantes" de la sal.

Las halobacterias son aerobias y, por lo tanto, cuando disponen de sustratos apropiados y suficiente oxígeno, oxidan moléculas orgánicas, y se produce ATP por fosforilación oxidativa. Sin embargo, el oxígeno falta con frecuencia en las aguas salitrosas en que viven las halobacterias. El secreto del éxito, se ha mostrado ahora, radica en los manchones púrpura de la membrana celular, que suministran un mecanismo fotosintético alternativo para la producción de ATP. El pigmento fotosintético de las halobacterias no es una forma de clorofila, como en todos los otros organismos fotosintéticos, sino que es retinal, sustancia que también es el pigmento visual del ojo de los vertebrados. La membrana de las halobacterias contiene moléculas de retinal y proteína (el complejo es llamado bacteriorrodopsina).

Cuando la bacteriorrodopsina es excitada por la luz y luego retorna a su nivel energético original, la energía liberada bombea protones a través de la membrana hacia el exterior de la célula. Este bombeo establece un gradiente de protones que impulsa la fosforilación del ADP a ATP, proporcionando así apoyo adicional a la teoría de que el mecanismo quimiosmótico es un mecanismo universal para la regeneración de ATP.



Preparación de criofractura de la membrana de una halobacteria. Las regiones de grano fino que muestran un patrón hexagonal son los manchones de membrana púrpura.

transporte de electrones. En el **Fotosistema I**, la molécula reactiva de clorofila *a* tiene un pico de absorción de alrededor de 700 nanómetros, una longitud de onda ligeramente más larga que el pico habitual de la clorofila. Por esa razón, se la conoce como P_{700}. En el **Fotosistema II**, el pico de absorción de la clorofila reactiva tiene un máximo a 680 nm y se conoce como P_{680}.

Cuando un fotón es absorbido por uno de los pigmentos de la antena, "rebota" rápidamente sobre las otras moléculas de pigmentos del fotosistema hasta que alcanza la clorofila *a* reactiva de un centro de reacción. Cuando esta molécula de clorofila absorbe la energía lumínica, uno de sus electrones salta a un nivel de energía superior y se transfiere a otra molécula, un *aceptor primario de electrones*, también unido a las proteínas del centro de reacción. La molécula de clorofila, al perder un electrón, se oxida y queda cargada positivamente. El aceptor primario de electrones, al ganar un electrón, se reduce y queda cargado negativamente. Luego, cuando transfiere el electrón a otra molécula diferente, un *aceptor secundario de electrones*, el aceptor primario a su vez se oxida. La clorofila será reducida de nuevo por electrones que vienen de otras moléculas llamadas "dadores de electrones". En un flujo de electrones no cíclico, los dos fotosistemas trabajan juntos en forma simultánea y continua, como se muestra en la figura 6-13. Cuando un fotón de luz es atrapado por la clorofila *a* reactiva P_{680} del Fotosistema II, un electrón de esta molécula es transferido al aceptor primario de electrones de este fotosistema. Luego, el electrón será transferido a una serie de transportadores de electrones por medio de reacciones de oxidación y reducción (reac-

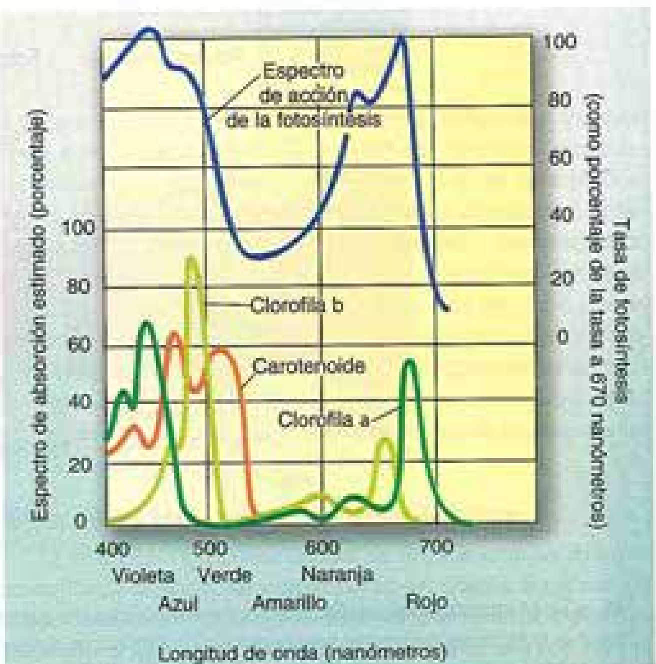


Fig. 6-12. ESPECTRO DE ACCIÓN Y ESPECTRO DE ABSORCIÓN DE PIGMENTOS. *La curva superior muestra el espectro de acción de la fotosíntesis, y las curvas inferiores, los espectros de absorción para la clorofila a, la clorofila b y los carotenoides del cloroplasto. Nótese que el espectro de acción de la fotosíntesis indica que la clorofila a, la clorofila b y los carotenoides absorben la luz usada en la fotosíntesis (Preparado por Govindjee.)*

Galería de imágenes

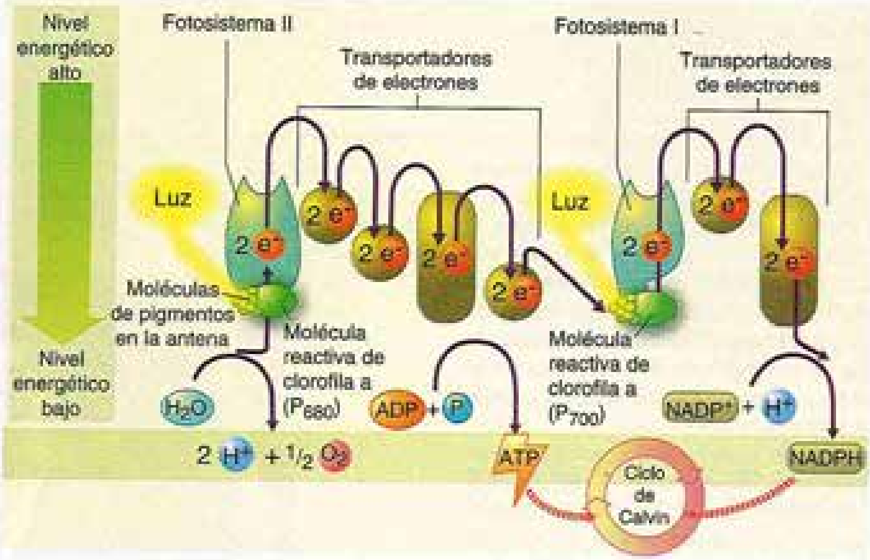


Fig. 6-13. LOS FOTOSISTEMAS TRABAJAN JUNTOS. *La energía lumínica atrapada en la molécula reactiva de la clorofila a del Fotosistema II lanza los electrones a un nivel de energía superior. Estos electrones son reemplazados en la molécula de clorofila a por electrones que provienen indirectamente de moléculas de agua que se escinden liberando además protones (H^+) y gas oxígeno. Los electrones pasan desde el aceptor de electrones primario, a lo largo de una cadena de transporte de electrones, a un nivel de energía inferior, el centro de reacción del Fotosistema I. A medida que pasan a lo largo de esta cadena de transporte de electrones, se forma un gradiente de protones a partir del cual se sintetiza ATP. La energía lumínica absorbida por el Fotosistema I lanza los electrones a otro aceptor primario. Desde este aceptor, los electrones son transferidos mediante otros transportadores al $NADP^+$ y se forma NADPH. Los electrones eliminados del Fotosistema I son reemplazados por los del Fotosistema II. El ATP y el NADPH representan la ganancia neta de las reacciones que capturan energía.*

Galería de imágenes

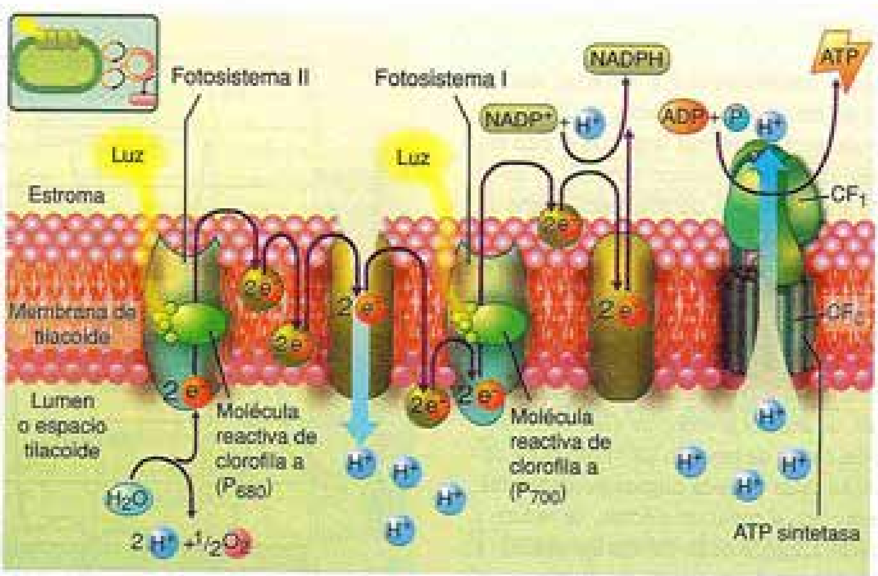


Fig. 6-14. LA FOTOFOSFORILACIÓN. *Moléculas y complejos moleculares que participan de las reacciones directamente dependientes de la luz. Entre ellos, se distinguen los pigmentos, los transportadores de electrones, los Fotosistemas I y II y ciertas enzimas como las ATP sintetasas. La disposición particular de estas moléculas en la membrana tilacoide hace posible la síntesis quimiosmótica del ATP durante la fotofosforilación. En este proceso, los electrones de la molécula reactiva de clorofila a del Fotosistema II son impulsados a niveles energéticos superiores por la energía lumínica. A medida que descienden por una cadena de transportadores de electrones hacia la molécula reactiva de clorofila a del Fotosistema I, la energía que liberan se usa para bombear protones (H^+) desde la estroma al espacio tilacoide. Esto crea un gradiente de protones. Cuando los protones se mueven a favor del gradiente a través del complejo de la ATP sintetasa, desde el espacio tilacoide a la estroma del cloroplasto, el ADP se fosforila a ATP.*

ciones redox) hasta alcanzar el P_{700} del Fotosistema I. Una vez transferido el electrón, el P680+ (reducido) recibe un electrón y vuelve a su estado neutro. Este electrón será cedido por el agua, de forma indirecta, a través de otros dos dadores de electrones, uno de los cuales es un complejo de cuatro átomos de manganeso.

Al mismo tiempo, la molécula reactiva P_{700} del Fotosistema I atrapa un fotón de luz, lo que induce su oxidación. Un electrón del P_{700} es lanzado al aceptor de electrones primario del Fotosistema I que, al recibir el electrón, se reduce. El electrón es entonces transferido a otra serie de transportadores de electrones hasta llegar al $NADP^+$. El electrón eliminado de la molécula P_{700} del Fotosistema I es reemplazado por un electrón proveniente del Fotosistema II.

Así, en las reacciones de la fotosíntesis dependientes de la luz hay un flujo continuo de electrones desde el agua al Fotosistema II, de éste al Fotosistema I y a través del Fotosistema I al $NADP^+$. En diferentes etapas del transporte de electrones, se extraen protones de la estroma que son liberados en el espacio intertilacoide, el lumen. Esto crea un gradiente de protones que no se disipa porque las membranas tilacoides son impermeables a los protones (véase fig. 6-14) (véase cap. 3). La fuerza protón-motriz creada por el gradiente de protones es utilizada por el complejo proteico ATP sintetasa (o ATPasa de tipo F; véase cap. 3, Transportadores impulsados por otras fuentes de energía) para sintetizar ATP a partir de ADP y P. Este complejo está formado por dos componentes funcionales propios del cloroplasto, CF_0 y CF_1. CF_0 es un poro protónico compuesto por varias proteínas transmembrana que permite el paso de protones desde lumen a la estroma. CF_1 es un complejo proteico extramembrana en el que se encuentran los sitios catalíticos de la síntesis de ATP. El movimiento de protones impulsa la formación de ATP a partir de ADP, un proceso quimiosmótico similar al que ocurre en la mitocondria (véase cap. 5, fig. 5-11). La síntesis de ATP a partir de energía lumínica se conoce como **fotofosforilación**.

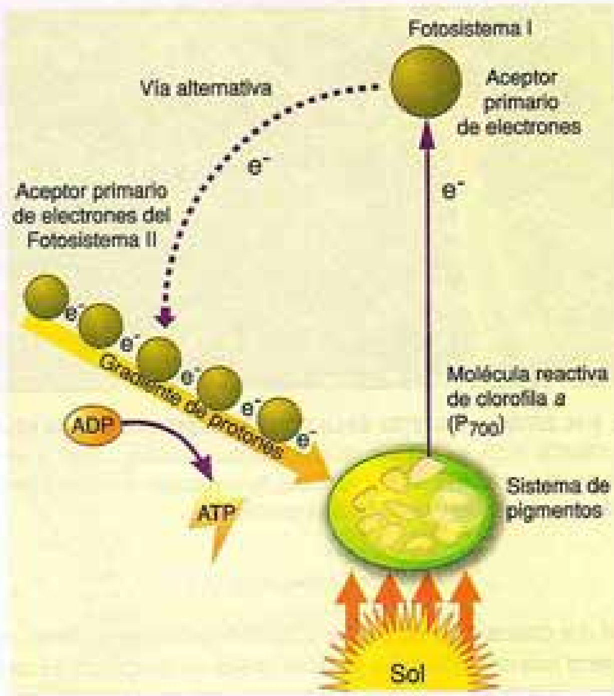


Fig. 6-15. FLUJO CÍCLICO DE ELECTRONES. *Cuando en las células fotosintéticas ocurre el flujo cíclico de electrones, el Fotosistema II es evitado. Sólo se utilizan el Fotosistema I y una parte de la cadena de transporte de electrones entre los dos fotosistemas. Se produce ATP a partir de ADP pero no se libera oxígeno, y el $NADP^+$ no se reduce. En algunas bacterias fotosintéticas, que tienen un solo fotosistema, el flujo cíclico de electrones es el principal mecanismo fotosintético.*

Flujo cíclico de electrones

El Fotosistema I puede trabajar en forma independiente del Fotosistema II. Cuando esto ocurre, no se forma NADPH. En este proceso, llamado flujo cíclico de electrones, los electrones son lanzados del P_{700} al aceptor primario de electrones del Fotosistema I, pero no alcanzan como destino final el $NADP^+$. En cambio, son transferidos a un transportador de electrones intermediario entre los Fotosistemas I y II, desde donde nuevamente son restituidos a la molécula reactiva P_{700} (fig. 6-15). En el transcurso de este pasaje se produce un gradiente de protones cuya fuerza motriz permite la síntesis de ATP. El flujo cíclico de electrones, que produce ATP pero no NADPH, es una ruta alternativa que permite regular la cantidad de ATP y NADPH formados en presencia de luz según la necesidad de las plantas. Esta ruta es predominante en ausencia de $NADP^+$, cuando todo el $NADP^+$ se encuentra reducido a NADPH. Por otra parte, es probable que este proceso aumente la eficiencia en la formación de ATP resultante de la fotosíntesis cuando coexiste con el flujo no cíclico de electrones. Las bacterias fotosintéticas tienen un único fotosistema y, por lo tanto, sólo se produce un flujo cíclico de electrones alrededor de ese fotosistema.

Las reacciones que fijan carbono

El ATP y el NADPH formados en la etapa lumínica de la fotosíntesis se utilizan en la reducción del carbono del CO_2 a un azúcar simple: la glucosa ($C_6H_{12}O_6$). Así, la energía química almacenada temporalmente en las moléculas de ATP y de NADPH se transfiere a moléculas que transportan y almacenan energía en las células de las algas o las plantas. Como resultado de este proceso se forma un esqueleto de carbono a partir del cual pueden construirse una variedad de moléculas orgánicas. La incorporación inicial de CO_2 en compuestos orgánicos se conoce como **fijación del carbono**. El carbono está disponible para las células fotosintéticas en forma de CO_2. Las algas, como la que se muestra en la figura 6-1a, obtienen CO_2 disuelto directamente del agua circundante. En las plantas, el CO_2 del aire llega a las células fotosintéticas a través de aberturas especializadas de las hojas y de los tallos verdes llamadas **estomas** (fig. 6-16).

La vía de los tres carbonos: el ciclo de Calvin

La reducción o fijación del carbono ocurre en la estroma, en forma cíclica. El ciclo de Calvin, llamado así por su descubridor, el químico estadounidense Melvin Calvin (1911-1997), es análogo al ciclo de Krebs (véase cap. 5, fig. 5-9) en el sentido de que en cada vuelta del ciclo se regenera el mismo compuesto inicial, un azúcar de cinco carbonos con dos fosfatos unidos, la ribulosa bifosfato (RuBP).

El ciclo comienza cuando el CO_2 se une a la RuBP, que luego se escinde y forma dos moléculas de fosfoglicerato o PGA (fig. 6-17). Cada molécula de PGA contiene tres átomos de carbono, de ahí proviene el otro nombre del ciclo: *la vía de los tres carbonos* (C_3). La en-

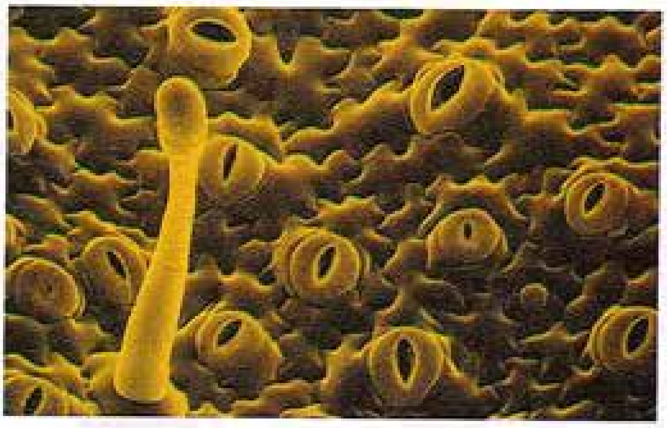


***Fig. 6-16.* ESTOMAS ABIERTOS EN LA SUPERFICIE INFERIOR DE UNA HOJA DE TABACO.** *El CO_2 que será utilizado en la fotosíntesis se difunde a través de estas aberturas celulares hacia las células fotosintéticas. Por ellas también se produce la pérdida de vapor de agua desde las hojas hacia la atmósfera.*

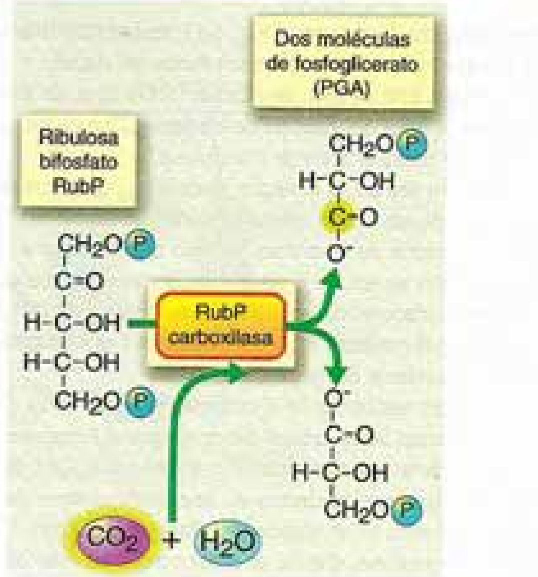


***Fig. 6-17.* COMIENZO DEL CICLO DE CALVIN.** *Calvin y sus colaboradores expusieron algas en proceso de fotosíntesis a CO_2 radiactivo ($^{14}CO_2$) y hallaron que el carbono radiactivo se une primero a la ribulosa bifosfato (RuBP), la cual de inmediato se desdobla y da dos moléculas de fosfoglicerato (PGA). El átomo de carbono radiactivo, indicado en color, aparece en una de las dos moléculas de PGA. Éste es el primer paso del ciclo de Calvin.*

zima que cataliza esta reacción clave, la RuBP carboxilasa o rubisco, representa más del 25% de las proteínas totales del cloroplasto. Se considera que la RuBP carboxilasa es la proteína más abundante del mundo. El ciclo completo se puede observar en la figura 6-18. Como en el ciclo de Krebs, cada paso es catalizado por una enzima específica. En cada vuelta completa del ciclo ingresa una molécula de CO_2, que reacciona con una molécula de RuBP, lo que da lugar a dos compuestos de tres carbonos cada uno. Luego, éstos se reducen merced a la oxidación del NADPH y, finalmente, se regenera una molécula de RuBP. Tres vueltas del ciclo introducen tres moléculas de CO_2, el equivalente de un azúcar de tres carbonos, y producen una molécula de gliceraldehído fosfato, que es el producto inmediato del ciclo de Calvin. Son necesarias seis revoluciones del ciclo, con la introducción de seis moléculas de CO_2, para producir el equivalente de un azúcar de seis carbonos, como la glucosa. Las seis revoluciones del ciclo producen dos moléculas de gliceraldehído fosfato que, a continuación, pueden reaccionar produciendo una molécula de un azúcar de seis carbonos (fig. 6-18).

La ecuación general para la serie de reacciones requeridas para la síntesis de la glucosa es:

$$6\ RuBP + 6\ CO_2 + 18\ ATP + 12\ NADPH + 12\ H^+ + 6\ H_2O \rightarrow 6\ RuBP + glucosa + 18\ Pi + 18\ ADP + 12\ NADP^+$$

Las plantas poseen un mecanismo de control que evita que el ciclo de Calvin degrade inútilmente ATP y NADPH durante la noche, cuando no son sintetizados por las reacciones lumínicas. Algunas enzimas del ciclo, incluida la RuBP carboxilasa, están reguladas en forma indirecta por la luz, a través del pH óptimo de funcionamiento y la concentración de iones Mg^{2+}, o son activadas por un transportador de electrones reducido en la etapa lumínica. Como consecuencia, la luz estimula en forma indirecta el ciclo de Calvin y las reacciones de fijación de carbono son inhibidas en la oscuridad.

La fotorrespiración, reducción de la eficiencia fotosintética

Cuando hay suficiente CO_2, la RuBP carboxilasa o rubisco lo fija eficientemente, integrándolo al ciclo de Calvin. Sin embargo, cuando la concentración de CO_2 en la hoja es baja en relación con la concentración de O_2, esta misma enzima cataliza la reacción de la RuBP con el O_2 y no con el CO_2. La función de la oxigenasa se ve favorecida a temperaturas altas, superiores a 28 °C. Esta reacción da comienzo a un proceso que ocurre en los peroxisomas y en las mitocondrias y que se conoce como **fotorrespiración**, por el que se forman compuestos intermedios que, consumiendo ATP, dan lugar a la producción de CO_2 y H_2O (fig. 6-19).

En condiciones atmosféricas normales, hasta el 25% del carbono fijado durante la fotosíntesis se reoxida a CO_2 durante la fotorrespiración, por lo que este proceso reduce en gran medida la eficiencia fotosintética de las plantas.

Las plantas C_4: la vía de los cuatro carbonos

Como vimos, en la mayoría de las plantas, el primer paso en la fijación del carbono es la unión del CO_2 a la RuBP y su entrada en el ciclo de Calvin. Sin embargo, algunas plantas unen primero el CO_2 al fosfoenolpiruvato (PEP) y se forma un compuesto de cuatro carbonos, el ácido oxalacético, que luego es convertido en malato. Esto ocurre en las células del mesófilo. El malato pasa a niveles más profundos dentro de la hoja, a las células de la vaina, donde pierde un grupo carboxilo y el CO_2 liberado finalmente ingresa en el ciclo de Calvin. Las plantas que utilizan esta vía, también conocida como la *vía de Hatch-Slack*, se denominan comúnmente **plantas C_4** o de cuatro carbonos, para diferenciarlas de las plantas C_3, en las cuales el carbono se une primero a la RuBP y forma el compuesto de tres carbonos, el fosfoglicerato o PGA.

Este proceso, que se resume en las figuras 6-20 y 6-21, separa físicamente la captura de CO_2 por parte de la planta de las reacciones del ciclo de Calvin e involucra un gasto de ATP (figs. 6-20 y 6-21).

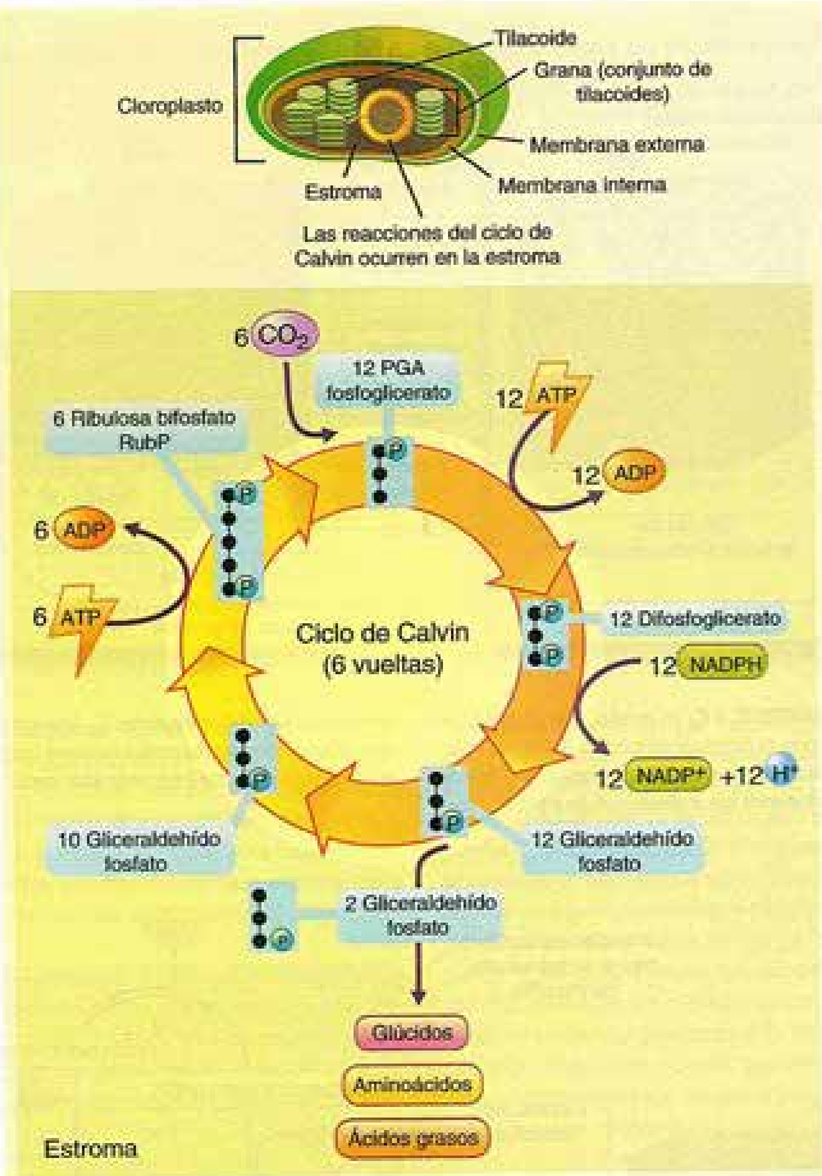


Fig. 6-18. RESUMEN DEL CICLO DE CALVIN. *En cada "vuelta" completa del ciclo ingresa una molécula de CO_2. Aquí se resumen seis ciclos, el número requerido para elaborar dos moléculas de gliceraldehído fosfato, que equivalen a un azúcar de seis carbonos. Se combinan seis moléculas de ribulosa bifosfato (RuBP), un compuesto de cinco carbonos, con seis moléculas de CO_2 y se producen seis moléculas de un intermediario inestable que pronto se escinde en doce moléculas de fosfoglicerato, un compuesto de tres carbonos. Estos últimos se reducen a doce moléculas de gliceraldehído fosfato. Diez de estas moléculas de tres carbonos se combinan y se regeneran para formar seis moléculas de cinco carbonos de RuBP. Las dos moléculas "extra" de gliceraldehído fosfato representan la ganancia neta del ciclo de Calvin. Estas moléculas son el punto de partida de numerosas reacciones que pueden implicar, por ejemplo, la síntesis de glúcidos, aminoácidos y ácidos grasos. La energía que impulsa al ciclo de Calvin proviene del ATP y el NADPH producidos por las reacciones de captura de energía en la primera etapa de la fotosíntesis.*

Galería de imágenes

Historia de la biología
Metabolismo · 1957

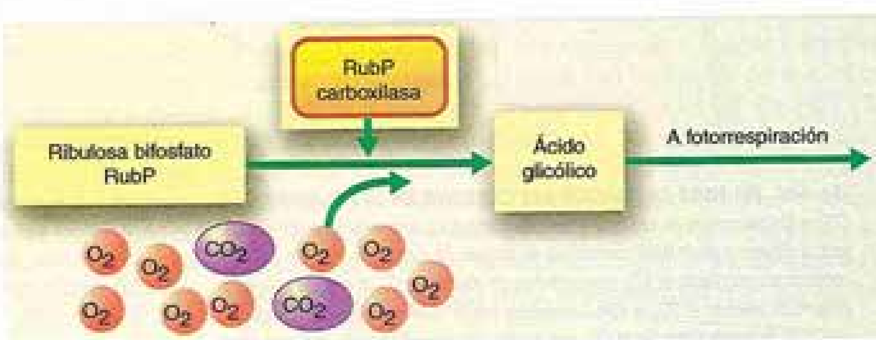


Fig. 6-19. LA FOTORRESPIRACIÓN. *Cuando la concentración de CO_2 de la hoja es baja en relación con la concentración de oxígeno, la enzima RuBP carboxilasa cataliza la reacción de la RuBP con el oxígeno y no con el CO_2. Esta reacción lleva a la formación de ácido glicólico, el sustrato para la fotorrespiración.*

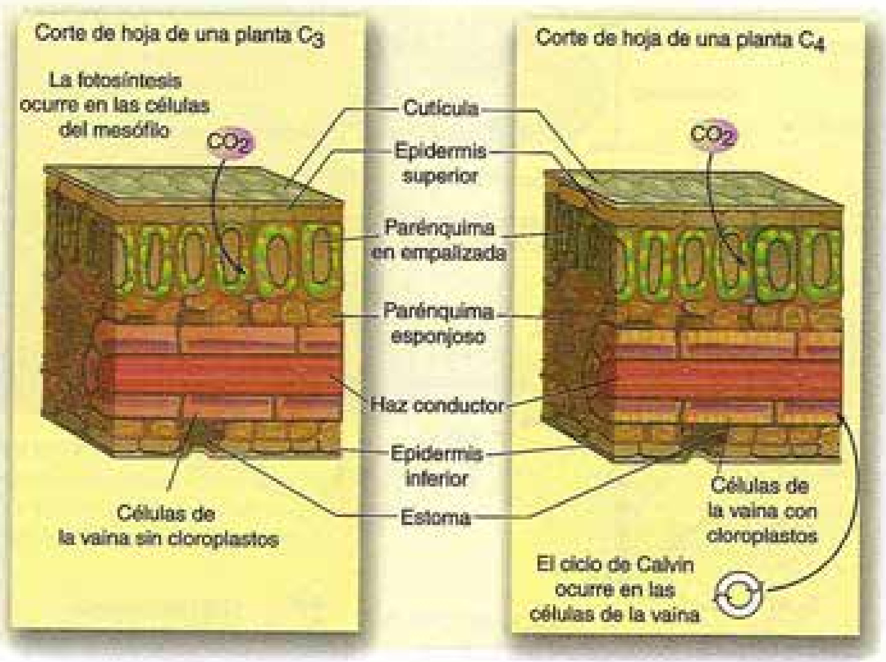


Fig. 6-20. ANATOMÍA DE LAS PLANTAS C_3 Y C_4. *En las hojas de las plantas C_3, el proceso completo de la fotosíntesis ocurre en las células del mesófilo. En cambio, en las plantas C_4, la fijación inicial del carbono ocurre en las células del mesófilo y el ciclo de Calvin se lleva a cabo en las células de la vaina que, a diferencia de las plantas C_3, contienen cloroplastos. Así, en las plantas C_4, la concentración de CO_2 en las células de la vaina es suficientemente alta como para que se produzca fotosíntesis incluso en días secos o calurosos, en los que los estomas están cerrados.*

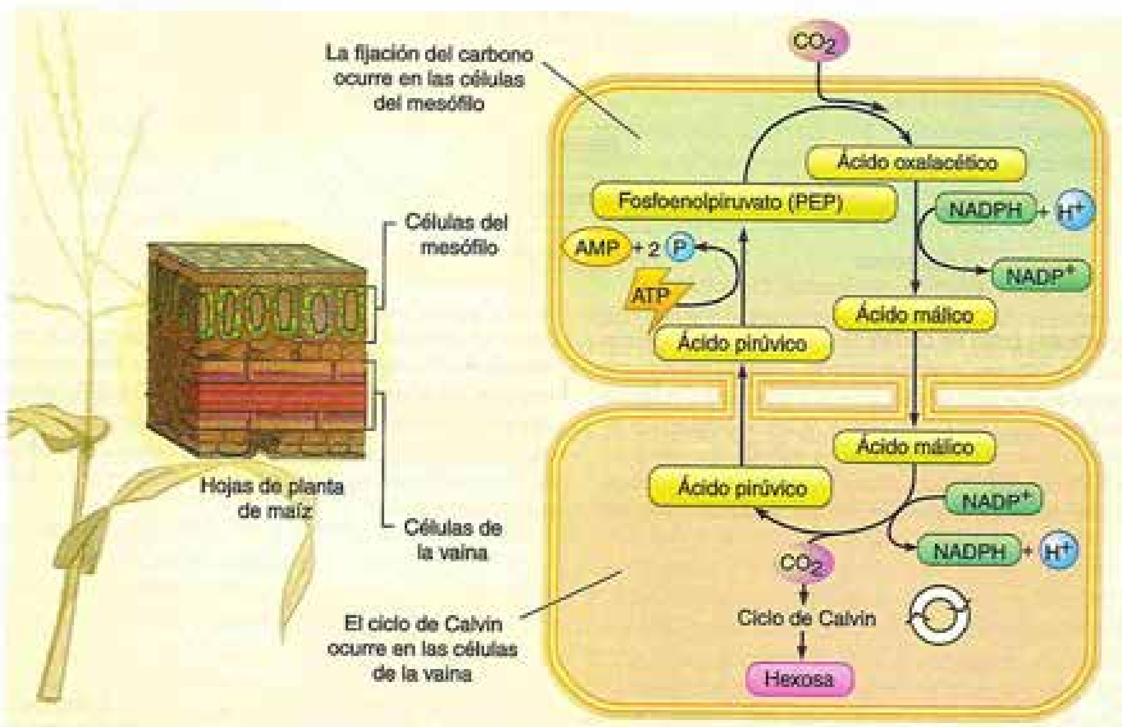


Fig. 6-21. VÍA PARA LA FIJACIÓN DEL CARBONO EN LAS PLANTAS C_4. *El CO_2 se fija primero en las células del mesófilo como ácido oxalacético. La PEP carboxilasa, a diferencia de la RuBP carboxilasa, es incapaz de incorporar O_2. Aun con concentraciones muy bajas de CO_2 y en presencia de abundante O_2, la enzima trabaja rápidamente uniendo el CO_2 al PEP. Comparada con la RuBP carboxilasa, en presencia de O_2, la PEP carboxilasa fija el CO_2 más rápido y en concentraciones menores, manteniendo baja la concentración de CO_2 dentro de las células cercanas a la superficie de la hoja. El ácido oxalacético se transforma en ácido málico, que es transportado a las células de la vaina, donde libera CO_2. El CO_2 así formado entra en el ciclo de Calvin. El ácido málico se transforma en pirúvico que regresa a la célula del mesófilo, donde es fosforilado a PEP.*

Cuadro 6-2. *Fotosíntesis en las plantas C_3 y C_4*

	Plantas C_3	Plantas C_4
Aceptor primario del CO_2	RuBP	PEP
Enzima que cataliza la captura de CO_2 en el mesófilo	RuBP carboxilasa	PEP carboxilasa
Primer producto de la fijación del CO_2	PGA (compuesto de tres carbonos)	Ácido oxalacético (compuesto de cuatro carbonos)
Primer producto del ciclo de Calvin	PGA (compuesto de tres carbonos)	PGA (compuesto de tres carbonos)
Sitio donde ocurre el ciclo de Calvin	Células del mesófilo	Células de la vaina del haz conductor
Fotorrespiración	Frecuentemente mayor	Frecuentemente menor

Cabría preguntarse por qué las plantas C_4 adquirieron y conservaron, por evolución, un método energéticamente tan costoso –y tan sofisticado– para aportar CO_2 al ciclo de Calvin. Para dar respuesta a este interrogante, debemos considerar las condiciones del medio ambiente al que las plantas pueden estar expuestas y las propiedades de la PEP carboxilasa y de la RuBP carboxilasa, enzimas que catalizan el primer paso de las reacciones de fijación del carbono en las plantas C_4 y C_3, respectivamente.

Las plantas C_4 han evolucionado de preferencia en los trópicos y están especialmente bien adaptadas a intensidades lumínicas y temperaturas altas, así como a las sequías. En estas condiciones, el CO_2 está poco disponible para las células que fotosintetizan. El CO_2 entra en la hoja por los estomas que se abren y se cierran según la intensidad lumínica y la cantidad de agua disponible. A través de los estomas, las hojas de las plantas también pierden agua en forma de vapor. Cuando la temperatura es alta y la humedad escasa, las plantas limitan la pérdida de agua cerrando sus estomas, pero al hacerlo también limitan la entrada de CO_2. Por otra parte, cuando las plantas crecen unas muy cerca de otras, la concentración de CO_2 en el aire que rodea a las hojas puede alcanzar niveles bajos debido a la actividad fotosintética.

Por otra parte, sabemos que las plantas C_4 cuentan con la enzima PEP carboxilasa. Esta enzima, a diferencia de la RuBP carboxilasa, es incapaz de incorporar O_2. Aun con concentraciones muy bajas de CO_2 y en presencia de abundante oxígeno, la enzima trabaja rápidamente uniendo el CO_2 al PEP. Comparada con la RuBP carboxilasa, en presencia de O_2, la PEP carboxilasa fija el CO_2 más rápido y a niveles más bajos, manteniendo baja la concentración de CO_2 dentro de las células cercanas a la superficie de la hoja. Esto maximiza el gradiente de CO_2 entre estas células y el aire exterior. Así, cuando los estomas están abiertos, el CO_2 se difunde con rapidez al interior de la hoja impulsado por el gradiente de potencial químico. Aun en situaciones en las que los estomas están cerrados, la mayor parte del tiempo (como cuando el clima es cálido y seco), la planta con un metabolismo C_4 incorporará –en el poco tiempo disponible– más CO_2 por unidad de tiempo que una planta que tiene metabolismo C_3. El intervalo óptimo de temperatura para la fotosíntesis C_4 es mucho más amplio que para la fotosíntesis C_3 y las plantas C_4 prosperan incluso a temperaturas que finalmente serían letales para muchas especies C_3. Debido a su mayor eficiencia en el uso del dióxido de carbono en esas condiciones climáticas, las plantas C_4 pueden alcanzar la misma tasa fotosintética que las C_3, aun teniendo aberturas estomáticas más pequeñas y, por lo tanto, con una pérdida de agua considerablemente menor (cuadro 6-2).

Tal vez el ejemplo más familiar de la capacidad competitiva de las plantas C_4 se observa en los céspedes durante el verano. En ciudades como Buenos Aires, los céspedes son principalmente del tipo C_3, como la poa de los prados (*Poa pratensis*). Cuando los días de verano se hacen más cálidos y secos, estas gramíneas –de hojas finas verdeoscuras– frecuentemente son ahogadas por el rápido crecimiento de la gramilla (*Cynodon dactylon*) que malogra el césped a medida que se extienden sus plantas, de hojas más anchas y verdeamarillentas. No nos causará sorpresa el saber que este último pasto es C_4.

Las plantas CAM

En condiciones de extrema sequedad, ciertas plantas abren los estomas por la noche y los cierran durante el día, mecanismo que impide la pérdida excesiva de agua. Como ya mencionamos, el cierre de los estomas en las horas de mayor temperatura reduce la pérdida de agua por transpiración, pero impide el intercambio de gases para la fotosíntesis. En muchas plantas de ambientes secos existe una vía metabólica llamada **metabolismo ácido de las crasuláceas** o **fotosíntesis CAM**. Este proceso tiene lugar en numerosas especies de orquídeas, en el ananá y en los claveles del aire, así como en muchos otros vegetales menos conocidos (fig. 6-22). En este tipo de plantas, la asimilación del CO_2 ocurre de noche, cuando, a pesar de estar abiertos los estomas, la pérdida de agua por transpiración es mínima. El CO_2 reacciona con el PEP en una reacción catalizada por la enzima PEP carboxilasa y se forma ácido málico que se almacena en las vacuolas. Durante el día, las vacuolas liberan el ácido málico que luego es descarboxilado y el CO_2 así liberado se integra al ciclo de Calvin.



Fig. 6-22. ***PLANTA CON METABOLISMO CAM, SEDUM SP.***

Utilización de los productos de la fotosíntesis

El gliceraldehído fosfato, el azúcar de tres carbonos producido por el ciclo de Calvin, puede parecer acaso una recompensa insignificante frente a toda la actividad enzimática de la célula y a nuestro propio esfuerzo intelectual por entenderlo. Sin embargo, esta molécula y las que derivan de ella suministran la fuente energética para virtualmente todos los sistemas vivos y el esqueleto de carbono básico a partir del cual puede sintetizarse la gran diversidad de moléculas orgánicas.

Las moléculas de gliceraldehído fosfato a menudo se integran en glucosa o fructosa, siguiendo una secuencia que en muchos de sus pasos es la inversa de la secuencia de la glucólisis descrita en el capítulo anterior. En el citosol, las células vegetales elaboran, a partir de estos azúcares de seis carbonos, almidón y celulosa que se utiliza para sus propios fines y sacarosa que se exporta a otras partes del cuerpo de la planta. Las células animales los almacenan como glucógeno. Todas las células usan azúcares, incluidos el gliceraldehído fosfato y la glucosa para la elaboración de otros carbohidratos, grasas y otros lípidos y, con la adición de nitrógeno, para elaborar aminoácidos y bases nitrogenadas. Finalmente, como ya vimos en el capítulo anterior, la oxidación del carbono fijado durante la fotosíntesis es la fuente de la energía del ATP para los organismos heterótrofos y para las células heterótrofas de las plantas.

El balance entre la fotosíntesis y la respiración

La respiración celular y la fotosíntesis se encuentran en estrecha interconexión. En tanto que la fotosíntesis es el punto de captura de energía de las plantas y –por extensión– de casi la totalidad de los seres vivos, la respiración es el sistema mediante el cual todos los seres vivos consumen la energía almacenada en los enlaces químicos. En las plantas, ambos procesos ocurren en forma simultánea. En consecuencia, para que las plantas puedan crecer, la fotosíntesis debe exceder la velocidad de la respiración. A muy bajas concentraciones de CO_2 o a muy bajas intensidades de luz, la cantidad de energía capturada por la fotosíntesis será igual o menor que la consumida a través de la respiración. La intensidad lumínica a la cual se igualan las velocidades de fotosíntesis y de respiración se define como el *punto de compensación* para la luz. De manera similar, el punto de compensación para el CO_2 se define como la concentración de CO_2 a la cual se igualan las velocidades de ambos procesos. Por debajo del punto de compensación de la luz o del CO_2, la respiración excede la fotosíntesis. Es importante considerar que las raíces u otros órganos subterráneos, como los tubérculos de papa y las flores y frutos, no realizan fotosíntesis. Por lo tanto, las plantas, para mantenerse y crecer, necesitan que la tasa de fotosíntesis exceda largamente la tasa de respiración.

Estos procesos metabólicos son sólo algunos de los que ocurren en los seres vivos, en este caso, las plantas. Continuamente, una enorme cantidad de reacciones ocurren en las células. En las próximas secciones nos centraremos en las bases genéticas, que, por medio de las proteínas (muchas de las cuales funcionan como enzimas), "comandan" estos mecanismos metabólicos (recuadro 6-1, *La fotosíntesis y la tala de bosques y selvas*).

Recuadro 6-1

La fotosíntesis y la tala de bosques y selvas

C/S

Como veremos en la Sección 8, la tala de bosques o selvas en la actualidad tiene un efecto devastador a escala global. Los bosques actúan como sumideros de dióxido de carbono que se incorpora a través de la fotosíntesis. La creciente reducción del área ocupada por bosques y selvas, sumada al constante incremento en la liberación masiva de gases de la combustión, contribuyen a incrementar el efecto invernadero (véase ensayo 49-3, cap. 49). Además, cuando se tala una selva se liberan grandes cantidades de CO_2 debido a la oxidación de su biomasa (ya sea por combustión, si es quemada, o por la acción de los descomponedores). De esta manera, los procesos metabólicos y, en particular, la fotosíntesis se encuentran en la base de grandes problemáticas ambientales globales de la actualidad que, como veremos, adquieren una significación dramática cuando se analizan en conjunto con otras actividades humanas que afectan al medio ambiente.

En otro sentido, investigaciones recientes prometen sustentar la explotación de una nueva fuente de energía basada en el proceso de fotosíntesis. La realización de un proceso tecnológico que permita la producción de hidrógeno a partir de luz, agua, dióxido de carbono y algas (producción fotobiológica) podría constituir una gran fuente biológica de energía renovable y sustentable, sin emisiones de los principales gases que incrementan el efecto invernadero (si bien el vapor de agua es un gas involucrado en el efecto invernadero) ni contaminación. Para llevar a cabo este proyecto a gran escala, es necesario realizar investigaciones que permitan desarrollar reactores biológicos, explorar la posibilidad de introducir modificaciones genéticas que mejoren la eficiencia y profundizar los conocimientos científicos y empíricos en torno del proceso de la fotosíntesis en condiciones diferentes de aquellas en las que se encuentran los microorganismos en ambientes naturales.

En síntesis

Visión general de la fotosíntesis: sus etapas

1. Los organismos fotosintéticos productores de O_2 usan energía lumínica, CO_2 y agua para producir la materia orgánica necesaria para su alimentación. El O_2 que liberan se forma con átomos provenientes del agua.

2. La fotosíntesis se realiza en dos etapas: la lumínica, en la que se utiliza la energía de la luz para sintetizar ATP y NADPH, y la fijadora de carbono, que utiliza los productos de la primera etapa para la producción de azúcares.

La fotosíntesis se realiza en los cloroplastos: los tilacoides

3. En los eucariontes, la fotosíntesis se realiza en los cloroplastos, organelas que poseen una membrana externa y otra interna. La membrana interna rodea una solución densa, la estroma, donde se encuentran las membranas tilacoides, que tienen forma de sacos aplanados dispuestos en forma apilada. Las reacciones de la etapa lumínica ocurren en los sacos tilacoides y las que fijan el carbono, en la estroma.

4. Los sacos tilacoides de los procariontes fotosintéticos pueden formar parte de la membrana celular, estar aislados en el citoplasma o constituir una compleja estructura de la membrana interna.

La naturaleza de la luz

5. El modelo ondulatorio de la luz les permite a los físicos describir matemáticamente ciertos aspectos del comportamiento de la luz y el modelo fotónico permite otro tipo de cálculos y predicciones matemáticas. Estos dos modelos ya no se consideran opuestos uno al otro, sino complementarios, en el sentido de que es necesaria una síntesis de ambos para una descripción completa del fenómeno que conocemos como luz.

6. Los sistemas vivos absorben la energía lumínica mediante el uso de pigmentos. Los organismos fotosintéticos tienen distintos tipos de pigmentos: la clorofila, que se encuentra en los sacos tilacoides, los carotenoides y las ficobilinas. Existen diferentes tipos de clorofila: la clorofila *a*, que colecta energía luminosa y está involucrada en la transformación de energía lumínica en química; la clorofila *b*, presente en las plantas y las algas verdes, y la clorofila *c* de las algas marrones.

7. La correspondencia entre el espectro de absorción de las clorofilas *a* y *b* y el espectro de absorción de la fotosíntesis indica una estrecha relación entre ésta y aquéllas (en ambos casos se observan dos picos, uno en la zona del rojo y otro en la del azul). Los carotenoides absorben en forma muy eficiente longitudes de onda que no son absorbidas por la clorofila.

El transporte de electrones: los fotosistemas y la ATP sintetasa

8. Los organismos fotosintéticos poseen dos fotosistemas, cada uno formado por una antena colectora de luz y un centro de reacción fotoquímico que incluye una molécula de clorofila *a*. Ambos fotosistemas se diferencian por el pico de absorción de la clorofila: el Fotosistema I lo presenta a 700 nm; el Fotosistema II, a 680 nm.

9. En un flujo no cíclico de electrones, los dos fotosistemas trabajan en forma simultánea y continua. Así se produce un flujo permanente de electrones desde el agua al Fotosistema II, de éste al Fotosistema I y de este último al $NADP^+$.

10. Durante el transporte de electrones, los protones presentes en la estroma son enviados al espacio intertilacoide, creando un gradiente cuya energía se utiliza para sintetizar ATP. La síntesis de ATP a partir de energía lumínica se conoce como fotofosforilación.

11. Cuando los dos fotosistemas trabajan en forma independiente, se forma un flujo cíclico de electrones. En este caso no se forma NADPH, pero se sintetiza ATP. Es una ruta alternativa que permite regular la cantidad de NADPH y ATP formados en presencia de luz y, probablemente, aumenta la eficiencia en la formación de ATP cuando coexiste con el flujo no cíclico de electrones.

En síntesis (Cont.)

Las reacciones que fijan carbono

12. El ATP y el NADPH formados durante el transporte de electrones se utilizan en la reducción del CO_2 a glucosa. La incorporación de CO_2 en compuestos orgánicos se conoce como fijación del carbono y ocurre en forma cíclica (ciclo de Calvin). En las plantas verdes, el CO_2 llega a las células fotosintéticas a través de aberturas especializadas llamadas estomas.

13. El ciclo de Calvin comienza con la unión del CO_2 a una molécula de cinco carbonos (ribulosa bifosfato), que luego se divide en dos moléculas de tres carbonos (fosfoglicerato). Cada seis vueltas del ciclo se introducen seis moléculas de CO_2 y se producen dos moléculas de un azúcar de tres carbonos (gliceraldehído fosfato).

14. Las plantas poseen un mecanismo de control que evita que el ciclo de Calvin ocurra durante la noche. La luz lo estimula indirectamente y las reacciones de fijación de carbono son inhibidas en la oscuridad.

15. La fotorrespiración ocurre cuando la concentración de CO_2 en la hoja es baja en relación con la de O_2. Consiste en la oxidación de la ribulosa bifosfato, con formación de CO_2 y agua. Es un proceso que disminuye la eficiencia fotosintética de las plantas.

16. En las células del mesófilo de las plantas C_4, el CO_2 se une a un compuesto de tres carbonos (fosfoenolpiruvato) y forma oxalacetato. Este último se convierte en malato y pasa a zonas más profundas de la hoja, donde libera CO_2 que ingresa en el ciclo de Calvin. Este proceso, que involucra gasto de energía, representa una adaptación a las sequías y a intensidades lumínicas y temperaturas altas.

17. En plantas de ambientes secos existe una vía metabólica llamada fotosíntesis CAM. La fijación de CO_2 ocurre durante la noche y con él se forma malato, que se almacena en las vacuolas. Durante el día, el malato es liberado, se descarboxila y el CO_2 ingresa en el ciclo de Calvin.

Utilización de los productos de la fotosíntesis

18. El gliceraldehído fosfato producido por el ciclo de Calvin se integra en glucosa o fructosa. Las células vegetales usan estas sustancias para elaborar almidón, celulosa y sacarosa; las células animales las usan para elaborar glucógeno. Todas las células utilizan azúcares para la elaboración de otros carbohidratos, lípidos y aminoácidos. Además, la oxidación del carbono fijado es la fuente de energía del ATP en todas las células heterótrofas.

El balance entre la fotosíntesis y la respiración

19. En las plantas, la fotosíntesis y la respiración ocurren en forma simultánea. La intensidad lumínica a la cual se igualan sus velocidades es el punto de compensación para la luz. La concentración de CO_2 a la cual se igualan es el punto de compensación para el CO_2. Por debajo de estos puntos de compensación, la respiración excede a la fotosíntesis y la planta no crece. Como muchos órganos vegetales no fotosintetizan, para que una planta se mantenga y crezca, la fotosíntesis debe exceder largamente la tasa de respiración.

Cuestionario

1. En la novela *Viaje fantástico* (1966), de Isaac Asimov, una nave y sus pasajeros son reducidos de tal manera que pueden visitar las distintas regiones del cuerpo humano viajando por el torrente sanguíneo. Imagine que usted es pasajero de una nave similar, pero que esta vez el recorrido le permitirá seguir un átomo de carbono desde que penetra en una célula vegetal hasta que:
   a. Sale de la planta de regreso a la atmósfera.
   b. Es eliminado por un animal herbívoro que comió la planta.

   En cada caso, describa el itinerario del viaje.

2. **a.** ¿Cómo haría para averiguar en forma experimental si existe relación entre un pigmento determinado (o pigmentos) y el fenómeno de la fotosíntesis?
   b. ¿Qué resultados esperaría obtener si alguno de los pigmentos participa de la fotosíntesis?

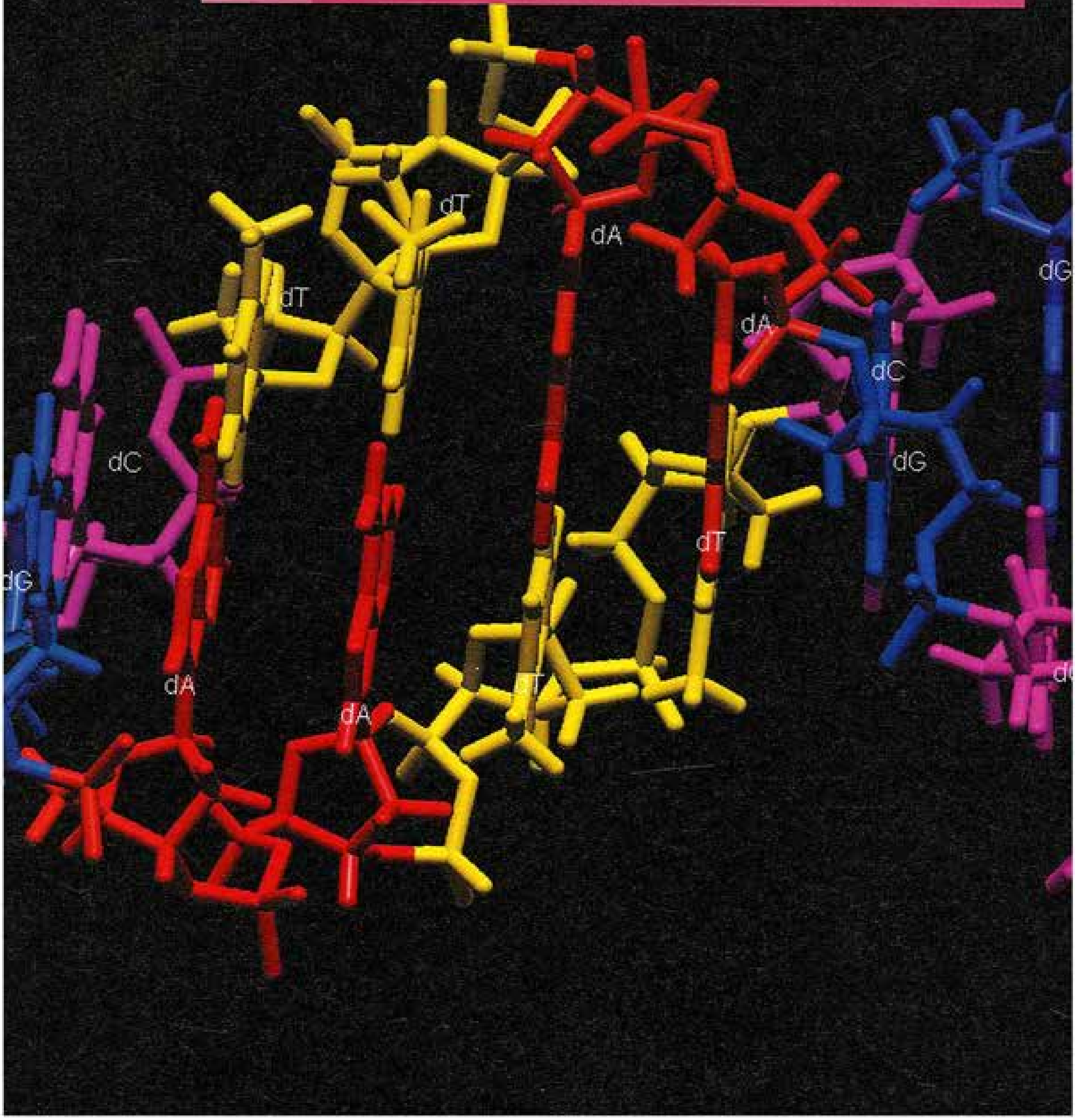
3. En el texto del presente capítulo se afirma que el proceso de fotofosforilación es similar al de fosforilación oxidativa.
4. George Wald, Premio Nobel de Medicina, sostenía que en cualquier lugar del Universo donde encontremos seres vivos, comprobaremos que ellos (o al menos algunos de ellos) tienen color. ¿Cuál será el fundamento de esta afirmación?
5. ¿Cómo es posible que en una misma localidad haya momentos del año en que abundan las plantas C_3, mientras que en otros momentos abundan las C_4?
6. En condiciones controladas de laboratorio se determinan las tasas relativas de fotosíntesis y respiración de cierta planta y se obtienen los resultados que se reproducen en la tabla.
   a. Grafique los resultados de la tabla.
   b. ¿Cuál es el valor aproximado del punto de compensación para la temperatura?
   c. ¿Aproximadamente en qué rango de temperatura no se producirá crecimiento de la planta a pesar de haber fotosíntesis?

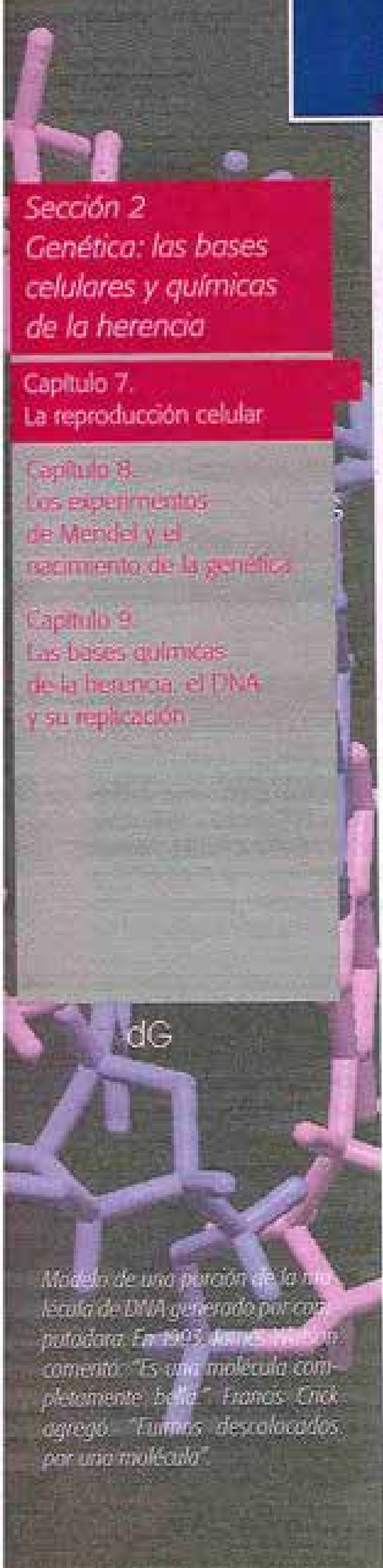
Temperatura (°C)	Tasa relativa de fotosíntesis (promedio)	Tasa relativa de respiración (promedio)
8	0	0
13	1,8	1,1
18	4,1	1,9
23	7,8	2,8
28	16,3	5,7
33	8,0	8,3
38	3,8	15,6
43	2,2	4,5
48	0	0

Sección 1 / Situación problemática 2
Fotosíntesis en plantas C_2

Sección

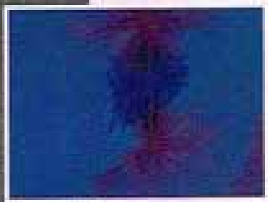
2 Genética: las bases celulares y químicas de la herencia





Modelo de una porción de la molécula de DNA generado por computadora. En 1953, James Watson comentó: "Es una molécula completamente bella". Francis Crick agregó: "Fuimos descolocados por una molécula".

Capítulo 7



La reproducción celular

Lo que verdaderamente cada uno de nosotros es y tiene, es el pasado; todo lo que somos y tenemos es el catálogo de las posibilidades no fallidas, de las pruebas prontas a repetirse.

ITALO CALVINO

La palabra herencia normalmente se relaciona con el pasado, con lo que recibimos de nuestros progenitores. Todos los seres vivos somos herederos de un bien fundamental, el material genético, que se transmite de generación en generación por el proceso de división o reproducción celular.

El proceso de reproducción celular más difundido entre los eucariontes es, sin dudas, la *mitosis*. Por este proceso, una célula da lugar a dos células hijas que son virtualmente idénticas entre sí e idénticas a su progenitora. Este parecido se debe, en parte, a que cada nueva célula recibe alrededor de la mitad del contenido del citoplasma –incluidas algunas organelas– de la célula materna. Pero, más importante aún es que cada nueva célula hereda una copia exacta de la información genética de la célula progenitora.

A lo largo de su vida, una célula típica alterna entre fases de crecimiento y división, en una sucesión de acontecimientos que se conoce como el *ciclo celular*. En una etapa previa a la división ocurre la duplicación del material genético –el ácido desoxirribonucleico o DNA– y posteriormente se produce la distribución de las copias idénticas entre las dos nuevas células hijas.

Existe otro tipo de división celular –la *meiosis*– relativamente menos frecuente pero no menos importante que la mitosis. La meiosis parece haber evolucionado a partir de la mitosis y utiliza, en gran parte, los mismos mecanismos celulares. Sin embargo, existen varias diferencias entre estos dos procesos.

En este capítulo recorreremos la mitosis y la meiosis en todas sus etapas, estableceremos las semejanzas y las diferencias entre ambos procesos y discutiremos sus consecuencias, tanto en el plano individual como de la población en su conjunto, en un contexto evolutivo.

La distribución de la información genética

El proceso de división celular cumple un papel fundamental en el mantenimiento de un ser vivo. Por medio de este proceso, los animales y las plantas crecen a partir de una única célula, los tejidos dañados se reparan y los organismos unicelulares se multiplican (fig. 7-1).

Como vimos en el capítulo 2, el material genético está organizado en cromosomas, y su distribución equitativa entre las células hijas es indispensable.

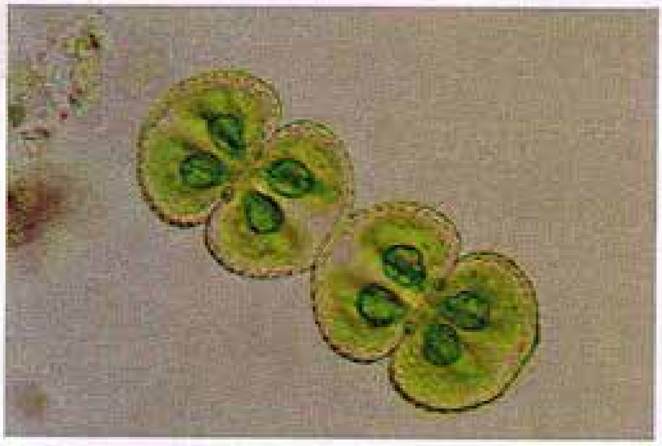


***Fig. 7-1.* DIVISIÓN CELULAR EN UN EUCARIONTE UNICELULAR.** *Los organismos eucariontes unicelulares como esta alga verde se reproducen por un proceso de división celular simple. Cada célula ha recibido no sólo una copia exacta de la información hereditaria de la célula materna, sino también aproximadamente la mitad de sus organelos y de su citoplasma. En esta figura se observan dos células hijas.*

La división celular en los procariontes

La distribución de duplicados exactos de la información hereditaria es relativamente simple en las células procariontes, en las que la mayor parte del material genético constituye una sola molécula circular de DNA. Esta molécula, que constituye el cromosoma bacteriano, necesariamente se duplica antes de la división celular como puede observarse en la figura 7-2 (fig. 7-2). El cromosoma procarionte ha sido el protagonista de numerosos estudios clave que sentaron las bases de la genética molecular. En los próximos capítulos consideraremos en mayor detalle el mecanismo de duplicación –o replicación– del DNA de los procariontes y la subsiguiente división celular.

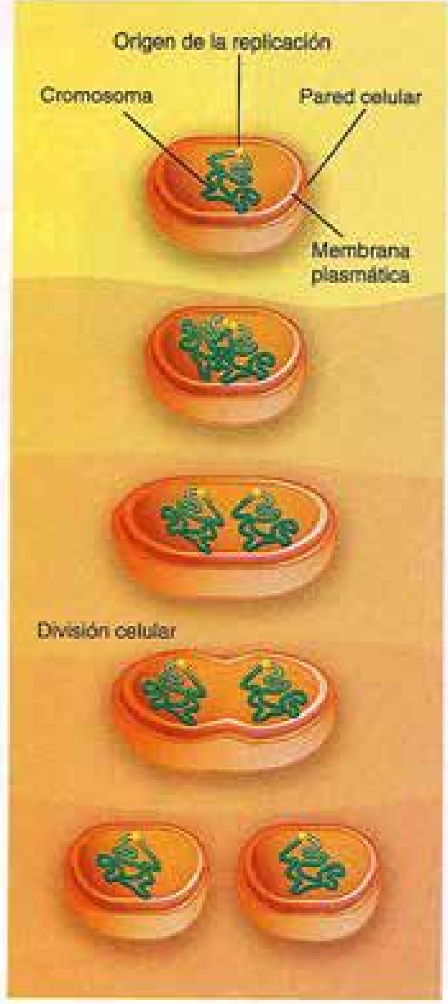


***Fig. 7-2.* DIVISIÓN CELULAR EN UNA BACTERIA.** *Una vez duplicado el cromosoma bacteriano, cada uno de los dos cromosomas hijos se ancla a la membrana celular. Cuando la célula se alarga, los cromosomas se separan. Una vez que la célula alcanza alrededor del doble de su tamaño original, la membrana celular se invagina y se forma una pared que separa a las dos nuevas células y a sus cromosomas. El anclaje del cromosoma duplicado a la membrana celular asegura la distribución equitativa de la información genética a cada célula hija.*

La división celular en los eucariontes

En las células eucariontes, la distribución equitativa del material genético es mucho más compleja que en las procariontes. Esto se debe a que una célula eucarionte típica contiene cerca de mil veces más DNA que una célula procarionte y a que su DNA, que es lineal, está repartido en varios cromosomas.

La distribución del material genético entre las dos células que resultan de una división comprende una serie de pasos, llamados colectivamente **mitosis**, proceso en el que un conjunto completo de cromosomas se asigna a cada uno de los dos núcleos hijos. Durante la mitosis, se forma una estructura de microtúbulos –el **huso mitótico**– a la que se unen, en forma independiente, cada uno de los cromosomas presentes en la célula. Por medio de esta unión, los cromosomas se separan unos de otros en forma organizada. Una célula somática humana tiene 46 cromosomas. Cuando una de estas células se divide por mitosis, cada célula hija recibe una y sólo una copia completa de cada uno de los 46 cromosomas. Si esto no ocurriera, algunas células tendrían material en exceso y otras carecerían de la información necesaria para realizar sus funciones y morirían. Las organelas de las células eucariontes también se reparten entre las células hijas (recuadro 7-1, *Drogas que interfieren con la mitosis*).

La mitosis habitualmente es seguida de la **citocinesis**, o división del citoplasma, que separa a la célula progenitora en dos nuevas células. Cada célula hija tendrá en su núcleo una dotación de cromosomas completa, además de alrededor de la mitad del citoplasma de la célula materna con sus organelas y macromoléculas.

Como veremos a continuación, la mitosis –también llamada división del núcleo o *cariocinesis*– y la citocinesis representan sólo dos etapas del extenso ciclo celular.

La vida de una célula: el ciclo celular

La mayoría de las células eucariontes transitan la rueda interminable de crecimiento y división que es el **ciclo celular** al pasar por cada una de sus tres fases principales: la *interfase*, la *mitosis* y la *citocinesis*. Una vuelta del ciclo puede completarse en pocas horas o requerir va-

Recuadro 7-1

Drogas que interfieren con la mitosis

Ciertas drogas como la colchicina, el taxol o la vinblastina, que se extraen de algunas plantas, son capaces de alterar el proceso de ensamblado de los microtúbulos del huso mitótico y, así, bloquear el proceso de mitosis. El efecto es particularmente devastador en células de tejidos de rápido crecimiento, para el cual es esencial la formación del huso.

Las drogas antimitóticas constituyen una herramienta poderosa para el estudio de la función de los microtúbulos debido a la facilidad con que se puede controlar su concentración en la célula y a la alta especificidad de su acción. Por ejemplo, la colchicina sólo se une a las moléculas de alfa-beta tubulina de los microtúbulos y así altera la formación del huso mitótico (véase cap. 2, fig. 2-18). Esta especificidad ha colocado a la colchicina en la lista de sustancias candidatas para el tratamiento del cáncer, una patología que se caracteriza por la división celular desmedida.

rios días, según el tipo de célula y de factores externos como la temperatura o los nutrientes disponibles.

La división en partes iguales es posible porque previamente se duplica el DNA, se sintetizan histonas y otras proteínas asociadas con el DNA en los cromosomas y se produce una reserva adecuada de organelas para las dos células hijas. Estos procesos preparatorios ocurren durante la interfase que, a su vez, se puede dividir en tres etapas: las fases **G_1**, **S** y **G_2** (fig. 7-3). La fase G_1 es un período de crecimiento general y duplicación de las organelas citoplasmáticas. En las células que contienen centríolos, estas estructuras comienzan a separarse y a duplicarse. El proceso clave de replicación del DNA ocurre en la fase S (de síntesis), período en el cual también son sintetizadas muchas de las histonas y otras proteínas asociadas con el DNA. Durante la fase G_2, comienzan a ensamblarse las estructuras directamente asociadas con la mitosis y la citocinesis. Los cromosomas recién duplicados, dispersos en el núcleo en forma de filamentos de *cromatina relajada*, comienzan a enrollarse lentamente y a condensarse en forma compacta. Esto permite los movimientos complejos y la separación del material genético que ocurrirán en la mitosis. La duplicación del par de centríolos se completa y los dos pares de centríolos maduros, ubicados justo por fuera de la envoltura nuclear, se disponen uno perpendicular al otro.

La duración, así como otras características del ciclo celular, varía entre los diferentes tipos de células. Algunas de éstas, como las situadas en tejidos de gran velocidad de crecimiento (fig. 7-4) e incluso ciertos organismos unicelulares, pasan a través de numerosos ciclos celulares durante su vida.

Los glóbulos rojos de la sangre se originan a partir de las células madre o troncales (en inglés, *stem cells*) de la médula ósea y tienen una vida muy corta, de no más de 120 días. En cualquier momento dado, en la sangre de un adulto hay aproximadamente $2{,}5 \times 10^{13}$ glóbulos rojos. Las células madre contribuyen a mantener ese número de glóbulos rojos al producir, por división celular, alrededor de 2,5 millones de nuevas células cada segundo.

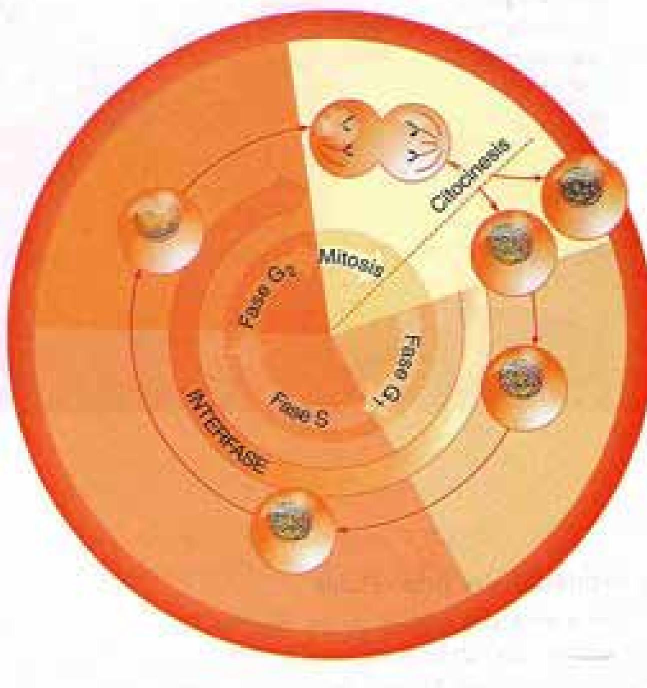
En el otro extremo del espectro, algunas células muy especializadas, como la mayoría de las células nerviosas, pierden su capacidad para replicarse una vez maduras. Así es como, en el cerebro humano adulto, las células que mueren por diversas razones, naturales o no, rara vez son reemplazadas.

Existe un tercer grupo de células que nunca pierde la capacidad para dividirse, pero lo hacen sólo en circunstancias especiales. Éste es el caso de las células hepáticas humanas, que sólo se dividen cuando una porción del órgano resulta dañada y detienen su división cuando el órgano recupera su forma y volumen original.

En un humano adulto ocurren cerca de 2×10^{12} divisiones celulares cada 24 horas, unos 25 millones por segundo.

Es importante recordar que muchas actividades características de la célula siguen ocurriendo durante todo el ciclo celular, actividades que, como la división misma, consumen energía. Así, en todo momento, la célula está sintetizando algunas macromoléculas y degradando otras; regulando la entrada de algunas sustancias y la salida de otras; controlando su movimiento interno y, a la vez, respondiendo a una variedad de estímulos.

Existe una fase particular del ciclo celular en la cual las células pueden permanecer un tiempo variable, que a veces es muy largo. Se trata de la **fase G_0**. En esta fase, la célula se encuentra en un activo metabolismo, pero el ciclo celular está detenido.



www
Figura interactiva

Fig. 7-3. EL CICLO CELULAR. *La división celular, constituida por la mitosis (cariocinesis o división del núcleo) y la citocinesis (división del citoplasma), ocurre después de completarse las tres fases preparatorias de la interfase: fases G_1, S y G_2.*

(a)

(b)

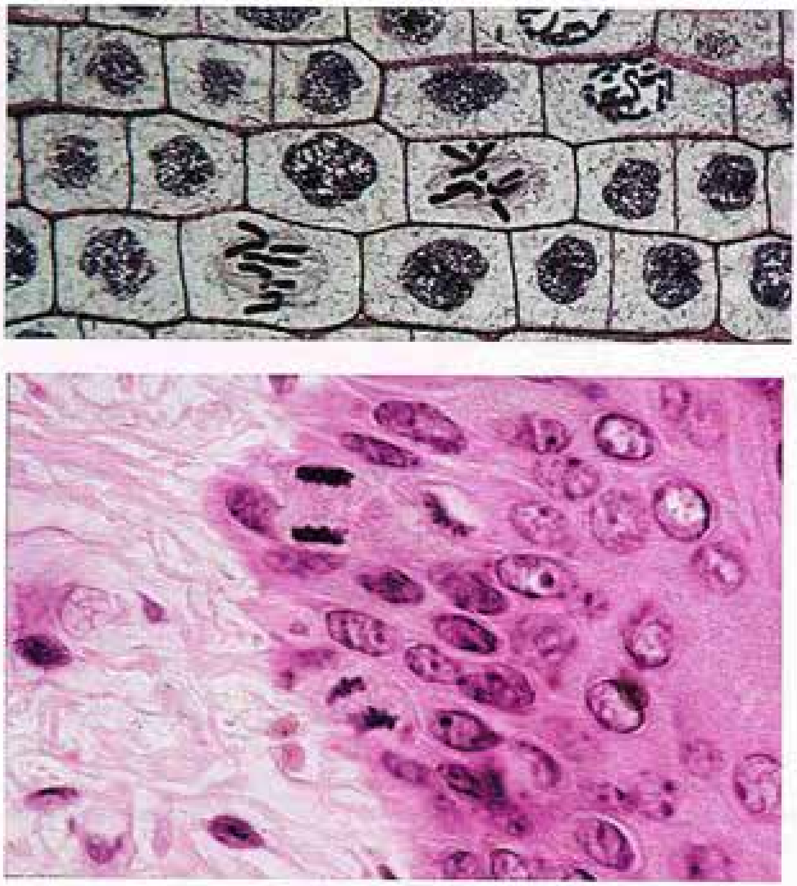


Fig. 7-4. CÉLULAS EN MITOSIS. *Diferentes células en estos cortes de tejido están en distintas fases del ciclo celular. Las células apreciablemente más grandes y con estructuras oscuras, en forma de bastón, se encuentran en mitosis.* ***(a)*** *Corte transversal del ápice de una raíz de cebolla. Las células de esta región sufren divisiones repetidas, lo que suministra nuevas células y produce el crecimiento de la raíz.* ***(b)*** *Corte de piel humana en el que se identifican células en mitosis.*

La regulación del ciclo celular

En un organismo multicelular, los diferentes tipos de células que se dividen lo hacen en forma regulada. Cuando esto no ocurre, un grupo particular de células de crecimiento excesivo puede invadir otros tejidos y así interrumpir la organización y las funciones normales del organismo. Esto es lo que sucede en el caso del **cáncer** (ensayo 7-1, *El cáncer: células en división desenfrenada*).

Ciertas condiciones externas, como la falta de nutrientes, los cambios de temperatura o de pH, y la presencia de células contiguas, pueden detener el crecimiento y la división, mientras que ciertas hormonas y factores de crecimiento pueden estimular la mitosis. Los factores de crecimiento típicamente se unen a proteínas receptoras de las células blanco. Esa unión produce una cascada de acontecimientos dentro de la célula que dispara la división (véase cap. 12).

Pero la célula no sólo responde a estímulos externos sino que cuenta con exquisitos mecanismos de regulación interna. Así, en cierto momento del ciclo celular, la célula "decide" si va a dividirse o no. En este punto de "decisión" intervienen controles que han comenzado a comprenderse recientemente.

Hoy sabemos que el ciclo está finamente regulado por la fosforilación y la degradación de proteínas que forman complejos. Estos complejos constan de dos subunidades: una reguladora y otra catalítica, es decir, con función de enzima. La subunidad reguladora se llama *ciclina* debido a que varía su concentración en forma cíclica, acompañando los cambios que experimenta la célula durante el ciclo celular. La subunidad catalítica es una cinasa, es decir, una enzima que cataliza la transferencia de un grupo fosfato del ATP a otra molécula (véase cap. 4, El ATP en acción). Esta cinasa se denomina *cinasa dependiente de ciclinas* (Cdk), ya que sólo actúa cuando está asociada con una ciclina. La transferencia del grupo fosfato, o fosforilación, por parte del complejo Cdk-ciclina activa ciertas proteínas que, a su vez, desencadenan procesos clave del ciclo celular. Existen distintos tipos de Cdk que pueden asociarse con diferentes tipos de ciclinas; según de qué ciclina se trate, el complejo Cdk-ciclina fosforilará de manera selectiva ciertas proteínas.

En las células humanas hay por lo menos seis complejos Cdk-ciclina diferentes que intervienen en la regulación del ciclo celular. Estos complejos controlan el tránsito de la célula por las fases G_1, S, G_2 y la mitosis del ciclo celular y actúan en forma secuencial (fig. 7-5). Pueden resumirse en cuatro grupos:

- *Cdk-ciclina G_1*. Se expresan y se ensamblan cuando las células se van a replicar. Actúan promoviendo el pasaje de G_1 a S y en la progresión de la fase S. Intervienen también en la síntesis de las ciclinas necesarias en las etapas posteriores del ciclo. En las células humanas, la Cdk4 y la Cdk6 junto con la ciclina D son las que forman estos complejos.
- *Cdk-ciclina G_1/S*. Estos complejos preparan a la célula para la fase S al estimular la síntesis de enzimas que participan en la duplicación del

Ensayo 7-1
El cáncer: células en división desenfrenada

Cuando una célula de un organismo multicelular pierde la capacidad de regular el ciclo celular, puede reproducirse sin restricciones y se transforma en *cancerosa*. Las células cancerosas difieren de sus contrapartes normales en varios aspectos. El más importante es que no detienen su división en respuesta a la presencia de células contiguas ni a la ausencia de factores de crecimiento.

En los últimos años, diversas investigaciones pusieron en evidencia que un organismo sano genera numerosas células cancerosas que el sistema inmunitario encuentra y elimina durante su continuo patrullaje por el organismo. Sin embargo, algunas son capaces de escapar de su acción y proliferar, y así formar masas de células que se conocen como *tumor*. Si las células anormales permanecen en el tejido original y forman una masa compacta, en ciertos casos ésta puede extraerse por completo y se dice que el tumor es *benigno*. Un tumor benigno puede pasar inadvertido durante toda la vida del individuo. Los *tumores malignos*, en cambio, invaden tejidos y órganos e impiden su funcionamiento normal. Si no se efectúa un tratamiento, esto puede llevar a la disfunción del órgano y, con frecuencia, a la muerte de la persona que padece la enfermedad. Las células malignas liberan señales químicas al medio que estimulan el crecimiento de vasos sanguíneos hacia el tumor, en un proceso denominado *angiogénesis*. La sangre no sólo aporta el oxígeno y los nutrientes que contribuyen a la supervivencia y el crecimiento del tumor, sino también un medio de transporte que permite que las células malignas alcancen otras partes del cuerpo. Las células tumorales llegan a los vasos gracias a otras características que las diferencian de las células normales: muchas presentan cambios en la membrana plasmática que afectan su capacidad de adherirse a otras células y a la matriz extracelular. Estas células entonces se desprenden y, por la acción de enzimas que ellas mismas producen, digieren los tejidos circundantes y pasan a la sangre. Una vez en el torrente sanguíneo, pueden invadir otras partes del cuerpo, y proliferar y formar nuevos tumores. Este fenómeno se denomina *metástasis*. Cuando un tumor entra en metástasis, removerlo quirúrgicamente ya no alcanza. Las metástasis diseminadas en diferentes partes del cuerpo frecuentemente son inalcanzables. Este tipo de tumores se suelen tratar con radiación de alta energía y quimioterapia. Esta última consiste en drogas altamente tóxicas que inducen la muerte de las células en activa división.

Según el órgano afectado, los cánceres toman distintas formas que permiten su clasificación. Si las células cancerosas afectan tejidos de superficie como la piel y células epiteliales que revisten los órganos (cáncer de pulmón, de mama, de colon o de hígado) se denominan *carcinomas*. Si afectan tejidos linfáticos, es decir, células precursoras de células sanguíneas, se denominan *leucemias* y *linfomas*. Si afectan tejidos de origen mesodérmico, como los huesos, el cartílago y los vasos sanguíneos y el músculo estriado, se llaman *sarcomas*.

La gran variedad de cánceres apoya la idea de que no se trata de una enfermedad única, sino de un grupo de patologías relacionadas.

DNA. En las células humanas, la Cdk2 y la ciclina E son las que forman estos complejos.

- *Cdk-ciclina S*. Los complejos de la fase S estimulan el ingreso en esta fase de síntesis activa, fosforilando de forma selectiva, y así activando, a las proteínas que participan en la replicación del DNA. Esto ocurre sólo una vez por cada ciclo celular, de manera que, en cada vuelta de ciclo, cada cromosoma se replica sólo una vez y así se mantiene constante la cantidad de cromosomas en las células hijas. En las células humanas, la Cdk2 y la ciclina A son las que forman estos complejos.
- *Cdk-ciclina M o factor promotor de la mitosis* (MFP por sus siglas en inglés). Se forman durante la fase S y G_2 pero permanecen inactivos hasta que se completa la síntesis de DNA. Una vez activados, inducen la condensación cromosómica, la desintegración de la envoltura nuclear, el armado de huso mitótico y el alineamiento de los cromosomas en la placa ecuatorial durante la metafase. Además, permiten el inicio de la anafase y la migración de los cromosomas hacia los polos del huso. Luego de estos eventos, las ciclinas mitóticas son degradadas, lo que permite que los cromosomas se descondensen, se reconstituya la envoltura nuclear y el citoplasma se divida. En las células humanas, la Cdk1 y la ciclina B son las que forman estos complejos.

La activación e inactivación sucesiva de los distintos complejos Cdk-ciclina tiene una consecuencia muy significativa: el ciclo celular marcha en una sola dirección. Por este descubrimiento, los investigadores Leland H. Hartwell, de Estados Unidos, R. Timothy Hunt y Paul M. Nurse, ambos del Reino Unido, recibieron el Premio Nobel de Medicina en 2001.

Tanto en la transición G_1-S como en la G_2-M o incluso en la metafase mitótica existen puntos de control (en inglés *checkpoint*) en los que el proceso del ciclo celular puede "frenarse" o continuar. En estos puntos de control también están involucrados los complejos Cdk-ciclina. Una vez pasado cada uno de estos puntos de control, el ciclo celular avanza hasta el próximo. El primero en ser descubierto y sobre el que más características se conocen es el punto de control G_1-S, también llamado punto de restricción. Publicaciones recientes sugieren que existen otros puntos de control; la lista está lejos de ser exhaustiva. Estos puntos están relacionados con el control de la replicación del DNA, el apareamiento de los cromosomas, el tamaño celular y con la presencia de nutrientes en el medio. Si uno de estos factores no es correcto o es deficiente, el ciclo puede detenerse. Durante esta pausa, la célula pone en marcha mecanismos que tienden a restablecer la condición normal y a continuar el ciclo. Si esto no es posible, la célula puede sufrir una muerte programada –o apoptosis– (véase más adelante en este capítulo), de manera que sus alteraciones no se propagarán. Se ha señalado además que las mutaciones en los genes responsables de estos puntos de control conducen a la inestabilidad genética o cromosómica característica de las células cancerosas.

Los mecanismos de regulación del ciclo celular se siguen investigando intensamente, no sólo a raíz de su interés como proceso biológico, sino también por su importancia en el proceso de carcinogénesis.

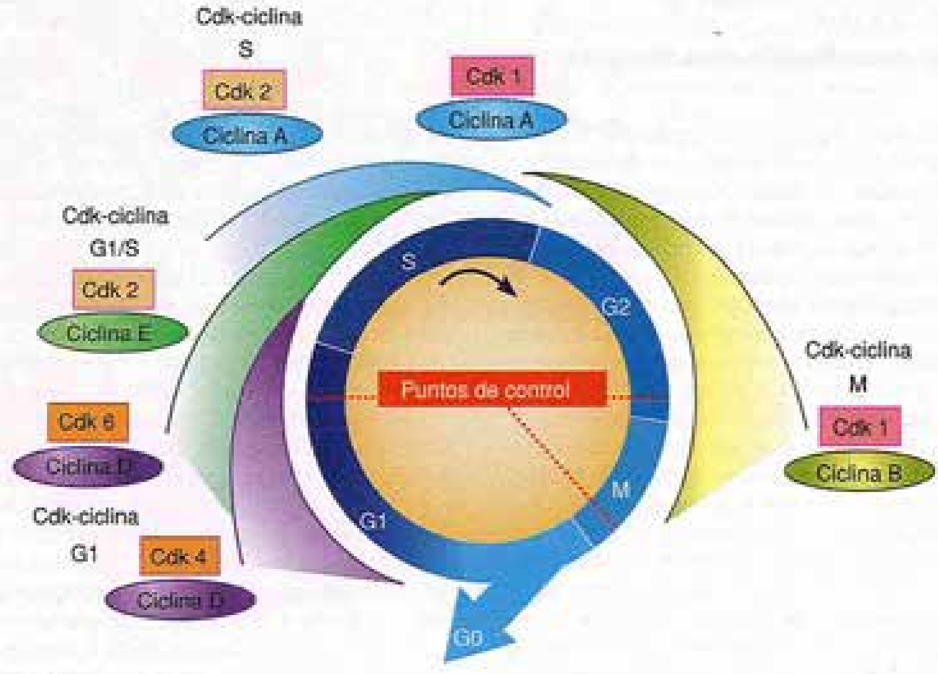


Fig. 7-5. REGULACIÓN DEL CICLO CELULAR. *El ciclo celular es impulsado por la fluctuación cíclica de la actividad de cinasas de proteínas llamadas Cdk. Estas cinasas forman complejos con otras proteínas, las ciclinas, de allí su nombre cinasas dependientes de ciclinas (Cdk). Los cuatro tipos de complejos Cdk-ciclina G_1, Cdk-ciclina G/S, Cdk-ciclina S y Cdk-ciclina M dirigen a la célula a través de las distintas fases del ciclo de manera unidireccional. Los complejos se activan e inactivan por síntesis y degradación cíclica de las ciclinas, ya que las Cdk están presentes pero no siempre activas. Previo a la replicación, se forman los complejos Cdk-ciclina G_1 y Cdk-ciclina G_1/S que preparan a la célula para la fase S en la que los complejos Cdk-ciclina S estimulan la síntesis activa de DNA e histonas. En la fase G_2, el complejo Cdk-ciclina M activa e induce los eventos implicados en la mitosis, luego de los cuales las ciclinas M son degradadas, se reconstituye la envoltura nuclear y el citoplasma se divide. La activación e inactivación sucesiva de los distintos complejos Cdk-ciclina hacen que el ciclo celular marche en una única dirección. Existen por lo menos tres puntos de control donde el proceso puede detenerse, uno en la fase G_1, otro en G_2 y otro en M. Recientemente se comenzó a describir un cuarto punto de control en la fase S. La célula puede pasar de la fase G_1 a un estado especial de reposo, llamado G_0, y permanecer en este estado durante días, semanas o años.*

No es sorprendente que el control del ciclo celular por parte de los complejos Cdk-ciclina se encuentre en muchos casos alterado en células cancerosas, ni que una proteína que conduce a la inhibición de Cdk, la *p53*, con frecuencia no es funcional en esas células (véase cap. 16, fig. 16-11). La proteína *p53* es capaz de detener el ciclo celular en los puntos de control G_1-S y G_2-M en células con el DNA dañado. Esto permite que las células pongan en marcha los mecanismos de reparación del DNA. Cuando el daño al DNA es irreversible, *p53* puede inducir la muerte de la célula por apoptosis.

La división del núcleo y del citoplasma: mitosis y citocinesis

Una vez que la célula supera el punto de restricción y atraviesa la activa etapa de síntesis S, está lista para dividirse y para distribuir los cromosomas adecuadamente en cada una de las dos células hijas. Allí comienza lo que se ha llamado la "danza de los cromosomas".

La condensación de los cromosomas y el ensamblado del huso mitótico

Como resultado de la acción del factor promotor de la mitosis (FPM), ya al comienzo de la mitosis los cromosomas están totalmente condensados y se pueden ver con claridad bajo el microscopio óptico. Más aún, se puede observar que cada cromosoma consiste en dos copias, las **cromátidas hermanas**, que se unen al huso mitótico por una zona llamada **centrómero** (fig. 7-6). El huso mitótico, que se ensambla durante esta fase, se presenta como una estructura fusiforme, angosta en ambos extremos y ensanchada en la parte media. Está compuesta por microtúbulos que forman dos tipos de fibras: *fibras polares*, que se extienden desde cada polo del huso hasta una región central, y *fibras cinetocóricas*, que se extienden desde cada polo hasta insertarse en ciertos complejos proteicos –los *cinetocoros*– de los cromosomas duplicados. Estos dos grupos de fibras separan las cromátidas hermanas durante la mitosis. En cada polo del huso también se encuentra un centro celular o **centrosoma** que, según el tipo de célula, puede contener o no un par de centríolos recién duplicados. Desde cada centrosoma irradia un tercer grupo de fibras más cortas conocidas como **áster** (fig. 7-7). Los centrosomas organizan los microtúbulos en la formación del huso mitótico. Sin embargo, ciertos tipos de células, como las de las plantas con flor, no tienen centríolos pero poseen centrosomas y forman el huso.

La mayor parte de los dímeros de tubulina que forman los microtúbulos del huso (véase cap. 2, fig. 2-17), provienen del citoesqueleto, que se desarticula al comienzo de la mitosis. Después de la división celular, el huso se desarma de nuevo, el citoesqueleto se reorganiza y la célula adopta su configuración de aparente reposo.

Las cuatro fases de la mitosis

La mitosis es un proceso continuo en el que pueden reconocerse cuatro fases características: **profase**, **metafase**, **anafase** y **telofase**. La profase es habitualmente la fase más larga. En la figura 7-8 se presenta un esquema de los principales acontecimientos que tienen lugar en la mitosis de una célula animal, mientras que en la figura 7-9 muestra la división celular en una célula vegetal (figs. 7-8 y 7-9). En cualquier caso, cuando se completa la división celular, se han producido dos células hijas más pequeñas que la célula materna pero indistinguibles de ésta en cualquier otro aspecto.

La división del citoplasma

La citocinesis, que habitualmente sigue a la mitosis, ocurre durante la telofase y por lo general divide a la célula en dos partes casi iguales. Como puede observarse en las figuras 7-10 y 7-11, la citocinesis difiere de manera significativa en las células vegetales y en las animales (fig. 7-10 y 7-11).

En algunos eucariontes unicelulares como los euglenoides o los dinoflagelados, los cromosomas están siempre condensados, incluso durante la interfase. En estos organismos, además, la mitosis es cerrada, es decir, la membrana nuclear no se desensambla durante la mitosis.

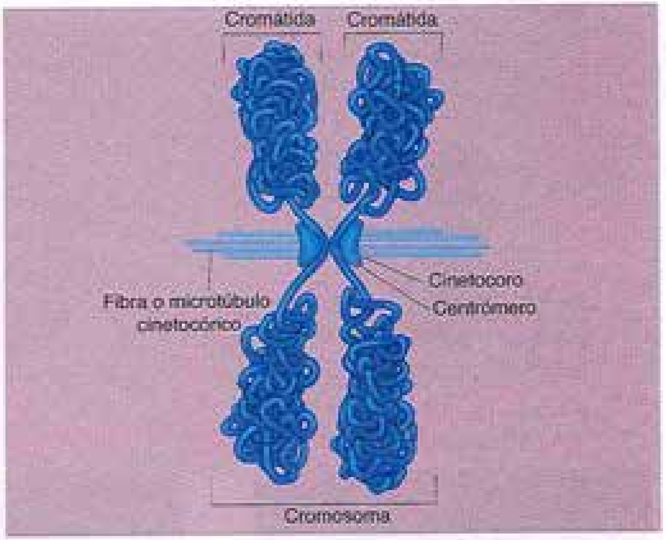


Fig. 7-6. **CROMOSOMA COMPLETAMENTE CONDENSADO.** *Como consecuencia de la duplicación del DNA y las proteínas durante la fase S, al comienzo de la mitosis cada cromosoma consiste en dos cromátidas hermanas idénticas unidas por regiones constreñidas, los centrómeros. Asociados con el centrómero de cada cromátida se encuentran complejos proteicos, los cinetocoros, a los que se unen microtúbulos del huso.*

Senescencia: el envejecimiento de una célula

Como ya mencionamos, las células no se dividen eternamente. Si cultivamos una muestra de células tomadas de un tejido embrionario, observaremos que se dividen alrededor de 50 veces; luego, entran en un estado llamado *senescencia* o *envejecimiento celular* del cual nunca salen. Se ha demostrado que cuanto mayor es la edad del organismo, menor es el número de veces que las células se dividen en cultivo. La restricción en el número de divisiones se ha correlacionado con el acortamiento progresivo que ocurre en los extremos de los cromosomas –los **telómeros**– a lo largo de los sucesivos ciclos celulares (véase cap. 9, fig. 9-14). Sin embargo, esto no ocurre en todos los tipos celulares. Las células germinales y algunas células de la sangre cuentan con una enzima activa –la *telomerasa*– que continuamente agrega DNA a los extremos de los cromosomas, con lo que se evita su acortamiento.

Esta enzima se expresa en pocas células normales pero está activa en alrededor del 90% de las células cancerosas, lo cual les permite reproducirse sin límites. Cuando la telomerasa se inhibe experimentalmente en células cancerosas, se limita el crecimiento celular.

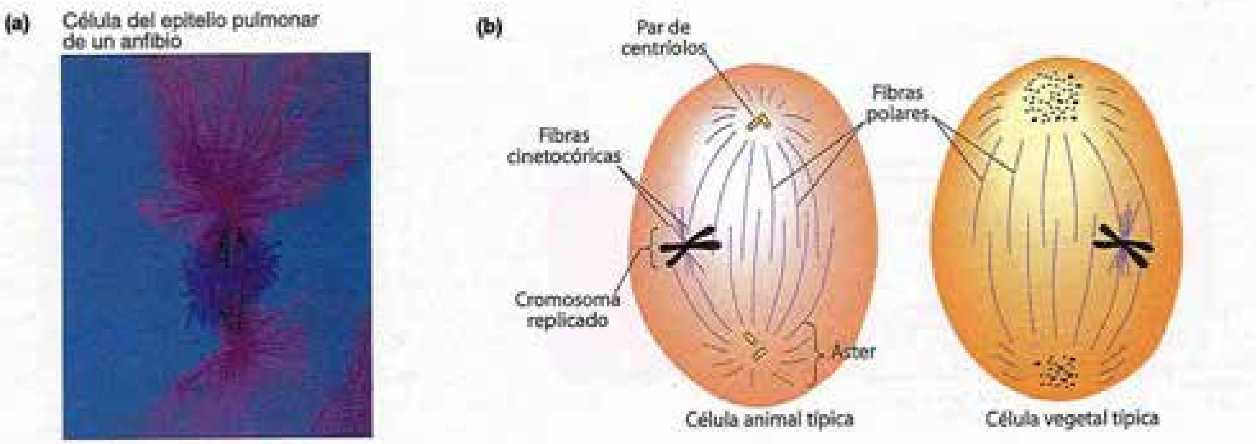


Fig. 7-7. **ESTRUCTURA DEL HUSO MITÓTICO.** ***(a)*** *Microfotografía de una célula en división del epitelio pulmonar de un anfibio. Las fibras rojas son los microtúbulos. Los cuerpos azules grandes, cerca del ecuador de la célula, son los cromosomas. Organización básica del huso en* ***(b)*** *una célula animal y una célula vegetal. En la célula animal hay un par de centríolos en cada polo. Las fibras polares –que forman la mayor parte del huso– se concentran claramente en los centríolos y, desde éstos, irradian fibras adicionales que forman el áster. En las células vegetales no hay centríolos. Aunque hay unas cuantas fibras cerca de los polos, no se forma el áster.*

Figura animada

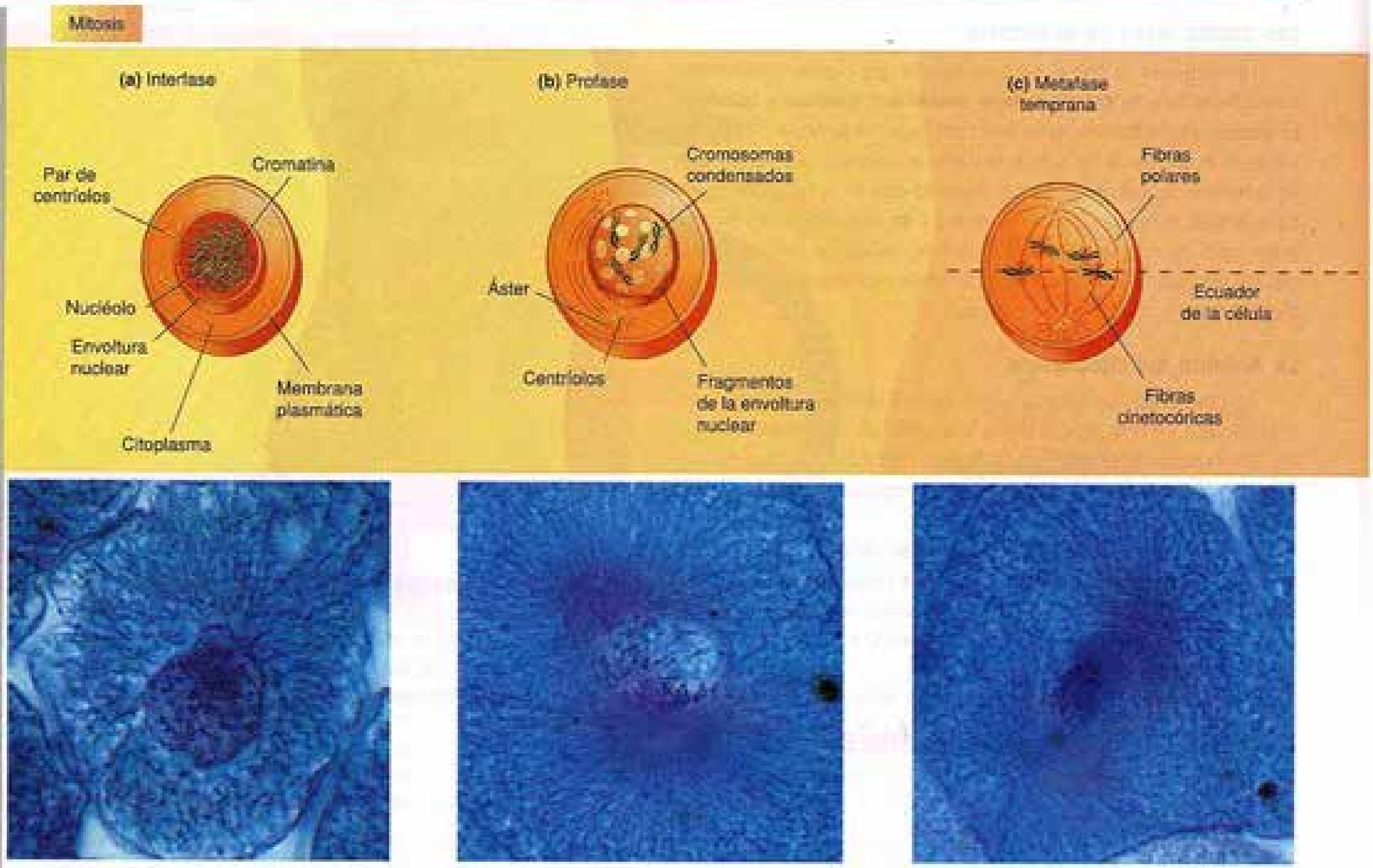


Fig. 7-8. MITOSIS EN UNA CÉLULA ANIMAL CON CUATRO CROMOSOMAS. *Las microfotografías que acompañan los esquemas muestran las fases de la mitosis de las células embrionarias de un salmónido. Los esquemas representan la mitosis en una célula diploide, 2n = 4 (n = 2).*

(a) *Interfase. Se sintetiza DNA y se duplican los centrosomas, pero los cromosomas no se distinguen individualmente dentro del núcleo. En algunos organismos se pueden ver dos pares de centríolos a un lado del núcleo, fuera de la envoltura nuclear.*

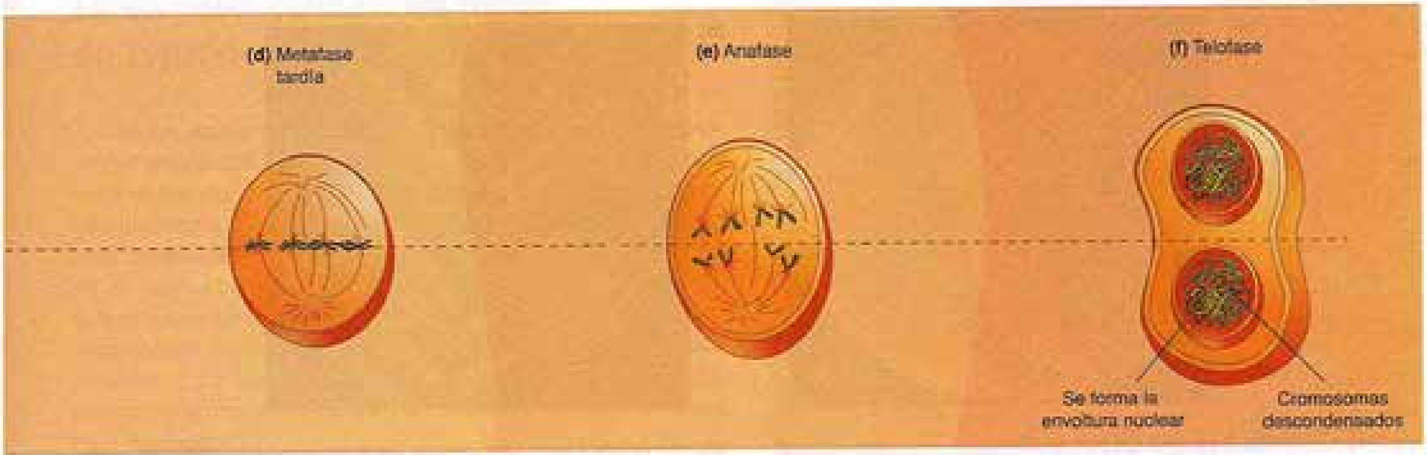
(b) *Profase. La cromatina se descondensa y los cromosomas son visibles al microscopio óptico. Los microtúbulos del citoesqueleto que formarán el huso se desarticulan. Los pares de centríolos migran hacia los polos. Comienza la formación del huso. Desaparecen los nucléolos. La envoltura nuclear se dispersa en fragmentos membranosos. Los centrosomas alcanzan los polos de la célula.*

(c) *Metafase temprana. Los pares de cromátidas se ubican en el ecuador de la célula, conducidos por las fibras cinetocóricas.*

Figura animada

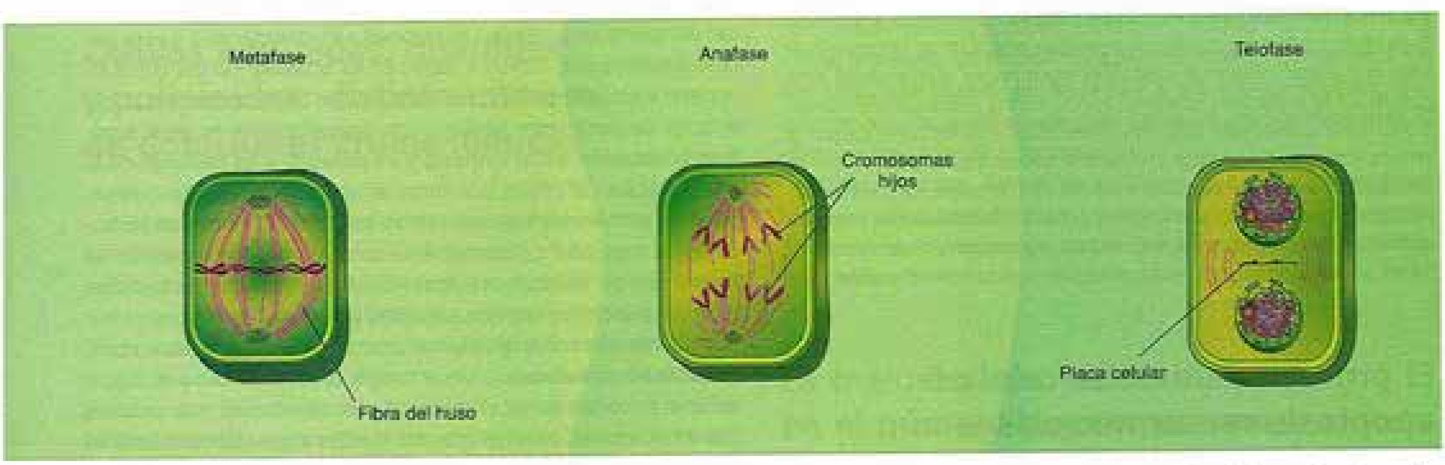


Fig. 7-9. MITOSIS EN UNA CÉLULA VEGETAL CON CUATRO CROMOSOMAS. *El huso se forma aunque no haya centríolos presentes ni ásteres visibles. El plano de la división celular se establece en la fase G_2 tardía del ciclo celular, cuando los microtúbulos del citoesqueleto se reorganizan en una estructura circular, la banda de preprofase, justo por dentro de la pared celular. Aunque esta banda desaparece al comenzar la profase, determina la ubicación futura del ecuador y de la placa celular. Los microtúbulos de*



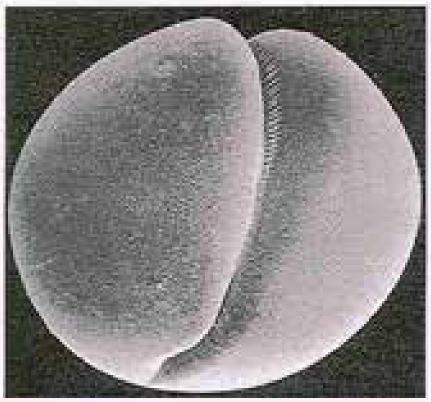


(d) *Metafase tardía. Los pares de cromátidas se disponen en el plano ecuatorial de la célula.* **(e)** *Anafase. Los centrómeros se separan, separándose también las dos cromátidas de cada par, cada una atraída hacia polos opuestos, y cada cromátida constituye un cromosoma individual. Los dos conjuntos idénticos de cromosomas recién separados se mueven hacia los polos opuestos del huso. El modelo más aceptado en la actualidad sobre el movimiento de los cromosomas en anafase plantea la existencia de proteínas motoras asociadas con el cinetocoro.* **(f)** *Telofase. Los cromosomas se encuentran en polos opuestos; el huso comienza a dispersarse. Como se observa en la figura, durante la telofase tardía, se forman nuevas envolturas nucleares alrededor de los dos conjuntos de cromosomas que se vuelven difusos por descondensación de la cromatina. En cada núcleo reaparecen los nucléolos. Frecuentemente se forma un nuevo centríolo junto a cada uno de los previos.*



la banda se reensamblan luego en el huso, en una zona clara que se origina alrededor del núcleo en el curso de la profase. En la citocinesis, que comienza durante la telofase, la placa celular se extiende en forma gradual hacia afuera hasta que alcanza la región exacta de la pared celular ocupada previamente por la banda de preprofase. Las vesículas que originan la placa celular son guiadas a su posición por las fibras del huso que quedan entre los núcleos hijos.

(a)



(b)



Fig. 7-10. CITOCINESIS EN UNA CÉLULA ANIMAL. *Un huevo de rana que se está dividiendo en dos. En las células animales, durante la telofase temprana, la membrana comienza a constreñirse alrededor de la circunferencia de la célula, en el plano ecuatorial del huso. Una hendidura se va profundizando hasta que la conexión entre las células hijas se reduce a una hebra delgada, que pronto se parte. La constricción se produce por la contracción de un anillo de filamentos de actina y miosina a la altura de la línea media de la célula materna que la estrangula hasta que se separan las dos células hijas.*



Fig. 7-11. CITOCINESIS EN UNA CÉLULA VEGETAL. *En las plantas, la separación de las células ocurre por la acumulación de vesículas producidas por los complejos de Golgi. Estas vesículas cargadas de polisacáridos migran hacia el plano ecuatorial, transportadas por los microtúbulos remanentes del huso mitótico y allí se fusionan y forman la placa celular que dará lugar a una nueva pared celular. A medida que se agregan las vesículas, los bordes de la placa en crecimiento se fusionan con la membrana de la célula y se forma una capa de polisacáridos entre las dos células hijas, con lo que se completa su separación. Esta capa se impregna con pectinas y forma finalmente la laminilla media (véase cap. 2). Cada nueva célula construye su propia pared celular depositando celulosa y otros polisacáridos sobre la superficie externa de su membrana celular.*

El proceso de muerte celular: apoptosis versus necrosis

Para que un organismo pluricelular se desarrolle y se mantenga con eficiencia no sólo es esencial la división celular, que aumenta el número de células, sino también un proceso de muerte celular programada genéticamente, llamado **apoptosis.** La división y la muerte celular ocurren de un modo coordinado y juntos modelan la forma de un organismo. En los vertebrados, la apoptosis controla el número de neuronas durante el desarrollo del sistema nervioso, elimina linfocitos defectuosos y da forma a los órganos en desarrollo. Por ejemplo, las células de la cola de los renacuajos se eliminan por apoptosis durante la metamorfosis. En los embriones humanos, las células que forman las membranas interdigitales se eliminan también por apoptosis durante el desarrollo temprano. Muchas de las células infectadas por virus o con mutaciones aberrantes en el DNA también son eliminadas por apoptosis, lo cual constituye un mecanismo de defensa del organismo.

La mayoría de las células fabrican las proteínas que causarán su propia destrucción. Esta maquinaria letal está compuesta por una familia de enzimas, las *caspasas*, que degradan proteínas de la lámina nuclear y del citoesqueleto, entre otras (véase cap. 2, fig. 2-18), y provocan la muerte de la célula. Las caspasas son controladas a su vez por otras proteínas que activan o suprimen su actividad, control que a su vez está modulado por factores extracelulares. Algunos factores, como el factor de crecimiento nervioso, son antiapoptóticos, es decir, suprimen la activación de las caspasas y así protegen a las neuronas de la muerte celular. Las células que entran en apoptosis se encogen y se separan de sus vecinas, sus membranas se ondulan y se forman burbujas en su superficie. La cromatina se condensa y los cromosomas se fragmentan; por último, las células se dividen en vesículas, los llamados *cuerpos apoptóticos*, que son engullidos por células fagocíticas.

Las células también pueden morir a través de un proceso no controlado llamado **necrosis**. En este caso, la célula se hincha y explota, y derrama su contenido en el entorno. En los vertebrados, esto produce una inflamación que recluta glóbulos blancos y que puede lesionar el tejido normal que la circunda. La apoptosis, a diferencia de la necrosis, es un proceso ordenado en el que no se desarrolla un proceso inflamatorio. Es un tipo de muerte activa que requiere gasto de energía por parte de la célula.

La división celular: un modo de reproducción de un organismo

En los organismos unicelulares, la división celular está asociada con la reproducción. Por medio de este proceso, un organismo se convierte en dos y así se transmiten réplicas exactas de los cromosomas de los progenitores a su descendencia. Algunos eucariontes unicelulares, como las amebas, nunca se reproducen sexualmente y lo mismo ocurre en muchas plantas que producen rizomas o estolones de los que surgen nuevas plantas. En los animales, este tipo de reproducción, llamada asexual, puede ocurrir por gemación –como en el caso del pólipo *Hydra*– o por desprendimiento de un fragmento del animal progenitor, como ocurre en las esponjas, las anémonas de mar y en ciertos tipos de gusanos.

Este tipo de reproducción que consiste en la formación de copias exactas de cromosomas que se transmiten de progenitores a hijos mediante la división celular también recibe el nombre de *reproducción vegetativa*, pues es de particular frecuencia entre las plantas.

Todos los organismos multicelulares producen nuevas células, y así crecen, mediante mitosis y citocinesis. Sin embargo, la mayoría nace de una sola célula, el cigoto que resulta de la fusión de dos tipos especiales de células, el espermatozoide y el óvulo.

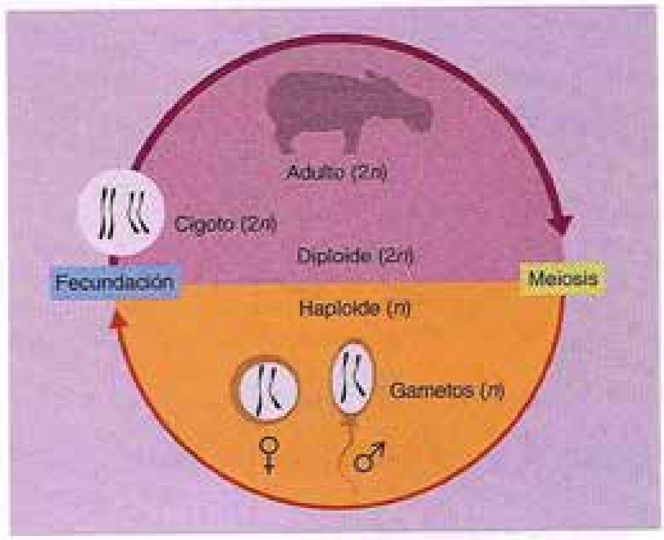


Fig. 7-12. LA REPRODUCCIÓN SEXUAL: FECUNDACIÓN Y MEIOSIS. *La reproducción sexual se caracteriza por dos hechos: la meiosis y la unión de los gametos, o fecundación. Las células resultantes de la meiosis tienen una sola dotación cromosómica, o sea, un número haploide de cromosomas (n). Luego de la fecundación, el cigoto tiene una dotación cromosómica doble, o sea, un número diploide (2n).*

Hacia la reproducción sexual

La inmensa mayoría de los organismos eucariontes –como las moscas, los erizos de mar, los peces, los guisantes y los seres humanos– se reproducen sexualmente, es decir, producen descendencia que tiene características genéticas de los dos progenitores. Muchos eucariontes unicelulares, incluso los que se reproducen típicamente de manera asexual por mitosis, también se pueden reproducir sexualmente. La reproducción sexual requiere, en general, dos progenitores y siempre involucra dos procesos: la **meiosis** y la **fecundación**. Por medio de la fecundación, las dotaciones genéticas de ambos progenitores se reúnen y forman una nueva identidad genética, la de la progenie.

Células haploides, diploides y poliploides: distinto número de dotaciones cromosómicas

Para comprender la meiosis, debemos centrar nuevamente nuestra atención en los cromosomas. Cada organismo tiene un número de cromosomas característico de su especie. Un mosquito tiene 6 cromosomas en cada **célula somática** (del cuerpo); el maíz, 20; un gato, 38; un ser humano, 46; una papa, también 46 y una rata vizcacha colorada de zonas áridas de la Argentina, 102. Sin embargo, en estos organismos y en la mayoría de las otras plantas y animales conocidos, las **células sexuales** o **gametos** tienen exactamente la mitad del número de cromosomas que las células somáticas del organismo. El número de cromosomas de los gametos se conoce como *número haploide* ("dotación simple") de cromosomas y el de las células somáticas, como *número diploide* ("dotación doble"). Las células que tienen más de dos dotaciones cromosómicas se denominan células *poliploides* ("muchas dotaciones"). El número haploide se designa ***n*** y el número diploide, ***2n***. Así, en los seres humanos, $n = 23$ y $2n = 46$. Cuando un gameto masculino fecunda a un gameto femenino, los dos núcleos haploides se fusionan, $n + n = 2n$, y el número diploide se restablece (fig. 7-12). La célula diploide producida por la fusión de dos gametos se conoce como célula huevo o **cigoto**.

En toda célula diploide, cada cromosoma tiene su par. Los pares de cromosomas se conocen como *pares de homólogos* y los miembros de cada par se asemejan en tamaño y forma y también, como veremos, en el tipo de información hereditaria que contienen. Uno de los cromosomas homólogos proviene del gameto de uno de los progenitores y su par, del gameto del otro progenitor. Después de la fecundación, ambos homólogos se reúnen en el cigoto (fig. 7-13).

En la meiosis, la dotación cromosómica diploide, que contiene los dos homólogos de cada par, se reduce a una dotación haploide, que contiene sólo un homólogo de cada par. *Así, la meiosis compensa el efecto multiplicador de la fecundación.*

Como veremos, además de mantener un número constante de cromosomas de generación en generación, la meiosis es una fuente de nuevas combinaciones de material genético dentro de los mismos cromosomas.

La meiosis: una reducción en el número de cromosomas

La meiosis consiste en dos divisiones nucleares sucesivas que dan por resultado final un total de cuatro células hijas. Cada núcleo hijo contiene la mitad del número de cromosomas presentes en el núcleo pro-

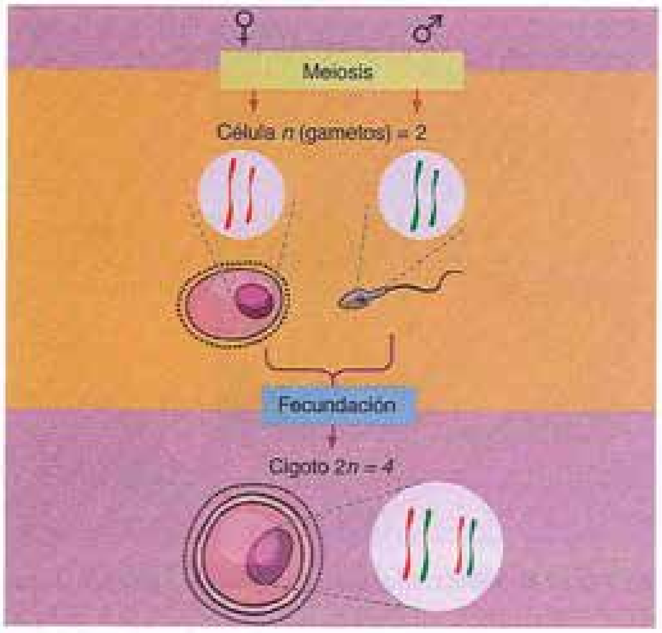


Fig. 7-13. SEPARACIÓN Y REUNIÓN DE LOS CROMOSOMAS HOMÓLOGOS. *Durante la meiosis, los miembros de cada par de cromosomas homólogos se separan y cada gameto haploide (n), producido a partir de una célula diploide (2n), lleva sólo un miembro de cada par. En la fecundación, los núcleos del espermatozoide y del óvulo se unen en el cigoto, cuyo núcleo contiene, nuevamente, los cromosomas homólogos de a pares. Cada par está formado por un cromosoma homólogo proveniente de un progenitor y el otro homólogo proveniente del otro progenitor. En los diagramas usamos los colores rojo y verde para diferenciar los cromosomas paternos de los maternos.*

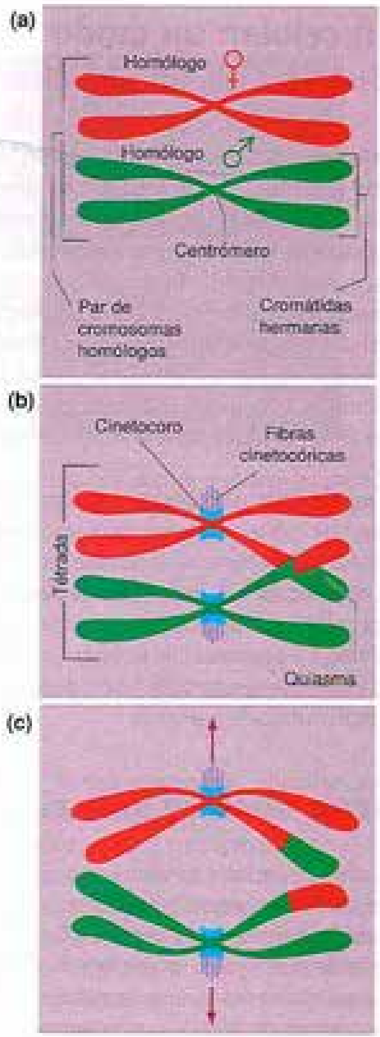


Fig. 7-14. ENTECRUZAMIENTO O CROSSING OVER ENTRE CROMOSOMAS HOMÓLOGOS. (a) *Un par de cromosomas homólogos antes de la meiosis. Cada miembro del par proviene de un progenitor diferente. Los cromosomas están duplicados y contienen dos cromátidas hermanas.* ***(b)*** *Durante la profase I de la meiosis, los cromosomas homólogos se disponen de a pares. Cada par homólogo está formado por cuatro cromátidas por lo que se la llama tétrada (del griego tetra, "cuatro"). Durante el entrecruzamiento se intercambian segmentos cromosómicos entre los homólogos que permanecen asociados en los puntos de entrecruzamiento –o quiasmas– hasta el final de la profase I.* ***(c)*** *Luego, los cromosomas comienzan a separarse, arrastrados por las fibras cinetocóricas del huso. Las cromátidas hermanas de cada homólogo ya no son completamente idénticas. El entrecruzamiento ha dado por resultado la recombinación del material genético de los dos homólogos.*

Figura animada

genitor y además recibe sólo un miembro de cada par de cromosomas homólogos.

Durante la interfase anterior a la meiosis, los cromosomas se replican de la misma manera que en la interfase que precede a la mitosis, y cada cromosoma pasa a tener dos cromátidas hermanas idénticas unidas por el centrómero (fig. 7-14a). Al comienzo de la profase de la primera división meiótica ocurre un hecho clave para la meiosis: los cromosomas homólogos se acercan y se aparean en el proceso de **sinapsis** (fig. 7-14b). Mientras los cromosomas homólogos están apareados, se produce el **entrecruzamiento** o ***crossing over***. En los puntos donde hay entrecruzamiento, un fragmento de cromátida de un homólogo se rompe y se intercambia por un fragmento de cromátida del otro homólogo. Las zonas de ruptura se reparan y, como resultado, las cromátidas hermanas de cada cromosoma homólogo dejan de ser genéticamente idénticas. El cromosoma homólogo materno contiene ahora partes del homólogo paterno y viceversa (fig. 7-14c). El entrecruzamiento es un mecanismo crucial que permite la recombinación del material genético de los dos progenitores, un hecho de enormes consecuencias para el proceso evolutivo (véase cap. 18).

Las ocho fases de la meiosis

De la misma manera que la mitosis, la meiosis es un proceso continuo en el que se puede reconocer una serie de etapas características (fig. 7-15).

La meiosis consiste en dos divisiones nucleares sucesivas, la meiosis I y la meiosis II. En la meiosis I se aparean y luego se separan los cromosomas homólogos; en la meiosis II, se separan las cromátidas de cada homólogo.

Como vimos, durante la interfase, los cromosomas se duplican de manera que, al comienzo de la meiosis, cada cromosoma consiste en

dos cromátidas hermanas idénticas. La primera de las dos divisiones nucleares se desarrolla a través de la **profase I**, la **metafase I**, la **anafase I** y la **telofase I**. La meiosis II es muy similar a la mitosis, excepto en que no está precedida por la duplicación del material cromosómico. Luego de recorrida esta secuencia de fases puede producirse una interfase de corta duración, durante la cual los cromosomas se desenrollan parcialmente pero, en muchas especies, la meiosis pasa de la telofase I directamente a la **profase II**. Luego, continúan la **metafase II**, la **anafase II** y la **telofase II**. Si al comienzo de la segunda división meiótica los cromosomas están dispersos, se condensan nuevamente.

De esta manera, a partir de una única célula se obtienen cuatro células, cada una con un miembro del par de homólogos presentes en la célula progenitora y, en consecuencia, con la mitad del número de cromosomas que tenía la progenitora. En este proceso, el número de cromosomas se reduce de diploide a haploide.

La segregación al azar de los cromosomas

Además del entrecruzamiento, durante la meiosis se produce otro hecho que también deriva en la recombinación del material genético de los dos progenitores: los cromosomas homólogos se distribuyen al azar entre las cuatro células hijas haploides. Como cada miembro de cada par de homólogos derivó de uno de los dos progenitores de ese organismo, el hecho de que uno de los gametos contenga un cromosoma procedente de su madre o el cromosoma homólogo que derivó de su padre, depende exclusivamente del azar. Este proceso azaroso hace que los núcleos haploides producidos por la meiosis contengan nuevas combinaciones de cromosomas.

La mitosis y la meiosis: procesos similares pero diferentes

Los acontecimientos que tienen lugar durante la meiosis se asemejan a los de la mitosis pero los dos procesos tienen varias diferencias importantes (fig. 7-16).

- Durante la meiosis, cada núcleo diploide se divide dos veces y produce cuatro núcleos. Sin embargo, los cromosomas se duplican sólo una vez, antes de la primera división nuclear. Por lo tanto, cada uno de los cuatro núcleos hijos contiene la mitad del número de cromosomas presentes en el núcleo original. En la mitosis, en cambio, después de la duplicación de los cromosomas, cada núcleo se divide sólo una vez. En consecuencia, el número de cromosomas se mantiene invariable.
- Durante la profase I de la meiosis se produce el apareamiento de los cromosomas homólogos, seguido del alineamiento de los pares de homólogos en el plano ecuatorial en la metafase I y de la separación de los homólogos en la anafase I. Estos sucesos, que no se producen durante la mitosis, son la clave de la reducción del número cromosómico.
- Debido al entrecruzamiento y a la segregación al azar de los cromosomas, durante la meiosis se recombina el material genético de los progenitores, lo que no ocurre en la mitosis.
- La mitosis puede ocurrir en células haploides o diploides, mientras que la meiosis ocurre sólo en células con un número diploide (o poliploide) de cromosomas.

La meiosis en organismos con distintos ciclos vitales

La meiosis puede ocurrir en diferentes momentos del ciclo biológico (fig. 7-17).

En muchos organismos unicelulares y hongos, las células por lo habitual son haploides y la meiosis se produce inmediatamente después de la fusión de las células fecundantes, es decir, en el cigoto (fig. 7-18), con lo que se restablece el número haploide después de la fecundación. Por esta razón, este tipo de meiosis se llama cigótica.

En las plantas, una fase haploide que produce gametos, llamada gametofito, alterna con una fase diploide que produce esporas, llamada esporofito (fig. 7-19). Este proceso se denomina, adecuadamente, **alternancia de generaciones** y ocurre en todas las plantas cuya reproducción es sexual (véase cap. 26, recuadro 26-1).

Los seres humanos tienen el ciclo biológico típico de los animales, en el cual los individuos diploides producen gametos haploides por meiosis antes de la fecundación, que luego restablece el número diploide de cromosomas. Prácticamente todo el ciclo vital transcurre en el estado diploide (fig. 7-20).

Aunque la meiosis en los animales produce gametos, en las plantas produce *esporas*. Una espora es una célula reproductora haploide que, a diferencia de un gameto, puede producir por sucesivas mitosis un grupo de células, tejido o hasta un organismo completo haploide, sin haberse fusionado previamente con otra célula. Sin embargo, tanto la formación de gametos como la de esporas por meiosis conduce al mismo resultado: en algún momento del ciclo vital de un organismo que se reproduce sexualmente, la dotación diploide de cromosomas se reduce a la dotación haploide.

En todos los vertebrados, incluida la especie humana, la meiosis tiene lugar en los órganos reproductores, los testículos del macho y los ovarios de la hembra. En el macho, los **espermatocitos primarios**, diploides, sufren la primera división meiótica queda dos **espermatocitos secundarios**. Cada uno de los espermatocitos secundarios experimenta una segunda división meiótica que da por resultado dos **espermátides** haploides. Cada una de las cuatro espermátides producidas luego se diferencia en un **espermatozoide** (fig. 7-21).

En la hembra, las células diploides que sufren la división meiótica se llaman **oocitos primarios**. Estas células también producen núcleos haploides pero el citoplasma se distribuye de modo desigual durante la citocinesis, tanto en la meiosis I como en la meiosis II. De cada oocito primario sólo se forma un **óvulo**, junto con dos o tres **cuerpos polares** (fig. 7-22). Los cuerpos polares contienen los otros núcleos resultantes de la meiosis y, habitualmente, se desintegran. Como resultado de esta división desigual del citoplasma, el óvulo está bien provisto de ribosomas, mitocondrias, enzimas, nutrientes almacenados y gran cantidad de moléculas como el RNA, importantes para el desarrollo del embrión. Retomaremos los procesos de espermatogénesis y oogénesis en el capítulo 41, en el que los relacionaremos con los mecanismos involucrados en la reproducción humana.

Posibles errores en la meiosis

Una manera de estudiar los cromosomas es analizarlos comparando su tamaño, su forma y su número. Para ello, los cromosomas se fo-

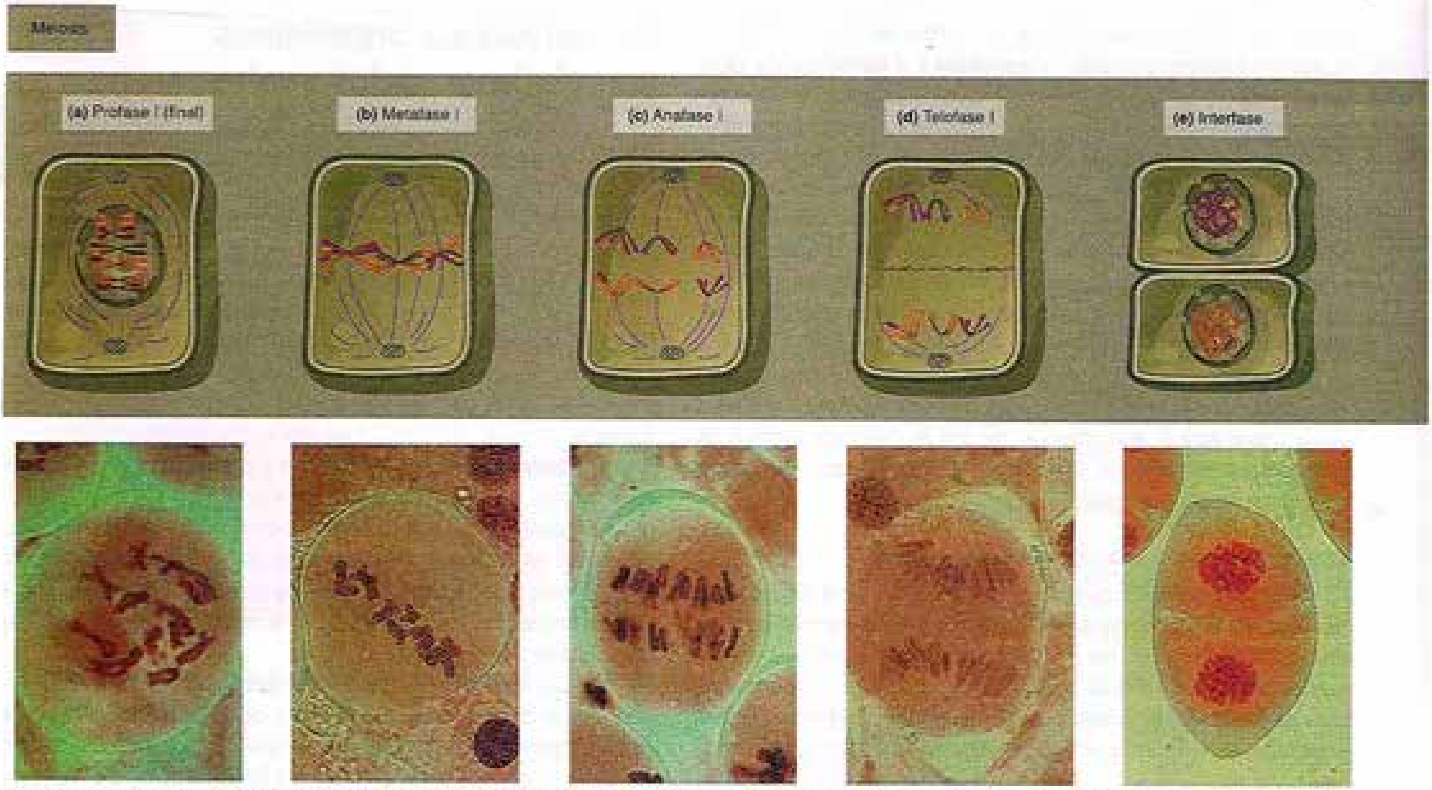
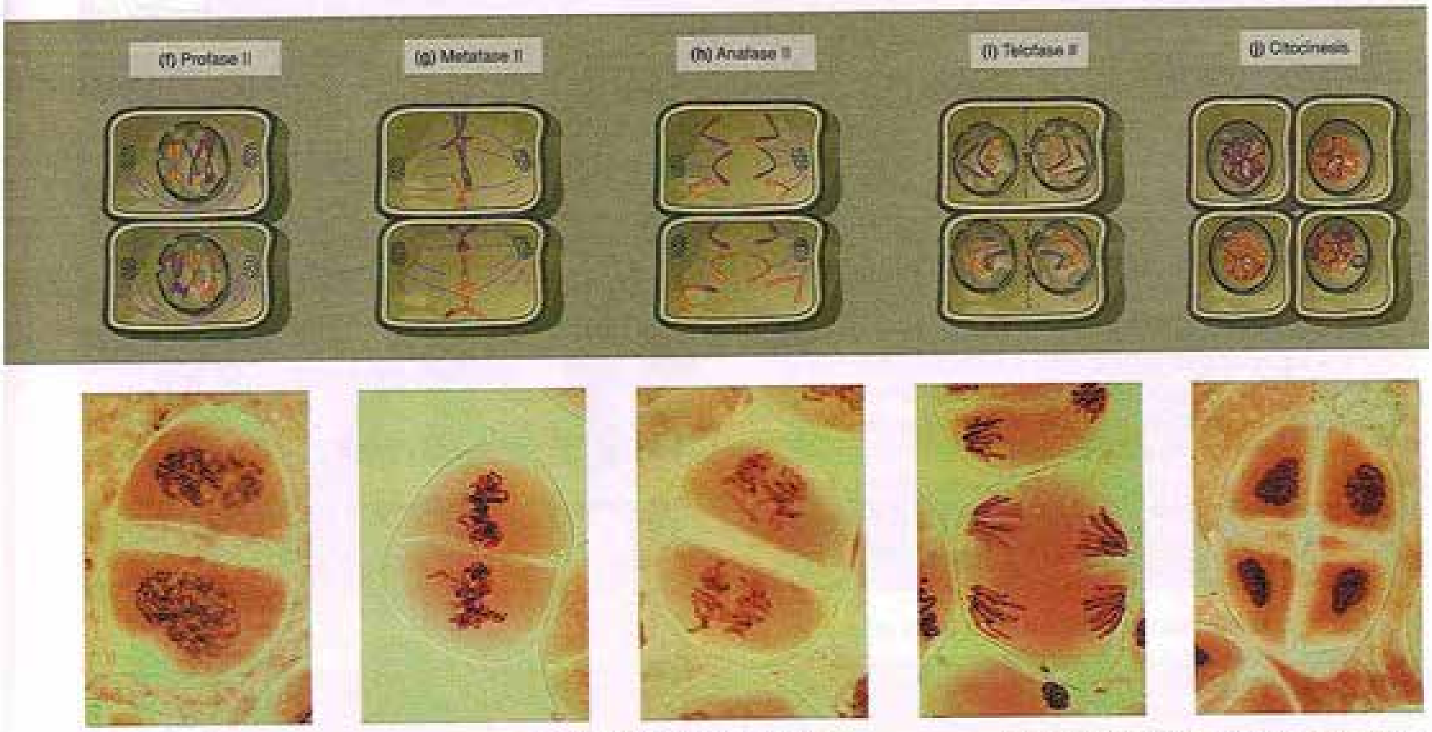


Fig. 7-15. MEIOSIS EN UNA CÉLULA VEGETAL. *El esquema muestra una célula cuyo número diploide es 2n = 6 (n = 3). Tres de los seis cromosomas provienen de un progenitor y tres del otro; a cada cromosoma de un progenitor le corresponde un cromosoma homólogo del otro progenitor. Las microfotografías muestran las imágenes de la meiosis en las anteras (órganos productores de polen) de un lirio*
(a) *Profase I. La cromatina se condensa y los cromosomas se hacen visibles con el microscopio óptico. Los microtúbulos del huso se organizan y se extienden radialmente desde los polos de la célula. Se desintegran el nucléolo y la envoltura nuclear y se aparean y se entrecruzan los cromosomas homólogos. A medida que avanza la profase, los homólogos de cada par comienzan a separarse entre sí, excepto en los puntos de entrecruzamiento o quiasmas, en donde permanecen en íntima asociación hasta el fin de la profase.*
(b) *Metafase I. Los pares de homólogos se alinean en el plano ecuatorial, a diferencia de la metafase de la mitosis, en la que los cromosomas duplicados se disponen en el plano ecuatorial sin apareamiento de los homólogos. La región del centrómero de cada homólogo se duplica hacia el final de la metafase y las fibras del huso se asocian con los cinetocoros. En una célula animal están presentes, además, centriolos y ásteres.*
(c) *Anafase I. Los homólogos, cada uno formado por dos cromátidas hermanas, se separan, como si fueran tironeados por las fibras del huso unidas a los cinetocoros. Sin embargo, las dos cromátidas hermanas de cada homólogo no se separan como ocurre en la mitosis, sino que permanecen juntas.*
(d) *Telofase I. Al final de la primera división meiótica, los cromosomas homólogos se han movido hacia los polos. Cada grupo de cromosomas contiene ahora sólo la mitad del número de cromosomas del núcleo original. Estos cromosomas pueden ser diferentes de cualquiera de los que estaban presentes en la célula original, debido al entrecruzamiento.*
(e) *Según la especie, pueden formarse o no nuevas envolturas nucleares y la citocinesis puede ocurrir o no. En algunas células animales, pero no en todas, los centriolos también se dividen en esta fase.*

tografían en conjunto y se ordenan las imágenes individuales. El ordenamiento sistematizado de los cromosomas se denomina **cariotipo** (véase cap. 16 fig. 16-2).

En la especie humana, el número diploide de cromosomas es 46 y el número haploide es 23. En cada uno de los pares de cromosomas, excepto en uno, los dos miembros del par tienen los mismos tipos de genes, es decir, portan el mismo tipo de información, y esto vale tanto para las mujeres como para los hombres. Estos cromosomas son los **autosomas**. Pero hay un par de cromosomas, los **cromosomas sexuales**, que pueden ser diferentes. En las mujeres, los dos cromosomas sexuales son morfológicamente iguales, pero en los hombres son diferentes. Uno de los cromosomas sexuales del hombre es igual a los cromosomas que constituyen el par sexual de la mujer, pero el otro es mucho más pequeño. El cromosoma que comparten tanto en células del macho como en la hembra, se llama **cromosoma X** y el cromosoma diferente se denomina **cromosoma Y**. El par de cromosomas sexuales de la hembra es entonces XX, mientras que el de los machos es XY.

En ciertas ocasiones, los cromosomas homólogos o sus cromátidas no se separan correctamente durante la meiosis o la mitosis. Este fenómeno se denomina *no disyunción* de los cromosomas. Los cromosomas homólogos pueden no separarse en la primera división meiótica o en la segunda división meiótica. En cualquier caso, la no disyunción da por resultado gametos con uno o más cromosomas faltantes o sobrantes. En el capítulo 16 veremos que la no disyunción no es el único "error" en la meiosis que provoca anormalidades (recuadro 7-2, *Anatomía de un cromosoma*).



(f) Profase II. Las envolturas nucleares se desintegran y comienzan a aparecer nuevas fibras del huso.
(g) Metafase II. Los tres pares de cromátidas de cada núcleo se ordenan en el plano ecuatorial; las fibras del huso se asocian una vez más con los cinetocoros y, desde los polos, se extienden otras fibras del huso.
(h) Anafase II. Al igual que en la anafase de la mitosis, las cromátidas se separan una de otra. Cada cromátida, que ahora puede ser llamada cromosoma, se mueve hacia uno de los polos.
(i) Telofase II. Los microtúbulos del huso desaparecen y se forma una envoltura nuclear alrededor de cada conjunto de cromosomas. Ahora hay cuatro núcleos en total, cada uno de los cuales contiene el número haploide de cromosomas.
(j) Se produce la división del citoplasma –citocinesis– tal como ocurre después de la mitosis.

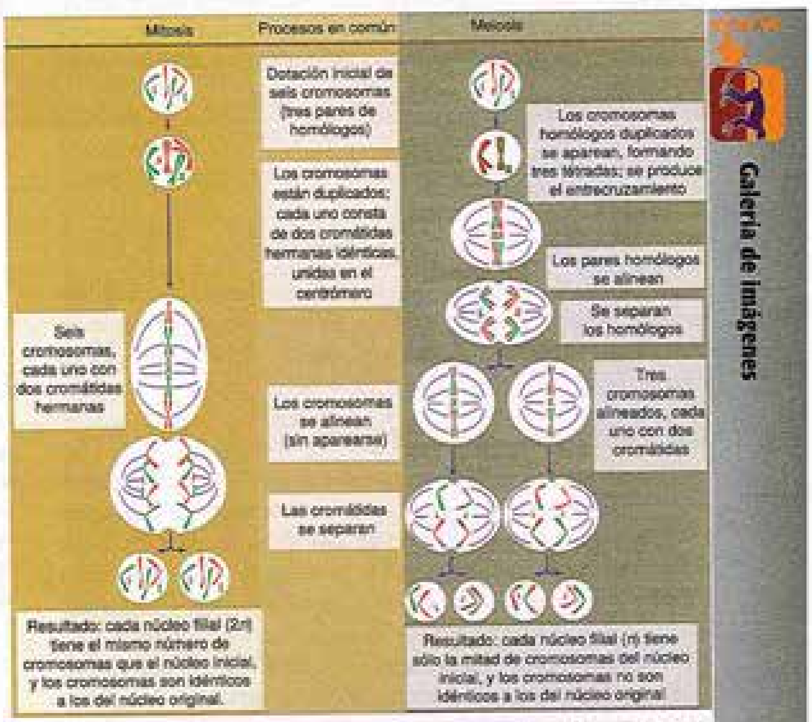


Fig. 7-16. COMPARACIÓN DE LA MITOSIS Y LA MEIOSIS EN UNA CÉLULA CON SEIS CROMOSOMAS. *La célula diploide, en este ejemplo, tiene seis cromosomas, es decir, $2n = 6$.*

Las consecuencias de la reproducción sexual

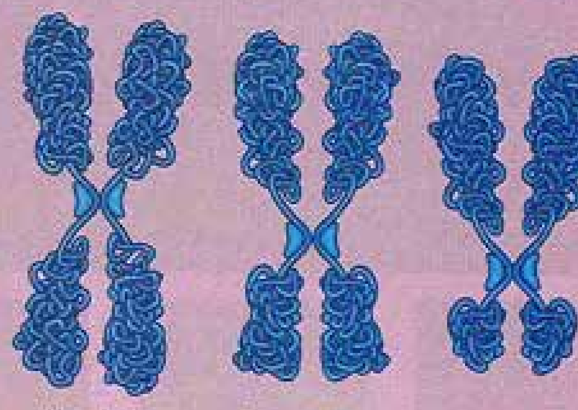
Como vimos, muchas especies presentan tanto reproducción asexual –por mitosis– como sexual. La mayoría de los eucariontes unicelulares tienen un ciclo de vida similar al de *Chlamydomonas* (véase fig. 7-18) y es frecuente encontrar una etapa de reproducción asexual de rápida propagación que ocurre durante condiciones ambientales más favorables, seguida de una etapa de reproducción sexual, al comienzo de la estación más rigurosa.

Debido al proceso de duplicación cromosómica que ocurre en la mitosis, excepto en el caso de que se produzcan cambios

Recuadro 7-2

Anatomía de un cromosoma

En la metafase, los cromosomas se distinguen claramente al microscopio como estructuras delgadas y alargadas, con dos brazos separados por un estrechamiento llamado constricción primaria o centrómero. Tienen un brazo corto (llamado *p*) y uno largo (llamado *q*). Los cromosomas humanos presentan tres formas básicas que se distinguen por la longitud de los brazos corto y largo, así como por la posición del centrómero. En los cromosomas *metacéntricos*, los brazos corto y largo tienen aproximadamente la misma longitud, y el centrómero se ubica en el punto medio. En los cromosomas *submetacéntricos*, los brazos corto y largo tienen diferentes longitudes, y el centrómero está más próximo a uno de los extremos. En los cromosomas *acrocéntricos*, el centrómero está muy cerca de uno de los extremos y el brazo corto es muy pequeño. Estos cromosomas con frecuencia tienen constricciones secundarias en los brazos cortos, que se conectan con fragmentos muy pequeños del DNA, llamados satélites. Los telómeros son las secuencias de nucleótidos localizadas en el extremo del cromosoma.



Recuadro 7-3

Gemelos monocigóticos

Los gemelos monocigóticos provienen de un cigoto que, al sufrir la primera división, da dos células hijas, cada una de las cuales evoluciona independientemente. Esto los diferencia de los mellizos que son dicigóticos, es decir, cada uno proviene de un óvulo fecundado.

Se ha descubierto que incluso los gemelos monocigóticos no son necesariamente idénticos. Esto se debe a procesos azarosos que ocurren en una etapa temprana del desarrollo y que, por ejemplo, inactivan uno de los dos cromosomas X en la hembra, o "encienden o apagan" ciertos genes en diferentes células según de qué progenitor provengan los cromosomas que los portan. En consecuencia, un miembro del par de gemelos "idénticos" puede nacer con una enfermedad genética devastadora, como la distrofia muscular (véase cap. 16, Las enfermedades monogénicas ligadas al cromosoma X), mientras que el otro miembro se desarrolla sano por completo.

–mutaciones–, los individuos producidos en forma asexual son genéticamente idénticos a sus progenitores. En contraste, en los individuos producidos sexualmente, el potencial para la variabilidad genética es enorme.

Tres fuentes de variabilidad genética

En las especies de reproducción sexual pueden reconocerse tres procesos fundamentales que ocurren durante la meiosis y la fecundación, que funcionan como fuentes de variabilidad genética al proveer nuevas variaciones que constituyen la "materia prima" de la selección natural a lo largo del proceso evolutivo (véase cap. 19).

- *El entrecruzamiento.* Como vimos, en la profase I se intercambia información genética entre cromosomas homólogos.
- *La segregación al azar de los cromosomas de los dos progenitores.* Los cromosomas paterno y materno se distribuyen en forma independiente entre células haploides en la meiosis y esa distribución depende de la orientación de los pares de homólogos en la metafase I. Como esa orientación es al azar, no hay ninguna "regla" sobre cuántos homólogos paternos o maternos se colocarán a cada lado del ecuador. En la figura 7-23 se muestran las posibles distribuciones de cromosomas progenitores (fig. 7-23).
- *La fecundación.* Ésta es una fuente extra de variabilidad: salvo el caso de los gemelos monocigóticos, nunca dos individuos son idénticos, ya que provienen de la unión de cierta pareja de gametos (cierto espermatozoide y cierto óvulo*) y no de otra. Debido a los mecanismos de recombinación y segregación de los cromosomas en la meiosis, no hay dos gametos idénticos (recuadro 7-3, *Gemelos monocigóticos*).

* *Nótese que el gameto femenino se fecunda en estadio de oocito II.*

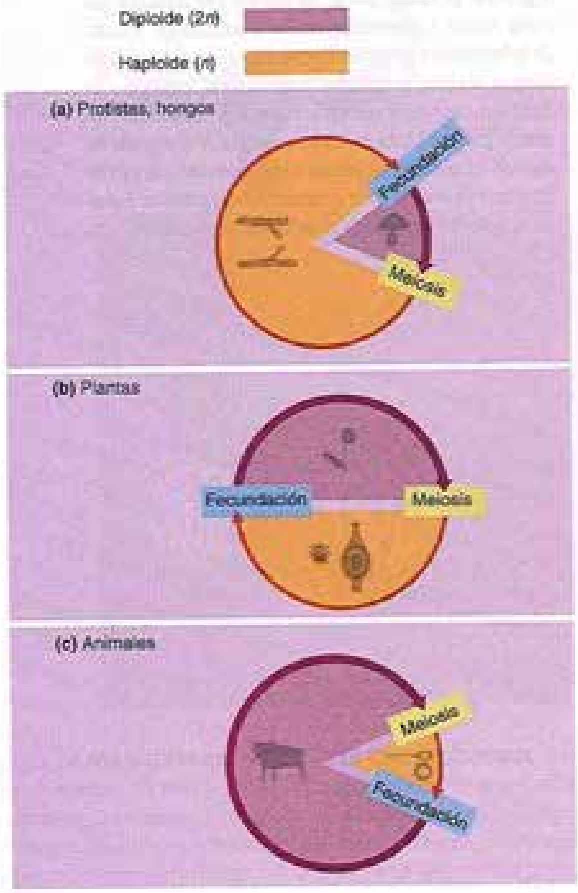


Fig. 7-17. LA FECUNDACIÓN Y LA MEIOSIS EN ORGANISMOS CON DISTINTOS CICLOS DE VIDA. *La fecundación y la meiosis pueden ocurrir en diferentes momentos del ciclo de vida según el tipo de organismo del que se trate.* ***(a)*** *En muchos unicelulares y hongos como el alga Chlamydomonas y el moho Neurospora, la meiosis ocurre de inmediato a la fecundación. La mayor parte del ciclo de vida transcurre en el estado haploide.* ***(b)*** *En las plantas, la fecundación y la meiosis están separadas en el tiempo. Su ciclo de vida incluye una fase diploide y una fase haploide.* ***(c)*** *En los animales, la meiosis es seguida por la fecundación. En consecuencia, durante la mayor parte del ciclo vital el organismo es diploide.*

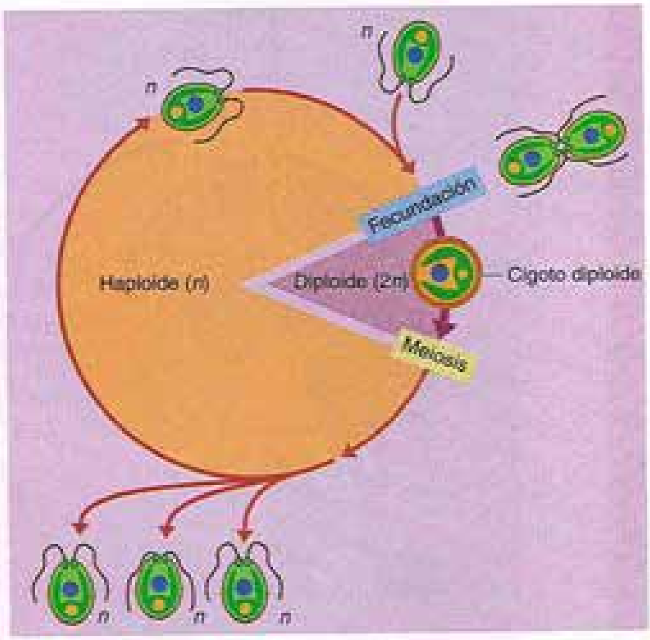


Fig. 7-18. EL CICLO VITAL DEL ALGA CHLAMYDOMONAS. *El ciclo vital de Chlamydomonas corresponde al representado en la figura 7-17a y se caracteriza por una alternancia de generaciones. Chlamydomonas es haploide durante la mayor parte de su vida. La fecundación se produce por la unión de dos células fecundantes de cepas diferentes y da origen a un cigoto diploide que produce una cubierta gruesa que le permite permanecer latente durante condiciones rigurosas. Después de este período de latencia, el cigoto se divide por meiosis y forma cuatro células haploides. Cada célula haploide puede reproducirse asexualmente, por mitosis, y formar más células haploides. En condiciones ambientales adversas, las células haploides de una línea fecundante pueden fusionarse con células de un tipo opuesto y así se inicia otro ciclo sexual.*

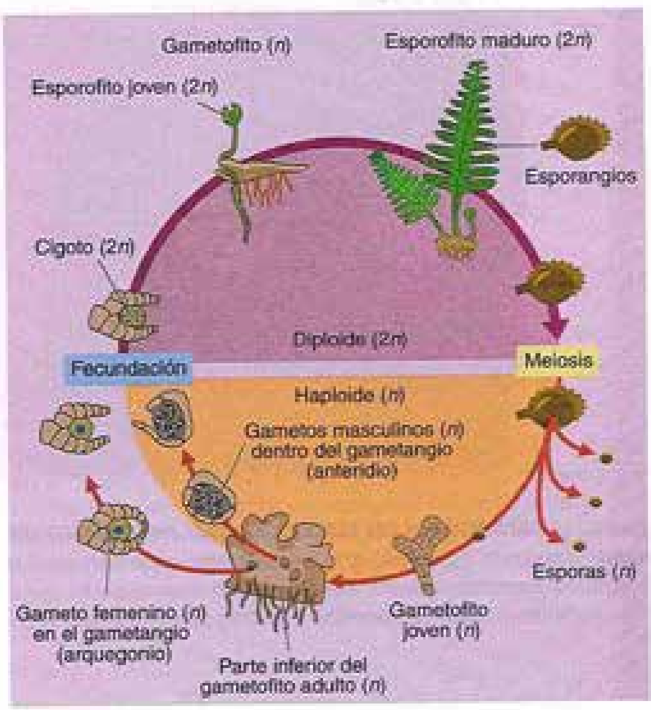


Fig. 7-19. EL CICLO VITAL DE UN HELECHO. *El ciclo vital de un helecho corresponde al representado en la figura 7-17b. En los helechos, la forma más común y conspicua es el individuo diploide, el esporofito. En los esporangios se producen por meiosis las esporas haploides, que habitualmente se encuentran en la parte inferior de sus hojas y luego son liberadas. De las esporas se desarrollan gametofitos haploides. En muchas especies, los gametofitos tienen sólo unas pocas capas de células y adoptan una forma similar a un corazón. De la superficie inferior del gametofito aparecen filamentos, los rizoides, que penetran en el suelo. En la superficie inferior del gametofito hay arquegonios, que contienen los gametos femeninos, y anteridios, que contienen los gametos masculinos. Cuando hay un aporte adecuado de agua, los anteridios se rompen; los gametos masculinos maduros tienen numerosos flagelos con los que nadan hasta los arquegonios y fecundan a los gametos femeninos. Del cigoto se desarrolla el esporofito diploide (2n), que crece del arquegonio, contenido en el gametofito. Después de que el joven esporofito se arraiga en el suelo, el gametofito se desintegra. El esporofito maduro, desarrolla esporangios, en los cuales ocurre la meiosis, y así comienza nuevamente el ciclo.*

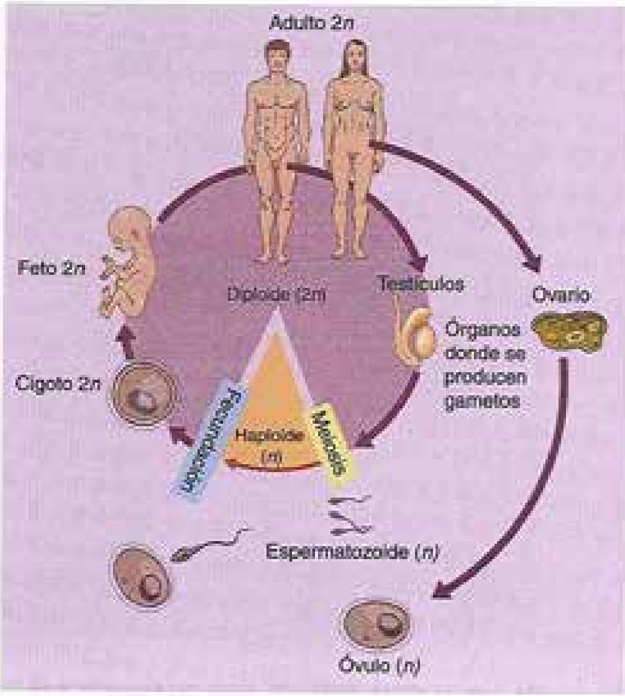


Fig. 7-20. EL CICLO VITAL DE HOMO SAPIENS. *Los gametos (óvulos y espermatozoides) son producidos por meiosis. En la fecundación, los gametos haploides se fusionan y se restablece, en el cigoto, el número diploide. El cigoto dará lugar a un hombre o a una mujer que, cuando maduren, nuevamente producirán gametos haploides. Como en el caso de la mayoría del resto de los animales, las células son diploides durante casi todo el ciclo de vida; la única excepción son los gametos. Este tipo de ciclo vital corresponde al representado en la figura 7-17c.*

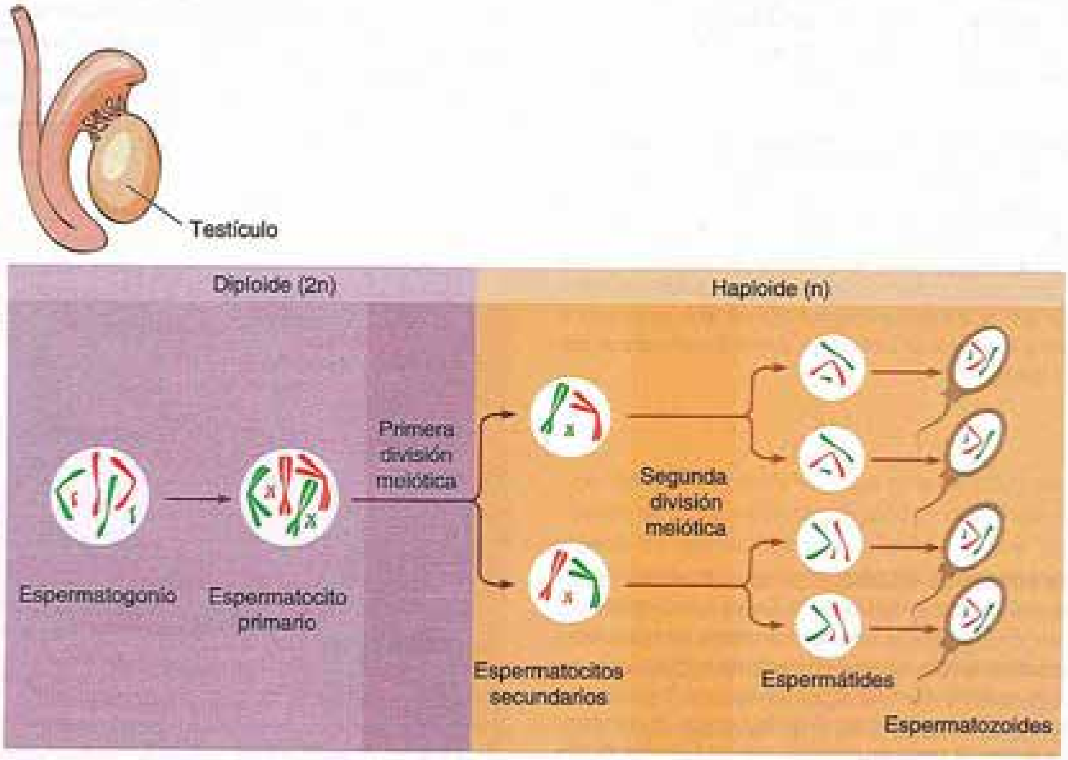


Fig. 7-21. LA FORMACIÓN DE LOS ESPERMATOZOIDES EN LA ESPECIE HUMANA. *Comienza con el crecimiento de los espermatogonios, que se diferencian y se convierten en espermatocitos primarios. Para ejemplificar, se muestran sólo seis (n = 3) de los 46 cromosomas que no experimentaron entrecruzamiento. En la primera división meiótica, cada espermatocito primario se divide en dos espermatocitos secundarios haploides. La segunda división meiótica da por resultado cuatro espermátides haploides que luego se diferencian en espermatozoides funcionales.*

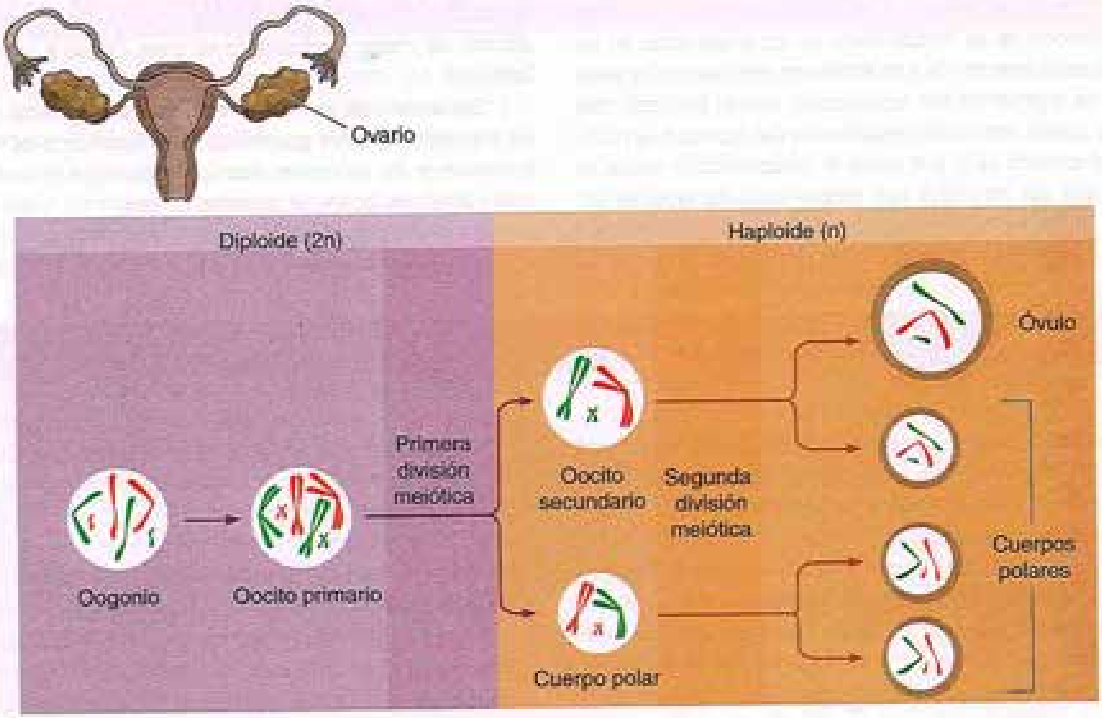


Fig. 7-22. LA FORMACIÓN DEL ÓVULO EN LA ESPECIE HUMANA. *Para ejemplificar, se muestran sólo seis (n=3) de los 46 cromosomas que no experimentaron entrecruzamiento. Comienza con el crecimiento de un oogonio que se diferencia y se convierte en oocito primario. En la primera división meiótica, el oocito primario se divide y forma un oocito secundario y un cuerpo polar. La primera división meiótica comienza, en la mujer, durante el tercer mes de su desarrollo fetal y queda detenida en la profase I hasta que se produce la ovulación, durante la pubertad. La segunda división meiótica, que produce el óvulo y un segundo corpúsculo polar, no ocurre hasta que el espermatozoide fecundante haya penetrado en el oocito secundario. El primer cuerpo polar puede dividirse o bien desintegrarse.*

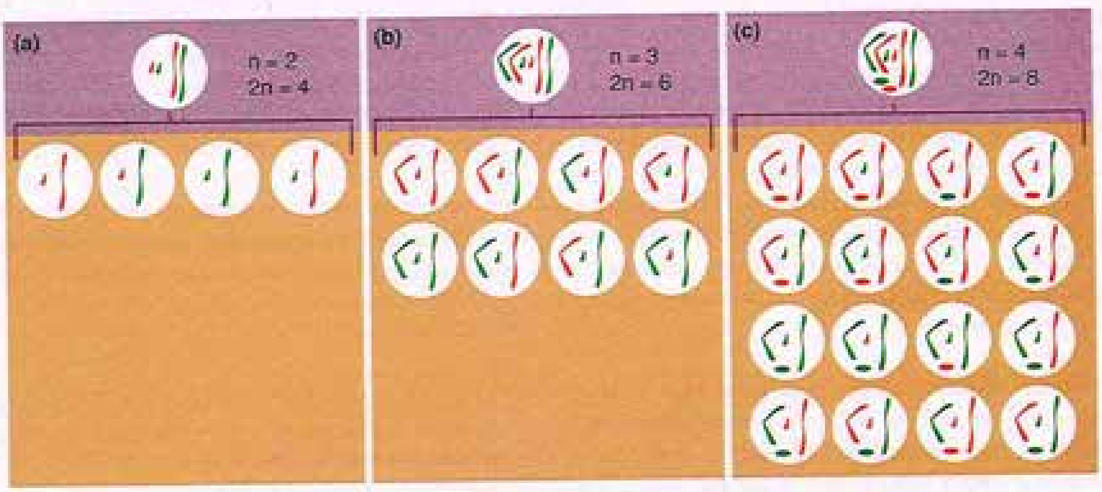


Fig. 7-23. POSIBLES COMBINACIONES DE CROMOSOMAS EN LOS GAMETOS. *En rojo se presentan los cromosomas de origen paterno y en verde los cromosomas de origen materno en tres especies diferentes.* ***(a)*** *Un organismo con un número diploide de 4 y haploide de 2.* ***(b)*** *Un organismo con el número diploide de 6, y el haploide de 3.* ***(c)*** *Un organismo con un número diploide de 8 y haploide de 4. El número de combinaciones posibles de cromosomas en los gametos es 2 elevado a la enésima potencia, o 2^n, donde 2 es el número de homólogos en un par y n es el número haploide de cromosomas. Por ejemplo, si el número original de cromosomas es 4 ($n = 2$), el número de combinaciones posibles de cromosomas es 2^2, o 4. En (b), si el número original es 6 ($n = 3$), el número de combinaciones posibles es 2^3 o sea, 8. Si hay ocho cromosomas ($n = 4$), hay 16 combinaciones diferentes posibles (2^4). Por lo tanto, un humano, hombre o mujer, con sus 46 cromosomas, es capaz de producir 2^{23} tipos de espermatozoides o de óvulos, es decir, ¡8.388.608 combinaciones diferentes de cromosomas! Y esto no considera las variaciones que pueden haberse introducido por el entrecruzamiento.*

Como veremos en el capítulo 19, la variabilidad genética originada por la recombinación de las características de los progenitores en los descendientes es un aspecto clave en el proceso evolutivo de los seres vivos. Si bien los organismos con reproducción asexual proliferan más rápido que los que se reproducen sexualmente (un individuo se multiplica en dos, al contrario de lo que ocurre en la reproducción sexual en la que hacen falta dos individuos para generar uno), las especies con reproducción sexual poseen mayores posibilidades de adaptarse a condiciones del medio cambiantes o adversas, debido a su mayor variabilidad.

Con estas ideas en mente, en el capítulo siguiente recorreremos los principales eventos que marcaron el nacimiento de la genética y analizaremos los principales descubrimientos que llevaron a la definición y la reformulación del concepto de gen.

En síntesis

La distribución de la información genética

1. La división celular permite la reproducción de los organismos unicelulares y pluricelulares. En estos últimos posibilita, además, el desarrollo de un individuo a partir de una única célula y la reparación de los tejidos dañados.
2. En los procariontes y los eucariontes, los cromosomas se duplican antes de la división celular. Luego se distribuyen entre las células hijas de tal manera que se produce una distribución equitativa del material hereditario. En los eucariontes existen dos tipos de división celular: la mitosis y la meiosis.

La vida de una célula: el ciclo celular

3. El ciclo celular es la sucesión de fases de crecimiento y división que ocurren en la vida de una célula. En él se pueden reconocer tres fases: interfase, mitosis y citocinesis.
4. La interfase abarca tres etapas: G_1, S y G_2. Durante G_1, la célula crece y se duplican las organelas; en las células animales, los centríolos empiezan a duplicarse. En la etapa S se duplican el DNA y sus proteínas asociadas. En G_2 comienzan a ensamblarse las estructuras relacionadas con la división celular, los cromosomas se condensan y los centríolos terminan de duplicarse.
5. El ciclo celular está regulado por estímulos externos e internos. La falta de nutrientes, los cambios de temperatura y de pH, y la presencia de células contiguas pueden detener la división celular, mientras que ciertas hormonas y factores de crecimiento la estimulan. La regulación interna se realiza mediante la fosforilación y la degradación de complejos proteicos llamados Cdk-ciclinas, formados por una subunidad reguladora (la ciclina) y otra catalítica (la cinasa). La actividad de estos complejos determina si el ciclo celular avanza o se detiene.

La división del núcleo y del citoplasma: mitosis y citocinesis

6. La mitosis es un proceso continuo, en el que se reconocen cuatro fases: profase, metafase, anafase y telofase.
7. Al comienzo de la mitosis, cada cromosoma está formado por dos cromátidas hermanas y se encuentra totalmente condensado. El huso mitótico está armado y las fibras cinetocóricas están unidas a los centrómeros de los cromosomas. Las fibras del huso separan las cromátidas hermanas, que son conducidas a polos opuestos de la célula. Así se asegura la distribución equitativa de la información genética entre las dos células hijas.
8. La citocinesis divide a la célula madre en dos hijas casi iguales. Cada una de ellas recibe un juego completo de cromosomas y alrededor de la mitad del citoplasma, las organelas y las macromoléculas de la célula madre.

Senescencia: el envejecimiento de una célula

9. El número de divisiones de las células eucariontes en cultivo disminuye con el tiempo y está correlacionado con el acortamiento progresivo de los telómeros. Finalmente, las células entran en un estado de senescencia, que se caracteriza por la ausencia de división celular.

El proceso de muerte celular: apoptosis versus necrosis

10. La apoptosis es un proceso de muerte celular programada genéticamente. En los vertebrados, controla el número de neuronas durante el desarrollo del sistema nervioso, elimina células defectuosas y da forma a los órganos en desarrollo. Junto con la mitosis, modela las formas de los organismos.
11. Las caspasas son enzimas que degradan las proteínas de la lámina nuclear y del citoesqueleto, y provocan la apoptosis. Su actividad está controlada por otras proteínas que, a su vez, responden a factores extracelulares.
12. La necrosis es un tipo de muerte celular no controlada. Suele producir la hinchazón y el estallido de las células.

La división celular: un modo de reproducción de un organismo

13. En los organismos unicelulares, la división celular está asociada con la reproducción y permite la aparición de dos réplicas exactas de cada individuo.

Hacia la reproducción sexual

14. La reproducción sexual ocurre en la mayoría de los eucariontes. Requiere dos progenitores y siempre involucra dos procesos: la meiosis y la fecundación.

Células haploides, diploides y poliploides: distinto número de dotaciones cromosómicas

15. El número de cromosomas se mantiene constante entre los individuos de una misma especie.
16. Las células somáticas de la mayoría de las plantas y de los animales son diploides (tienen una dotación doble de cromosomas).

En síntesis *(Cont.)*

mientras que sus gametos son haploides (tienen una dotación simple). Las células poliploides tienen más de dos dotaciones cromosómicas. El número haploide de cromosomas se designa *n* y el número diploide, *2n*.

17. En toda célula diploide, cada cromosoma tiene su par homólogo. Uno de los cromosomas homólogos proviene del gameto de uno de los progenitores y su par, del gameto del otro progenitor.

La meiosis: una reducción en el número de cromosomas

18. La meiosis consiste en dos divisiones sucesivas que producen cuatro células hijas haploides. De esta forma se compensa el efecto multiplicador de la fecundación.
19. En cada una de las dos divisiones meióticas se pueden reconocer las mismas fases que en la mitosis (véase el punto 6).
20. Al comienzo de la meiosis I, los cromosomas homólogos se aparean y se produce el entrecruzamiento: un fragmento de cromátida de un homólogo se intercambia con un fragmento de cromátida del otro. Durante la meiosis II, las cromátidas de cada homólogo se distribuyen al azar entre las células hijas.

La mitosis y la meiosis: procesos similares pero diferentes

21. En la meiosis, cada núcleo diploide se divide dos veces, pero los cromosomas se duplican una sola. En la mitosis, en cambio, cada división es precedida por una duplicación cromosómica.
22. Durante la meiosis, los cromosomas homólogos se aparean, se entrecruzan y se segregan al azar. Nada de esto ocurre durante la mitosis.
23. La mitosis ocurre en células haploides y diploides; la meiosis, sólo en diploides.

La meiosis en organismos con distintos ciclos vitales

24. En muchos organismos unicelulares y hongos haploides, la meiosis ocurre inmediatamente después de la fusión de las células fecundantes.
25. En las plantas que se reproducen en forma sexual se alternan una fase haploide que por mitosis produce gametos y una fase diploide que por meiosis produce esporas.
26. En los animales diploides, la meiosis produce gametos haploides.

Posibles errores en la meiosis

27. Los cromosomas homólogos o sus cromátidas se pueden separar en forma incorrecta y dar lugar a la aparición de gametos con cromosomas faltantes o sobrantes.

Las consecuencias de la reproducción sexual

28. En las especies con reproducción sexual ocurren tres procesos que actúan como fuentes de variabilidad genética: el entrecruzamiento, la segregación al azar de los cromosomas de los progenitores y la fecundación. Esta variabilidad es un aspecto clave en el proceso evolutivo de los seres vivos.

Cuestionario

1. La primera descripción razonablemente precisa de la mitosis fue realizada en 1873 por Schneider, Bütschli y Fol. De inmediato se reconoció la importancia de este proceso celular y en los cuatro años siguientes se publicaron en revistas científicas 194 artículos sobre el tema. Cada nueva observación confirmaba que la división celular era en extremo compleja. ¿Por qué tanta complejidad?, ¿por qué la célula y el núcleo simplemente no se dividían por la mitad?, se preguntaban los investigadores de aquel entonces.
   a. ¿Qué estaban dando por sentado los investigadores al hacerse estas preguntas?
   b. ¿Por qué la división celular es tan compleja?

2. Indique cuántos cromosomas y cuántas cromátidas hay en cada una de las siguientes etapas de las divisiones celulares de un organismo cuyo número haploide es 6.
   a. Metafase mitótica.
   b. Interfase (etapa G_1).
   c. Metafase II.
   d. Interfase (etapa G_2).

3. Indique el contenido relativo de DNA nuclear en cada una de las etapas indicadas en la pregunta 2. Considere que el contenido de DNA de una célula haploide es 1.

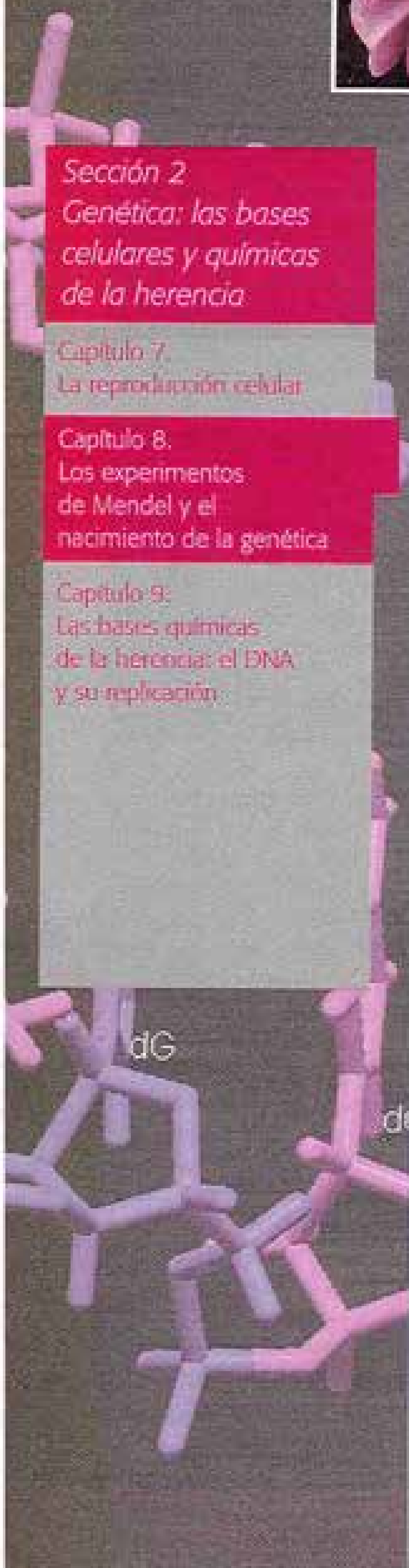
4. Las células somáticas de cierta especie animal tienen tres pares de cromosomas homólogos: A1 A2, B1 B2, C1 C2.
   a. ¿Cuántas combinaciones posibles de cromosomas se pueden encontrar en los gametos de un individuo de esta especie? (Considere que no ocurre entrecruzamiento.)
   b. Indique cuáles son esas combinaciones.

5. ¿Qué ocurriría si a una célula en G_1 se le aplica el factor promotor de la mitosis?

6. "Así, finalmente, el encuentro de los pasados que no puede suceder jamás en el presente de los que creen encontrarse, se realiza como pasado del que viene después y no podrá vivirlo en su presente. Creemos ir hacia nuestras bodas y son todavía las bodas de los padres y de las madres que se cumplen a través de nuestra espera y nuestro deseo. Esta que nos parece nuestra felicidad quizás es sólo la felicidad de una historia ajena que termina allí donde creíamos que comenzaba la nuestra". Así reflexiona sobre la meiosis el narrador de la novela *Tiempo cero* (1967), de Italo Calvino. ¿A qué se refiere específicamente?



Los experimentos de Mendel y el nacimiento de la genética



Aunque la paciencia y la labor requeridas son muy grandes, los métodos prácticos son simples, y pueden ser llevados a cabo en muchos casos por cualquier persona que cuente con tiempo libre y sea capaz de realizar cualquier cosa con exactitud. Tiempo, exactitud y un jardín de extensión moderada son casi el único equipamiento necesario para ese trabajo. Por otra parte, la importancia científica de los resultados por obtener es trascendente..

William Bateson

Desde hace 3.800 millones de años, la reproducción hace posible la continuidad de la vida. Generación tras generación, los progenitores transmiten a sus hijos las "instrucciones" que les permiten desarrollarse y transformarse en seres parecidos a sus padres. Aunque la herencia biológica ha sido un tema de gran preocupación desde los comienzos de la historia humana, el estudio científico de la herencia, conocido actualmente como **genética**, empezó realmente en la segunda mitad del siglo XIX.

Las cuestiones centrales de la genética se encuentran entre las más fundamentales en biología: cómo se transmite la información hereditaria de generación en generación y cómo se traduce esta información en las características particulares de cada individuo. El conocimiento actual de estos problemas se debe a los modelos propuestos por numerosos investigadores que fueron capaces de plantear las preguntas adecuadas y de perseverar en la búsqueda de respuestas. En este capítulo y en los siguientes iremos analizando los principales conceptos e interpretaciones teóricas que comprenden la genética contemporánea.

Las contribuciones de Mendel

¿Por qué el hijo se parece a la madre en ciertos rasgos y al padre en otros? ¿Por qué ciertos caracteres parecen saltar una generación y el niño se parece más a su abuelo que a su padre? Preguntas similares se venían formulando desde épocas remotas. Al mismo tiempo, este tipo de problemas tenían una gran importancia práctica para los criadores de plantas y animales que intentaban obtener variedades con ciertas características beneficiosas para el ser humano (fig. 8-1) (ensayo, 8-1, *Concepciones acerca de la herencia*).

En siglo XVIII comenzaron a realizarse experiencias más rigurosas de hibridación de plantas, es decir, de cruzamiento artificial de individuos de especies o de variedades diferentes. Pero los resultados de estas experiencias eran muy diferentes entre sí. Entre los naturalistas que realizaron este tipo de prácticas se encontraba Gregor Mendel (1822-1884), un monje austríaco, quien inició los experimentos que más tarde proporcionarían las primeras respuestas rigurosas a las preguntas sobre la herencia.

Historia de la biología
Genética · 1865

Ensayo 8-1

Concepciones acerca de la herencia

Historia de la biología
Genética · 1677 · 1753 · 1862

Ovistas versus espermistas

A mediados de la década de 1670, el holandés Régnier de Graaf (1641-1673) describió por primera vez el folículo ovárico, dentro del cual se forma el óvulo. Aunque el óvulo mismo no se vio hasta pasados otros 150 años, su existencia se aceptó rápidamente. De hecho, de Graaf atrajo a una escuela de adeptos, los ovistas, quienes estaban tan convencidos de sus opiniones como los *animalculistas* –o espermistas– lo estaban de las suyas. En poco tiempo, ambos grupos se enfrentaron abiertamente. Tanto los ovistas como los espermistas se inscribían así en una concepción preformista, diferenciándose de otra posición, la epigenetista, que sostenía que el embrión se desarrolla por diferenciación sucesiva de sus partes.

Los animalculistas sostenían que dentro de cada espermatozoide humano había una criatura diminuta, un homúnculo u hombrecito que era un futuro ser humano en miniatura. El pequeño se implantaba en el vientre de la hembra donde se nutría, pero la madre era meramente una incubadora para el feto en crecimiento. Cualquier semejanza que un niño pudiera tener con su madre, sostenían estos teóricos, se debía a las "influencias prenatales del vientre". Los ovistas, por el contrario, decían que era el óvulo femenino el que contenía el futuro ser humano en miniatura; los animálculos del líquido seminal del macho simplemente estimulaban su crecimiento.

Ovistas y espermistas por igual llevaron esta discusión un paso lógico más adelante: si cada homúnculo tenía dentro de sí otro ser humano perfectamente formado, pero más pequeño, dentro de éste debía haber otro y así, sucesivamente, debía contener hijos, nietos y bisnietos, todos ellos en reserva para un uso futuro. Algunos ovistas fueron tan lejos como para decir que Eva bíblica había contenido dentro de su cuerpo a todas las generaciones no nacidas que todavía estaban por venir, con cada óvulo encajando perfectamente dentro de otro a la manera de las muñecas rusas. Cada generación de hembras, desde Eva, habría contenido un óvulo menos que la generación precedente. Después de millones de generaciones, todos los óvulos se habrían terminado y la vida humana llegaría a su fin.

La hipótesis de la herencia mezcladora

A mediados del siglo XIX, ovistas y espermistas comenzaron a perder terreno, no debido a resultados de experimentos científicos, sino a los intentos prácticos de los jardineros para producir nuevas plantas ornamentales. Los cruzamientos artificiales de estas plantas mostraron que, en general, independientemente de qué planta suministrara el polen (que contiene las células espermáticas) y qué planta contribuyera con los gametos femeninos, ambas contribuían a las características de la nueva variedad. Esta conclusión echó por tierra la preponderancia de uno de los sexos pero suscitó cuestiones aún más enigmáticas: ¿con qué contribuía exactamente cada planta progenitora? ¿Cómo se combinaban y apiñaban en una sola semilla las centenas de características de cada planta?

La hipótesis más aceptada en el siglo XIX fue la de la *herencia mezcladora*, que sostenía que cuando se combinan los óvulos y los espermatozoides, se produce una mezcla de material hereditario, de manera semejante a la mezcla de dos tintas de diferentes colores. Según esta hipótesis, podría predecirse que la progenie de un animal negro y de uno blanco sería gris y que, a su vez, su progenie también lo sería, pues el material hereditario blanco y negro, una vez mezclado, nunca podría volver a separarse. Pero este concepto no podía explicar por qué las características saltan una generación, o aun varias generaciones, y luego reaparecen en algunos descendientes. Fue sólo con los experimentos de Mendel que éstas y muchas otras preguntas tuvieron su respuesta.

Mendel nació en una familia de campesinos en 1822 y años más tarde ingresó en un monasterio en Brünn (actualmente Brno, República Checa). Durante dos años estudió matemática y otras ciencias en la Universidad de Viena. Luego de fracasar en los exámenes para obtener el certificado de docencia al que aspiraba, se retiró al monasterio, en el que finalmente llegó a ser abad. El trabajo de Mendel, llevado a cabo en un tranquilo jardín de la abadía e ignorado hasta cerca de veinte años después de su muerte, marca el comienzo de la genética moderna (fig. 8-2). La abadía proveyó el espacio y el tiempo que Mendel necesitaba para realizar su trabajo, que fue intenso y de gran precisión, como William Bateson tan bien lo expresara en la cita que inicia este capítulo.

Mendel contribuyó a demostrar que las características heredadas se encuentran en unidades discretas que se redistribuyen en cada generación. Estas unidades discretas, que Mendel llamó *elemente*, podrían considerarse el equivalente de las que en la actualidad conocemos como genes.



Fig. 8-1. UNA BURRA CON SU BURRITO PARECIDO A ELLA.



Fig. 8-2. GREGOR MENDEL EN BRÜNN. *En esta fotografía de frailes agustinos tomada en 1862, Gregor Mendel –quien sostiene una fucsia– es el segundo de pie desde la derecha. En sus experimentos, llevados a cabo en el jardín de la abadía, Mendel contribuyó a demostrar que los determinantes hereditarios son transportados como unidades separadas de generación en generación. Aunque Mendel publicó sólo dos artículos científicos durante su vida, realizó un gran trabajo experimental en una gran diversidad de plantas, hasta que fue elegido abad del monasterio en 1871. Desgraciadamente, casi todos sus manuscritos se destruyeron poco antes de su muerte en 1884 o después de ella.*

El método experimental de Mendel

En sus experimentos sobre la herencia, Mendel eligió el guisante o arveja común, *Pisum sativum*. Las plantas se conseguían en el comercio, eran fáciles de cultivar y crecían con rapidez. Sus distintas variedades tenían características claramente diferentes y constituían líneas que se reproducían en forma pura, es decir que no cambiaban de una generación a la siguiente. Por ejemplo, una variedad de plantas altas, si se cruzaba siempre entre sí, producía descendencia alta y una variedad con semillas amarillas producía siempre semillas amarillas, generación tras generación. Por otra parte, en el guisante, las estructuras reproductivas de la flor se encuentran encerradas por completo por pétalos, aun cuando están maduras (fig. 8-3). En consecuencia, la flor normalmente se autopoliniza, es decir, los gametos masculinos de una flor fecundan a los gametos femeninos de la misma flor. Además, aunque plantas de diferentes variedades se podían cruzar experimentalmente, era muy poco probable que ocurrieran cruzamientos accidentales que confundieran los resultados experimentales. Como afirmara Mendel en su trabajo original, "el valor y la utilidad de cualquier experimento dependen de la elección del material adecuado al propósito para el cual se lo usa". El material elegido por Mendel fue verdaderamente adecuado.

La elección de Mendel de la planta de guisante para sus experimentos no fue original. Sin embargo, su éxito en la formulación de los principios fundamentales de la herencia, en la que otros habían fracasado, se debió a su enfoque imaginativo del problema:

- Sometió a prueba una hipótesis muy específica a través de una serie de experimentos cuidadosamente planeados. Eligió para su estudio sólo características hereditarias con variantes bien definidas y mensurables.
- No sólo estudió la progenie de la primera generación, sino también de la segunda y de las subsiguientes generaciones.
- Contó los descendientes y luego analizó los resultados matemáticamente. Aunque su matemática era simple, la idea de que un problema biológico podía estudiarse de manera cuantitativa era sorprendentemente nueva.
- Organizó los datos de tal modo que sus resultados se pudieran evaluar en forma simple y objetiva. Los experimentos mismos fueron descritos con tanta claridad que pudieron ser repetidos y controlados por otros científicos.

El principio de segregación

Mendel comenzó su trabajo con 32 variedades diferentes de plantas de guisante, que estudió durante varios años antes de comenzar sus experimentos cuantitativos. Luego seleccionó siete características, cada una de las cuales aparecía en dos variantes conspicuamente distintas en las diferentes variedades de la misma planta. La lista completa de características que Mendel estudió se presenta en el cuadro 8-1.

Mendel realizó cruzamientos experimentales como los que se muestran en la figura 8-3b y encontró que, en cada caso, en la primera generación (que llamaremos generación **F_1** o **primera generación filial**), todos los miembros de la progenie mostraban sólo una de las dos variantes alternativas; la otra variante desaparecía por completo. Por ejemplo, todas las plantas resultantes del cruzamiento entre plantas puras de semillas amarillas y plantas puras de semillas verdes producían semillas amarillas, tal como el progenitor de semillas amarillas. Asimismo, todas las flores de las plantas resultantes del cruzamiento entre una planta pura de flores de color púrpura y una planta pura de flores blancas eran púrpura.

A las variantes que aparecían en la generación F_1, como las semillas amarillas y las flores púrpura, Mendel las llamó **dominantes**.

La pregunta obvia que surgía de estos resultados era: ¿qué ocurrió con la variante alternativa, el color verde de la semilla o el color blanco de la flor, que fue transmitida fielmente durante tantas generaciones por el respectivo progenitor? Mendel dejó que fuese la planta misma la que realizara la etapa siguiente del experimento. Al permitir que las plantas F_1 se autopolinizaran (fig. 8-4), la variante que había desaparecido en la primera generación reapareció en la **segunda generación filial** o **F_2**. En el cuadro 8-1 se muestran los resultados de los cálculos de Mendel. A las variantes presentes en la generación progenitora y que reaparecen en la generación F_2, Mendel las llamó **recesivas**.

Cuadro 8-1. *Resultados de los experimentos de Mendel con plantas de guisantes*

Carácter	Generación P Dominante X Recesivo		Segunda generación filial F_2 Dominante	Recesivo	Cociente
Color de la semilla	amarilla	verde	6022	2001	3,01:1
Forma de la semilla	redonda	rugosa	5474	1850	2,96:1
Color de la vaina	verde	amarilla	428	152	2,82:1
Forma de la vaina	hinchada	comprimida	882	299	2,95:1
Color de la flor	púrpura	blanca	705	224	3,15:1
Ubicación de la flor	axial	terminal	651	207	3,14:1
Longitud del tallo	alto	enano	787	277	2,84:1

Mendel realizó cruzamientos experimentales y encontró que, en cada caso, en la primera generación, todos los miembros de la progenie mostraban sólo una de las dos variantes alternativas; la otra variante desaparecía por completo. Obtuvo la F_2 por cruzamiento de individuos de la F_1 entre sí y observó los resultados que se muestran aquí.

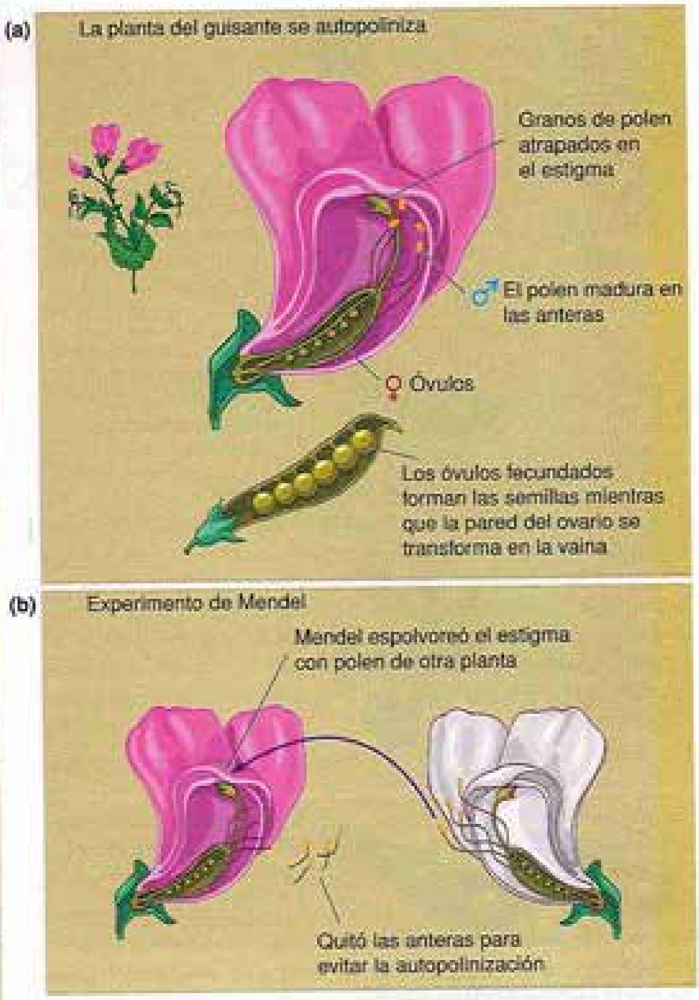


Fig. 8-3. LA PLANTA DE GUISANTE O ARVEJA COMÚN (PISUM SP) ELEGIDA POR MENDEL. (a) *En todas las flores, los gametos masculinos (polen) se desarrollan en las anteras y los femeninos en el ovario. La polinización ocurre cuando los granos de polen, atrapados en los estigmas, germinan y desarrollan un tubo polínico por el cual viaja el núcleo espermático que fecundará al gameto femenino. Ambos núcleos se unen y forman el cigoto que se desarrolla dentro del ovario, adherido a su pared. En la mayoría de las especies de plantas con flor, el polen de una planta (a menudo transportado por un insecto) queda atrapado sobre el estigma de otra planta. Esto se conoce como polinización cruzada. Sin embargo, en la flor del guisante, el estigma y las anteras están encerrados por completo por pétalos, y la flor, a diferencia de otras especies, no se abre hasta que haya ocurrido la fecundación. Así, la planta normalmente se autopoliniza.* ***(b)*** *En sus experimentos de cruzamientos, Mendel abría las yemas florales antes de que madurase el polen y sacaba las anteras con unas pinzas; así, evitaba la autopolinización. Luego, cruzaba artificialmente la flor espolvoreando el estigma con polen recogido de otra planta.*

Tal como hizo Mendel, podemos comprobar que las variantes dominantes y recesivas aparecen en la segunda generación (generación F_2) en una relación aproximada de 3:1. ¿Por qué desaparecen estas variantes recesivas y luego reaparecen en esas proporciones constantes? Fue al tratar de contestar esta pregunta que Mendel hizo su mayor contribución.

Hoy sabemos que las características hereditarias están determinadas por *factores discretos* que pueden separarse uno del otro; teniendo en cuenta esto, la aparición y desaparición de variantes alternativas, así como sus proporciones constantes en la generación F_2, pueden explicarse fácilmente. Estos factores están en las plantas F_1 en pares: un miembro de cada par sería heredado del progenitor masculino y el otro, del femenino. Los factores, apareados en la F_1, se separan de nuevo cuando las plantas F_1 maduras producen células sexuales. Los gametos pueden ser de dos tipos y cada uno de ellos tiene un miembro de cada par de factores. Esto condujo a formular lo que hoy se conoce como **"primera ley de Mendel"** o **principio de segregación**:

cada individuo lleva un par de factores hereditarios para cada característica. Los miembros del par se separan –o segregan– durante la formación de los gametos.

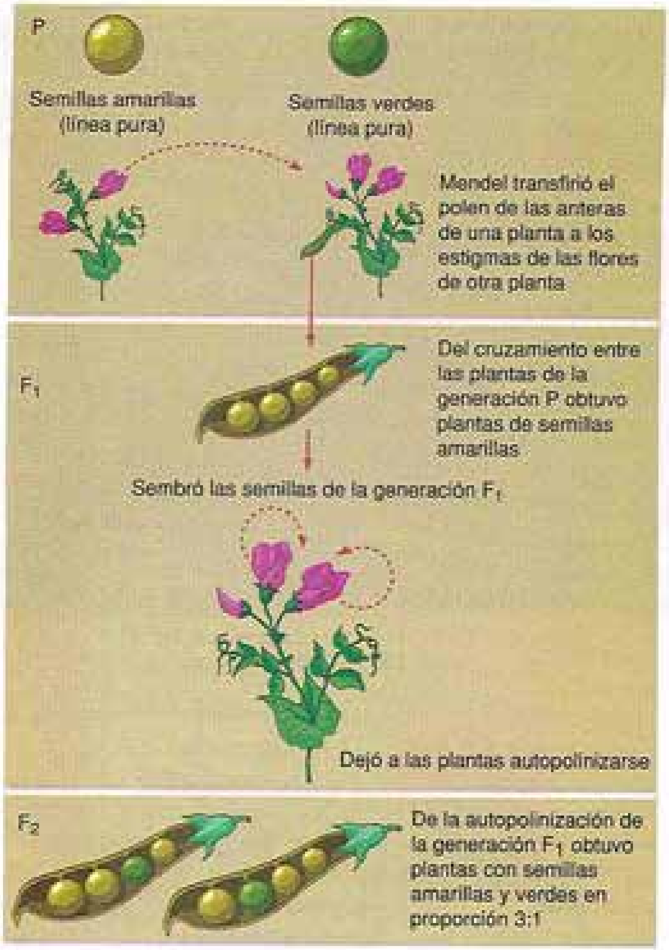


Fig. 8-4. EL EXPERIMENTO DE MENDEL.

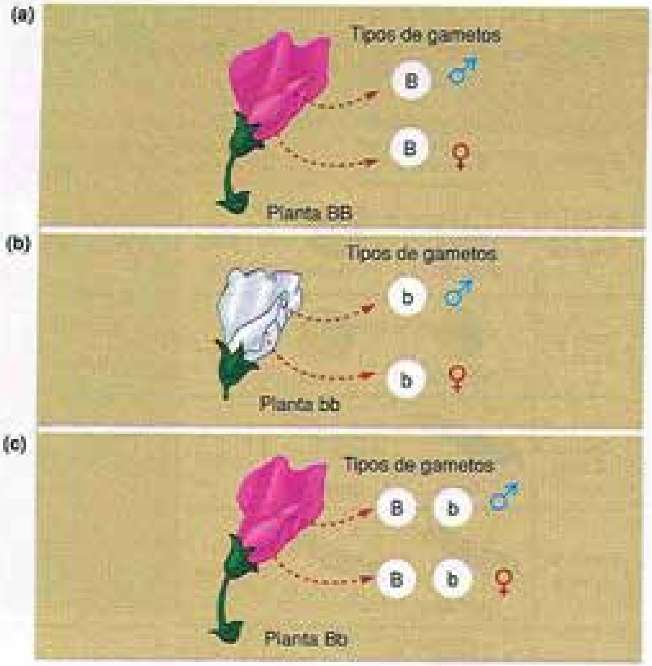


Fig. 8-5. LA SEGREGACIÓN DE LOS ALELOS DURANTE LA FORMACIÓN DE LOS GAMETOS. (a) *Una planta de guisante homocigótica para flores púrpura (BB) sólo produce gametos, femeninos o masculinos, con el alelo para flor púrpura (B).* ***(b)*** *Una planta de guisante de flores blancas es homocigótica recesiva (bb) y sólo produce gametos, femeninos o masculinos, con el alelo para flor blanca (b).* ***(c)*** *Una planta heterocigótica (Bb) posee flores púrpura porque el alelo para flor púrpura (B) es dominante sobre el alelo para flor blanca (b); esta planta produce la mitad de los gametos con el alelo B y la otra mitad, con el alelo (b), ya sea que se trate de gametos femeninos o masculinos.*

Consecuencias de la segregación

La noción de gen fue cambiando a medida que fue avanzando el conocimiento de las estructuras y los procesos que intervienen en la herencia. Construiremos esa noción a lo largo de esta sección y la siguiente. En la actualidad se sabe que cualquier gen dado, como el que codifica el color de las semillas, puede presentar diferentes variantes, formas alternativas, que se conocen como **alelos**. El color amarillo y el color verde de las semillas están determinados por alelos diferentes. Los alelos se representan por medio de letras, mayúsculas para los alelos dominantes y minúsculas para los recesivos. Así, el alelo amarillo se representa como ***A*** y el alelo verde, como ***a***.

Si los dos alelos son iguales (por ejemplo, *AA* o *aa*), el organismo es **homocigótico** para esa característica. Si los dos alelos son diferentes (por ejemplo, *Aa*), el organismo es **heterocigótico** para la característica.

Cuando se forman los gametos, cada uno recibe solamente un alelo de cada gen; si los dos gametos se combinan y forman un cigoto, los alelos se reúnen en pares. Si los dos alelos de un par son iguales (homocigosis), el rasgo que determinan se expresa pero, si son diferentes (heterocigosis), uno suele "dominar" sobre el otro en su expresión. Un alelo dominante se manifiesta tanto en homocigosis como en heterocigosis; un alelo recesivo sólo se manifiesta en homocigosis.

La composición genética de un individuo, ya sea con respecto a una o a varias características, constituye su **genotipo**.

La apariencia externa y otras características observables o mensurables de un organismo constituyen su **fenotipo**. Aunque un alelo recesivo no se exprese en el fenotipo, en un individuo diploide los alelos materno y paterno existen de manera independiente y como unidades discretas, formando parte del genotipo.

Los dos alelos de cada par se separarán uno de otro cuando se formen los nuevos gametos por el proceso de meiosis. Sólo cuando dos alelos recesivos (uno proveniente del gameto femenino y el otro del masculino) se reúnan en un cigoto, el fenotipo mostrará la variante recesiva.

Analicemos un cruzamiento en detalle.

Si se cruzan plantas de guisante homocigóticas para flores de color púrpura con plantas de guisantes de flores blancas, sólo se obtienen plantas con flores púrpura. Cada planta de la generación F_1, sin embargo, lleva tanto el alelo para la flor púrpura como el alelo para la flor blanca. En la figura 8-5 se muestra lo que ocurre en la generación F_2, cuando la generación F_1 se autopoliniza (fig. 8-5). Una de las formas más simples de predecir los tipos de descendencia que serán producidos a

Galería de imágenes

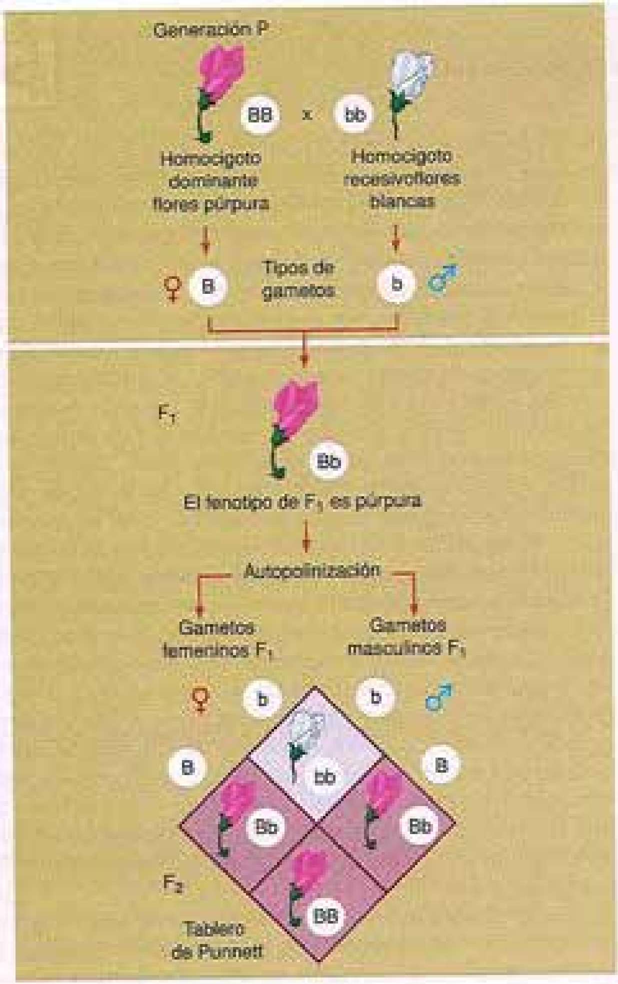


Fig. 8-6. EL PRINCIPIO DE SEGREGACIÓN. *A partir de un cruzamiento entre plantas de la generación P, una planta de guisante homocigótica para el alelo dominante (BB) y la otra homocigótica para el alelo recesivo (bb), se obtienen las generaciones F_1 y F_2 . El fenotipo de la progenie –la generación F_1– es púrpura pero su genotipo es Bb. La F_1 heterocigótica produce cuatro tipos de gametos: masculinos B, femeninos B, masculinos b y femeninos b, en proporciones iguales. Cuando esta planta se autopoliniza, los gametos masculinos y los femeninos, B y b, se combinan al azar y forman, en promedio 1/4 BB (púrpura), 2/4 (o 1/2) Bb (púrpura) y 1/4 bb (blanco), lo que significa una relación genotípica de 1:2:1. Esta relación genotípica da cuenta de la relación fenotípica: tres dominantes (púrpura) a un recesivo (blanco), que se expresa como 3:1.*

partir de ese cruzamiento es diagramarlo utilizando una tabla de doble entrada, conocida como tablero de Punnett (fig. 8-6).

Para probar la hipótesis de que los alelos aparecen en pares y de que los dos alelos de un par segregan durante la formación de los gametos, es necesario realizar un experimento adicional: cruzar plantas F_1 de flores púrpura (obtenidas a partir de un cruzamiento entre plantas puras de flores púrpura y plantas de flores blancas) con plantas de flores blancas. Esto podría parecer simplemente una repetición del primer experimento de Mendel, el cruzamiento entre plantas de flores púrpura y plantas de flores blancas. Pero si la hipótesis de Mendel es correc-

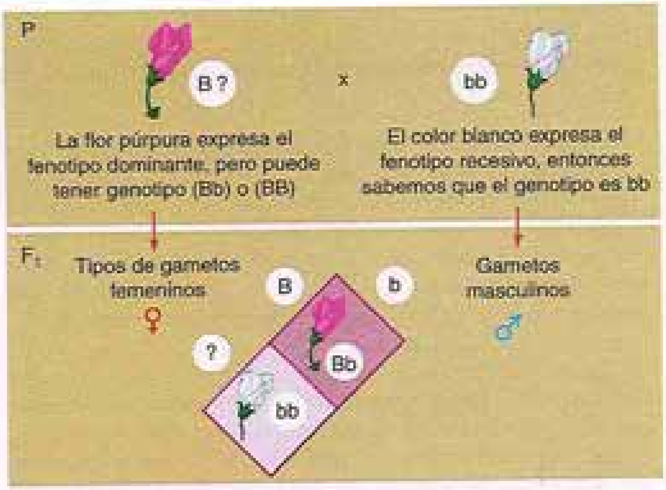


Fig. 8-7. UN CRUZAMIENTO DE PRUEBA. *Si una planta de guisante tiene flores blancas, sabemos con certeza que es homocigótica para el alelo recesivo (bb), pues si tuviera un alelo B se expresaría como púrpura. Pero una planta de guisante con flor púrpura puede tener el genotipo Bb o BB. Para distinguir una de otra, estas plantas se cruzan con plantas homocigóticas recesivas en un cruzamiento de prueba. Si se obtienen plantas con dos fenotipos diferentes, entonces el progenitor de fenotipo dominante era heterocigótico; si aparece un solo fenotipo, entonces el progenitor era homocigótico para la característica en estudio.*

ta, los resultados serán diferentes de los de este primer experimento. ¿Puede predecir los resultados de este cruzamiento? Deténgase un momento y piense en ello.

Un experimento de este tipo, que revela el genotipo del padre de fenotipo dominante, se conoce como *cruzamiento de prueba*. Esto no es más que un cruzamiento experimental entre un individuo que tiene el fenotipo dominante para una característica dada (y genotipo desconocido) y otro individuo que se sabe que es homocigótico para el alelo recesivo. Según los resultados se deduce el genotipo desconocido del progenitor (fig. 8-7).

El principio de distribución independiente

En una segunda serie de experimentos, Mendel cruzó plantas de guisantes que diferían en dos características; por ejemplo, una planta progenitora que producía semillas redondas y amarillas con otra que daba semillas rugosas y verdes. Las variantes semilla redonda y amarilla, según se recordará (véase cuadro 8-1), son dominantes, y las variantes semilla rugosa y verde son recesivas.

Como podía esperarse, todas las semillas producidas en este cruzamiento fueron redondas y amarillas (fig. 8-8). Cuando Mendel sembró las semillas F_1 y las plantas resultantes se autopolinizaron, obtuvo 556 semillas, de las cuales 315 mostraban las dos variantes dominantes –redonda y amarilla– pero sólo 32 presentaban ambas variantes recesivas –verde y rugosa–. Todas las semillas restantes fueron distintas de los progenitores. Habían aparecido nuevas combinaciones.

Este experimento parecería contradecir los resultados previos de Mendel. Pero un rápido análisis demuestra lo contrario. Como se vio en la figura 8-6, cuando se cruzan dos heterocigotos para una dada característica, la relación fenotípica de la progenie es 3:1. Si el color y la forma de la semilla se consideran independientemente, las características semilla redonda y rugosa aparecen en una relación 3:1 (423 redondas:

Ensayo 8-2

¿El redescubrimiento o la reinterpretación del trabajo de Mendel?

De acuerdo con el relato más extendido sobre la historia de la genética, el monje agustino Johann Gregor Mendel (1822-1884) (Johann era su nombre de bautismo pero adoptó Gregor al tomar los hábitos) fundó la genética "clásica", "formal" o "mendeliana" al intentar resolver el problema de la herencia. Si bien su trabajo no había tenido impacto entre sus contemporáneos, varias décadas después, hacia principios del siglo XX, había sido "redescubierto", de manera independiente, por varios científicos, que lo analizaron, comprendieron su importancia y lo dieron a conocer. Sin embargo, de acuerdo con la interpretación de algunos historiadores de la ciencia, el *tema* central al que Mendel intentó dar solución *no fue el problema de la herencia* sino *el problema de la hibridación*. Mendel estaba interesado en las prácticas realizadas por los criadores de animales y por los mejoradores de vegetales. Esas prácticas consistían en el desarrollo de cruzamientos de variedades que diferían en unas pocas características, en busca de reforzar la presencia de ciertos rasgos que juzgaban de utilidad. Considerando estas experiencias, Mendel dirigió su atención a investigar la posibilidad de que se originen nuevas especies a partir del cruzamiento de especies o variedades preexistentes y, en relación con ello, se propuso encontrar una ley de validez universal sobre la formación y la evolución de los híbridos. Además, se propuso descubrir la ley que gobierna los cambios a los que están sujetas las características en las que difieren los individuos que se cruzan (como semilla lisa y rugosa), a través de las sucesivas generaciones. Mendel comunicó sus ideas sobre estos problemas en su trabajo "Experimentos sobre híbridos de plantas", presentado en 1865 en la Sociedad de Investigadores de la Naturaleza de Brünn y publicado en 1866 en las Actas de esa Sociedad. Recién en 1919, el genetista Thomas Hunt Morgan hizo referencia explícita a dos leyes, "la ley de la segregación de los genes" y "la ley de la transmisión independiente de los genes", atribuyéndole su descubrimiento a Mendel, y refiriéndose a ellas como "primera ley de Mendel" y "segunda ley de Mendel", respectivamente.

Sin embargo, no es posible identificar con claridad estas leyes con las planteadas originalmente por Mendel. Al mismo tiempo, un análisis riguroso de los conceptos enunciados en la publicación de Mendel permite encontrar varias diferencias entre éstos y los conocimientos de la genética actual: a) Mendel denominó *elementos* a las características comunes y diferenciales entre los individuos de una especie (y *no* "factores", cuya introducción tradicionalmente se atribuye a Mendel). Más significativo aún es que Mendel no estipula que los elementos son partículas; si bien en su descripción parecen ser elementos materiales, se ha advertido que también podrían ser concebidos como fluidos; b) Mendel nunca se expresó acerca del número de elementos necesarios para cada característica y aunque usó dos letras (*A* y *a*) para simbolizar la presencia de elementos diferentes, empleó *sólo* una (ya sea *A* o *a*) para simbolizar la presencia de elementos iguales en las líneas puras. Pero, como vimos, el número de elementos (factores o genes) para cada característica debe ser igual a dos; en un individuo, éstos se presentan por pares (alelos materno y paterno), de manera independiente del hecho de que sean iguales (condición homocigótica) o distintos (condición heterocigótica); c) Mendel escribe expresamente que "sólo los [elementos] diferenciales se excluyen mutuamente"; según la genética clásica, no sólo los elementos (factores o genes) diferentes, sino también los iguales deberían separarse, es decir, la segregación tiene lugar siempre, tanto en el caso de la condición heterocigótica como en el de la homocigótica; d) Mendel propone un mecanismo para explicar la existencia de híbridos constantes –la *unión duradera* de los elementos celulares diferentes–; esto es incompatible con la genética clásica, debido a que la segregación siempre tiene lugar, ya sea entre elementos (genes, factores o factores alelos) iguales o distintos.

Las diferencias analizadas parecen justificar la idea de que es más apropiado hacer referencia a la reinterpretación del trabajo de Mendel a principios del siglo XX y no referir este episodio como el "redescubrimiento" de sus leyes. Este caso advierte sobre los riesgos de intepretar los modelos científicos planteados en épocas pasadas desde el prisma del conocimiento actual y refuerza la idea de que los conceptos y las teorías científicas sólo se pueden comprender en profundidad si se consideran en el contexto histórico y cultural en el que fueron formulados.

Historia de la biología
Genética 1902 - 1903

133 rugosas) y lo mismo ocurre con las características semilla amarilla y verde (416 amarillas: 140 verdes). Pero la forma y el color de las semillas ahora se comportaban como si fueran enteramente independientes unos de otros (el color amarillo ahora aparecía en semillas rugosas y el color verde en semillas redondas). Esto condujo a formular lo que hoy se denomina **"segunda ley de Mendel"** (ensayo 8-2, *¿El redescubrimiento o la reinterpretación de los trabajos de Mendel?*) o principio de distribución independiente:

durante la formación de los gametos, cada par de alelos segrega independientemente de los otros pares. En otras palabras, los factores hereditarios para cada característica se distribuyen en forma independiente uno del otro.

Más adelante veremos cómo esta idea incorporó los conceptos de genes y alelos (antiguamente *elemento*) sin modificar su esencia.

La figura 8-8 esquematiza la interpretación de Mendel de estos resultados y muestra por qué, en un cruzamiento que involucra a dos genes que se distribuyen en forma independiente –cada uno con un alelo dominante y uno recesivo– los fenotipos de la progenie estarán, en promedio, en la relación 9:3:3:1.

La relación 9:3:3:1 se cumple cuando uno de los progenitores de la generación P (o parental) es homocigoto dominante para las dos características y el otro es homocigoto recesivo para las mismas características, como ocurre en el experimento recién descrito (*RRAA* × *rraa*). También se cumple cuando cada progenitor de la generación P es homocigoto dominante para una característica y homocigoto recesivo para la otra característica (*rrAA* × *RRaa*). La progenie F_1 de cada uno de estos cruzamientos siempre será heterocigótica para ambas características (*RrAa*). ¿Puede predecirse el resultado del cruzamiento entre un homocigoto recesivo para cada una de dos características y un heterocigoto para ambas? (fig. 8-9).

Sobre genes y cromosomas

A principios del siglo XX, el trabajo de Mendel comenzó a ser reconsiderado en los círculos científicos europeos y muchos investigadores produjeron modelos que permitieron confirmar y extender sus observaciones. Entre ellos se destacaron el genetista inglés Reginald Punnett (1875-1967) –inmortalizado por el tablero que lleva su nombre–, el zoólogo inglés William Bateson (1861-1926), quien dio el nombre a la ciencia de la genética, y el genetista estadounidense Walter S. Sutton (1877-1916).

En 1902, Sutton se encontraba estudiando la formación de las células sexuales en machos de saltamontes. Mientras analizaba la meiosis, observó que, en las células diploides, había dos cromosomas de cada tipo que se apareaban al comienzo de la primera división meiótica y notó además que los dos cromosomas de cualquier par tenían una morfología similar. El apareamiento sólo era obvio en la meiosis, aunque un ojo perspicaz también podría haber encontrado los homólogos observando la metafase de la mitosis (véase cap. 6). Sutton se impresionó ante la correspondencia que existía entre lo que estaba viendo y el principio de segregación. Súbitamente, todas las observaciones encajaron en su lugar.

"Las leyes de Mendel" y la dinámica de la meiosis

El concepto preliminar de gen

Sutton supuso que los elemente descritos por Mendel –que hoy conocemos como genes– están en los cromosomas y que los alelos –las formas alternativas de un gen– se encuentran en cromosomas homólogos. Razonó que, cuando se separan los cromosomas homólogos durante la meiosis I, también se separan los alelos de cada gen y que cuando los gametos se fusionan durante la fecundación, se forman nuevas combinaciones de alelos. Así, el principio mendeliano de segregación de los alelos podía explicarse por la segregación de los cromosomas homólogos durante la meiosis. Esta idea puede no parecer muy sorprendente ahora pero a principios del siglo XX, para un genetista el concepto de gen era aún muy impreciso y para un citólogo, el cromosoma era simplemente un cuerpo con función desconocida que se teñía fácilmente.

¿Cuál es la relación entre el hoy denominado segundo principio de Mendel y el movimiento de los cromosomas durante la meiosis? Con los conocimientos actuales sabemos que este principio establece que los alelos que corresponden a genes diferentes se distribuyen en forma independiente durante la segregación. Esto sólo puede ocurrir si dos diferentes pares de alelos (por ejemplo, el alelo para semilla rugosa o lisa y para semilla amarilla o verde) están alejados uno de otro o situados en diferentes pares de cromosomas. En ese caso, la segregación de uno de los pares de alelos será independiente de la segregación del otro.

Mendel había elegido características codificadas por genes ubicados en pares diferentes de cromosomas homólogos y esto fue esencial para el éxito de su trabajo (fig. 8-10). Más adelante veremos que si dos genes están situados en un mismo cromosoma, según la distancia que los separe, puede ocurrir que se hallen ligados, es decir, que sus alelos no segreguen en forma independiente.

Como ocurre con frecuencia en la historia de la ciencia, casi en la misma época en que Sutton realizaba sus investigaciones, otros biólogos reconocieron la correlación entre el comportamiento de los elementos de Mendel y el movimiento de los cromosomas. El artículo del joven Sutton, sin embargo, se publicó primero y su presentación fue la más convincente. A pesar de esto, tuvo que pasar más de una década y acumularse mucha evidencia antes de que los biólogos estuvieran listos para admitir que los pequeños "cuerpos teñidos", que realizaban su danza regular y repetida dentro del núcleo celular, contenían la clave de los misterios más antiguos de la herencia.

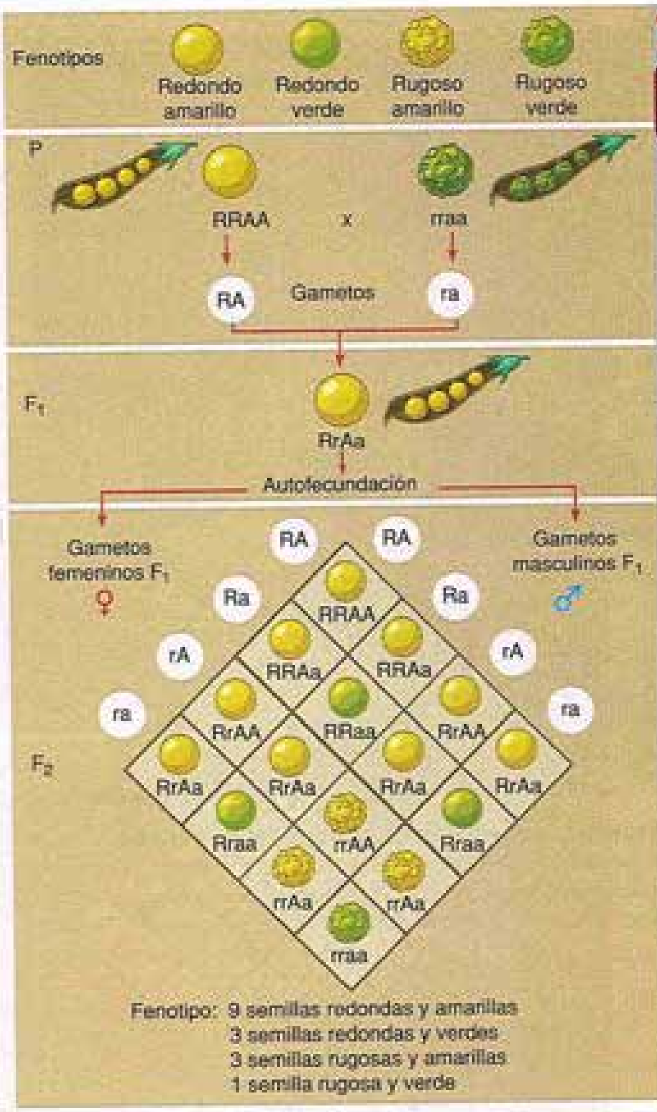
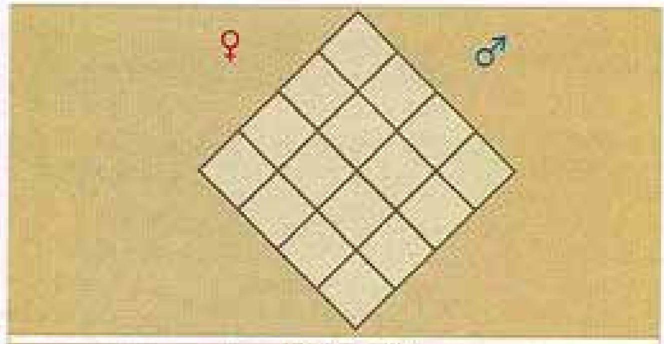


Fig. 8-8. EL PRINCIPIO DE LA DISTRIBUCIÓN INDEPENDIENTE. *Una planta homocigótica para semillas redondas (RR) y amarillas (AA) se cruza con una planta de semillas rugosas (rr) y verdes (aa). Toda la generación F_1 tiene semillas redondas y amarillas (RrAa). En la F_2, de las 16 combinaciones posibles en la progenie, 9 muestran las dos variantes dominantes (RA, redondo y amarillo), 3 muestran una combinación de dominante y recesivo (Ra, redondo y verde), 3 muestran la otra combinación (rA, rugoso y amarillo) y 1 muestra las dos recesivas (ra, rugoso y verde). Esta distribución 9:3:3:1 de fenotipos es el resultado esperado de un cruzamiento en el que intervienen dos características que se distribuyen en forma independiente, cada una con un alelo dominante y uno recesivo en cada uno de los progenitores.*

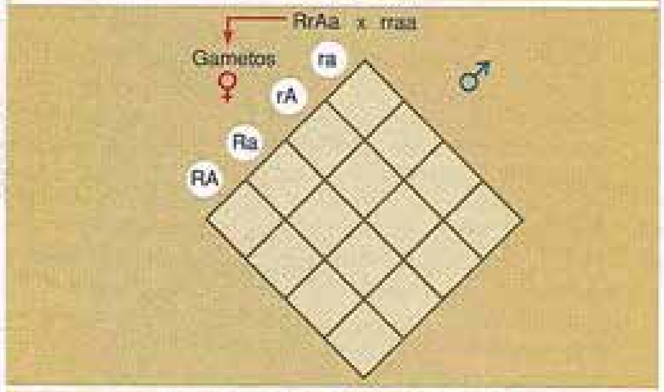
Figura interactiva

(a)



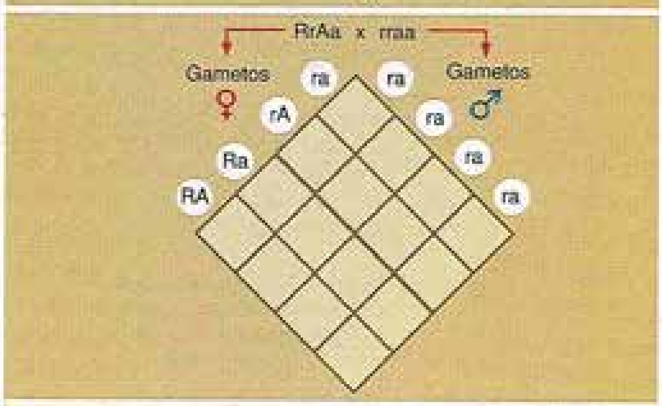
(a) Para analizar un cruzamiento entre un doble heterocigoto y un doble homocigoto recesivo (RrAa × rraa) para la forma de la semilla (redonda versus rugosa, o R versus r), y el color de la semilla (amarillo versus verde, o A versus a) se construye un tablero de 16 cuadrados.

(b)



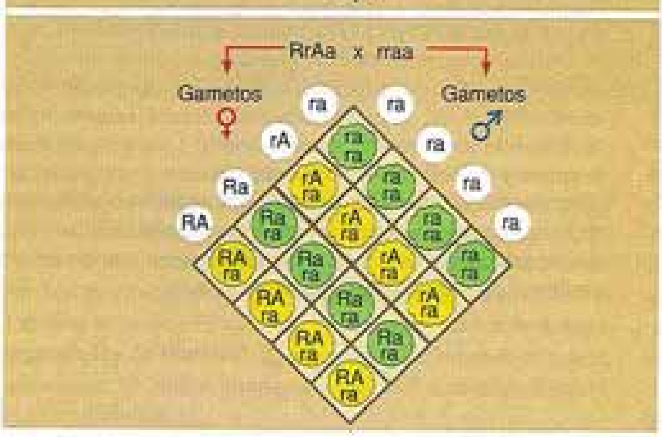
(b) El símbolo femenino va en un costado y el masculino en el otro. El heterocigoto (RrAa) aporta los gametos femeninos (RA, Ra, rA y ra). En el margen de cada columna de la izquierda, donde está el símbolo femenino, se coloca cada uno de los combinaciones posibles. En cada paso, estamos suponiendo, como lo hizo Mendel, que cada uno de los tipos posibles de gametos es producido en números iguales. El doble homocigoto recesivo puede producir solamente un tipo de gameto (ra).

(c)



(c) Se coloca ra en el margen de cada columna de la derecha. Luego, comenzando por la columna superior izquierda, se llenan las casillas. Es menos probable que se cometa un error si se escriben todos los gametos femeninos (o todos los masculinos) primero, una columna por vez, que si se intenta proceder con ambos al mismo tiempo. Luego, se colocan los símbolos para los alelos que llevan los gametos masculinos.

(d)



(d) Ahora se cuentan los fenotipos que predice este tablero. Cada R indica una semilla redonda (dado que R es dominante); hay ocho R, y por lo tanto 8 semillas redondas. Recíprocamente, se pueden contar 8 semillas rugosas (rr). De modo semejante, hay 8 semillas amarillas (A) y semillas verdes (aa) Note que cda una de las combinaciones posibles de características: redondo verde, redondo amarillo, rugoso verde y rugoso amarillo aparecen en proporciones iguales. Esta relación 1:1:1:1 es el resultado típico de un cruzamiento de prueba que involucra a un individuo heterocigoto para ambas características (doble heterocigoto) y a un doble homocigoto recesivo.

Fig. 8-9. CONSTRUCCIÓN DE UN TABLERO DE PUNNETT PARA DOS CARACTERÍSTICAS.

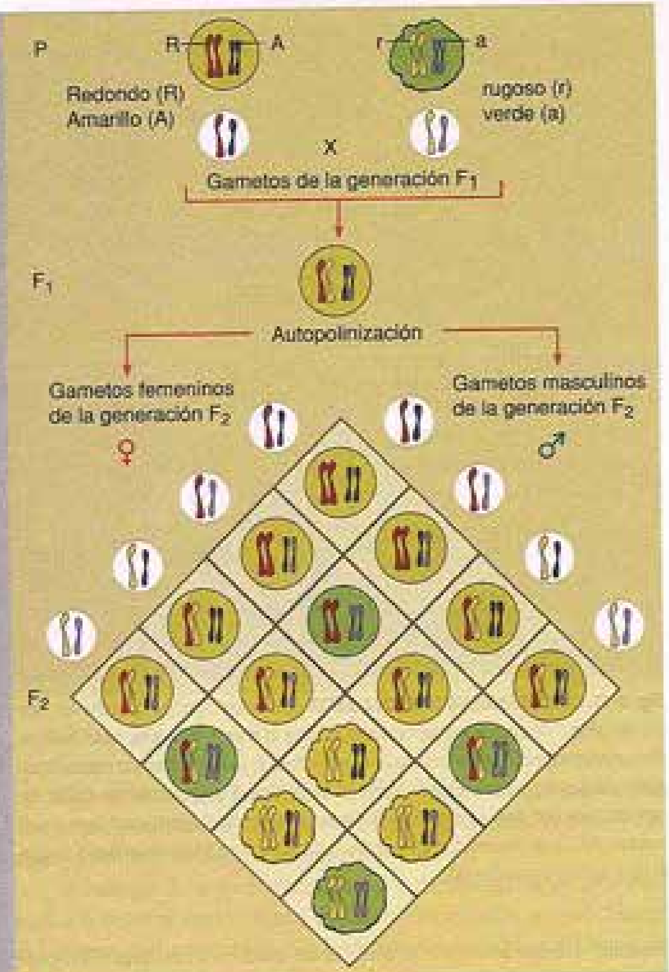


Fig. 8-10. DISTRIBUCIÓN DE LOS CROMOSOMAS EN UN CRUZAMIENTO MENDELIANO SEGÚN LA HIPÓTESIS DE SUTTON. *Aunque el guisante tiene 14 cromosomas ($n = 7$), aquí se muestran solamente cuatro, los dos que llevan los alelos determinantes de la textura redonda o rugosa y los dos que llevan los alelos determinantes del color amarillo o verde. En este caso, un progenitor es homocigoto recesivo y el otro, homocigoto dominante, por lo que los únicos gametos que pueden producir son RA y ra (R indica ahora no sólo el alelo, sino el cromosoma que lleva el alelo, y lo mismo ocurre con los otros símbolos). La generación F_1 será entonces Rr y Aa. Cuando una célula de esta generación entra en meiosis, al separarse los cromosomas homólogos en la anafase I, R se separa de r y A se separa de a y se distribuyen en forma independiente. Entonces se obtienen cuatro tipos diferentes de gametos femeninos y cuatro masculinos que se pueden combinar en 16 (4 × 4) modos diferentes.*



Fig. 8-11. THOMAS H. MORGAN, EN LA "HABITACIÓN DE LAS MOSCAS". *Reacio a las cámaras, Morgan fue fotografiado subrepticiamente por un colega en la Universidad de Columbia en Nueva York, en 1917, quien colocó una cámara bajo una pila de botellas de leche, en su propio escritorio. Las botellas de leche de 1/4 de litro se usaban para hospedar a las Drosophila experimentales.*

Las moscas del género Drosophila

En 1909, el biólogo estadounidense Thomas H. Morgan (1866-1945) fundó en la Universidad de Columbia el que sería el laboratorio de genética más importante de las décadas siguientes. La riqueza de datos que surgió de estos estudios fue tan impresionante que este período de la investigación genética, que duró hasta la Segunda Guerra Mundial, fue denominado "la edad de oro de la genética" (aunque algunos dirían que la edad de oro es la actual).

Con una notable combinación de intuición y suerte, Morgan eligió a la mosca del vinagre, también conocida como la mosca de la fruta, *Drosophila melanogaster*, como su organismo experimental. Los biólogos han usado a menudo para sus experimentos organismos "insignificantes", como las plantas de guisante de Mendel, y lo hicieron basándose en la suposición de que los principios biológicos básicos son universales y se aplican por igual a todos los seres vivos. La mosca de la fruta demostró ser un material ideal para la investigación genética (fig. 8-11) y en la actualidad continúa siendo uno de los organismos más utilizados en los estudios de genética de poblaciones naturales y de genética del desarrollo (véase cap. 15).

La mosca de la fruta fue una elección excelente para estudios genéticos: es fácil de criar y de mantener, se alimenta de las levaduras que fermentan la fruta en putrefacción, mide sólo 3 milímetros de largo, puede producir una nueva generación cada dos semanas y la hembra deposita centenas de huevos durante su vida adulta. *D. melanogaster* ayudó a Morgan y a sus colegas a consolidar un principio de enorme importancia:

los elemente de Mendel –los genes– están ubicados en los cromosomas.

A comienzos del siglo XX, al iniciarse la "edad de oro", la idea de que los genes se encuentran en los cromosomas suscitó ásperas con-



***Fig. 8-12. FLOR DE UNA ESPECIE DE* OENOTHERA.**

troversias. En esta etapa de la investigación genética, el gen no constituía aún una realidad física, y aunque el trabajo de Sutton y de otros citólogos era conocido, se consideraba irrelevante para los estudios sobre la herencia.

Surgen variantes inesperadas: el descubrimiento de la mutación

Mientras algunos genetistas trataban de interpretar los mecanismos de la herencia, otros se preguntaban cómo se originaban las distintas variantes alélicas de un mismo gen. En 1902, el botánico holandés Hugo de Vries (1848-1935) comunicó los resultados de sus estudios sobre herencia mendeliana en la planta del género *Oenothera* (fig. 8-12). Encontró que en esta especie la herencia era generalmente ordenada y predecible, como en el guisante. Sin embargo, en ocasiones aparecía alguna variante que no estaba presente en los progenitores ni en ningún antecesor de esta planta. De Vries conjeturó que estas variantes surgían como resultado de cambios súbitos en los genes y que se transmitían luego a la progenie, como lo hace cualquier otra característica hereditaria.

De Vries denominó **mutaciones** a los cambios hereditarios repentinos y a los organismos que exhibían estos cambios los bautizó **mutantes**. En el capítulo 10 veremos con mayor precisión el concepto de mutaciones.

Los diferentes alelos de un gen, propuso de Vries, aparecían como resultado de mutaciones. Así, en el guisante, el alelo para semillas rugosas habría surgido por una mutación en el gen para semillas redondas.

Más tarde se descubrió que sólo 2 de los 2.000 cambios observados por de Vries en *Oenothera* eran mutaciones. La gran mayoría de las variantes se debía, en realidad, a nuevas combinaciones de alelos originadas por recombinación durante la formación de los gametos (véase cap. 7, figs. 7-21 y 7-22) y no a cambios en un gen determinado. Sin embargo, aunque la mayoría de sus ejemplos no eran válidos, el concepto de mutación planteado por de Vries como fuente de variación genética demostró ser de suma importancia.

La determinación cromosómica del sexo

Como observara Sutton, los cromosomas de un organismo diploide se hallan de a pares y todos los pares, excepto uno, están presentes tanto en machos como en hembras. Estos cromosomas son los autosomas. Sin embargo, en un par de cromosomas –los cromosomas

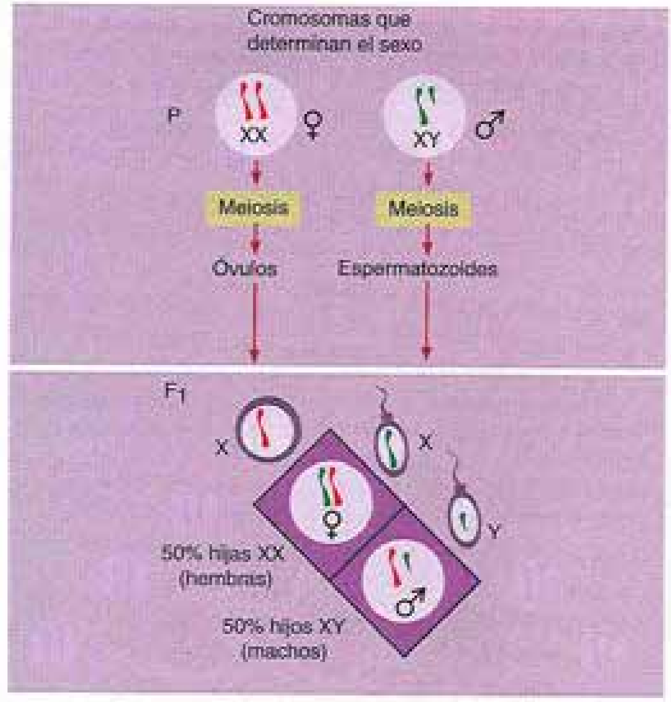


Fig. 8-13. LA DETERMINACIÓN DEL SEXO. *En muchos organismos, como las moscas del género Drosophila y el ser humano, durante la meiosis femenina, cada óvulo recibe un cromosoma X. Pero el macho es heterogamético, ya que durante la meiosis masculina cada espermatozoide puede recibir un cromosoma X o un cromosoma Y. Si un espermatozoide que lleva un cromosoma X fecunda al óvulo, el cigoto dará lugar a una hembra (XX); si un espermatozoide que lleva un cromosoma Y fecunda al óvulo, el cigoto dará lugar a un macho (XY).*

sexuales–, la estructura suele diferir entre machos y hembras. Como vimos en el capítulo 7, en muchas especies, incluida *Homo sapiens*, las hembras poseen dos cromosomas sexuales semejantes, los cromosomas X, y los machos tienen un cromosoma X y un cromosoma Y, habitualmente más pequeño que el X. En estos casos, el par sexual de la hembra se caracteriza como XX y el del macho como XY (fig. 8-13).

En algunos insectos, como el saltamontes estudiado por Sutton, no hay cromosoma Y. Las hembras son XX y los machos X0 (el 0 indica la ausencia del cromosoma). En los sistemas de determinación sexual XX/XY o XX/X0, el macho es *heterogamético* porque puede producir dos tipos de gametos: aquellos que contienen el cromosoma X y los que contienen el cromosoma Y o no contienen ningún cromosoma sexual. La hembra, en cambio, es *homogamética*, ya que sus gametos siempre portan el cromosoma X. Sin embargo, en otros casos, como en las aves, las polillas y las mariposas, ocurre al revés: los machos son homogaméticos y las hembras heterogaméticas.

En los seres humanos, durante la meiosis masculina, cada espermatocito diploide produce cuatro espermatozoides haploides. Dos de esos espermatozoides reciben un cromosoma X y dos reciben un cromosoma Y. Durante la meiosis femenina, siempre se forman óvulos que contienen un cromosoma X dado que la mujer no posee normalmente cromosoma Y en ninguna de sus células. Así, el cigoto será XX o XY, con dependencia de qué cromosoma (X o Y) lleve el espermatozoide que fecunda al óvulo*.

**Nótese que en realidad el gameto femenino se fecunda en estadio de oocito II. Toda vez que hagamos referencia al gameto femenino usaremos una u otra denominación según el contexto.*

ENSAYO 8-3

Inactivación de X e hipótesis de Lyon

Según la hipótesis de Lyon, propuesta por la genetista británica Mary Lyon, en una etapa temprana del desarrollo de las hembras de mamíferos, uno de los cromosomas X de cada célula se inactiva. El cromosoma X inactivo, en contacto con la membrana del núcleo de células somáticas en interfase, se condensa y se hace visible como una mancha muy coloreada, llamada corpúsculo de Barr. Esta inactivación ocurre al azar, es decir, puede inactivarse el cromosoma X de origen paterno o el cromosoma X de origen materno. El resultado es que el cuerpo de una hembra adulta es un mosaico de células, algunas de las cuales tienen uno de los cromosomas X inactivo y otras, el otro cromosoma.

Esta inactivación cromosómica persiste durante todos los ciclos de división mitótica que dan lugar al desarrollo de la hembra. Durante el crecimiento de los tejidos, las células hijas de una célula madre que se ha dividido por mitosis con frecuencia están próximas unas de otras y se forman agrupamientos de células. De este modo, si una hembra es heterocigótica para un gen ligado al X que tiene efecto en cierto tejido, los dos alelos en heterocigosis se expresarán en parches o sectores: en un parche de células se expresará el alelo presente en uno de los cromosomas X y en otro parche de células se expresará el alelo alternativo. Por ejemplo, en los gatos, los alelos para el color de pelaje amarillo o negro están localizados en el cromosoma X. Los gatos machos, que tienen un único cromosoma X, son negros o amarillos. Sin embargo, los gatos calico, que tienen pelaje con áreas de color negro y áreas de color amarillo, casi siempre son hembras heterocigóticas.

Otro ejemplo sorprendente lo ofrece la ceguera para el color, una característica humana ligada al cromosoma X que consideraremos con más detalle en el capítulo 16. Las mujeres heterocigóticas para la ceguera al color, en algunas ocasiones son ciegas para el color en un ojo pero no en el otro.

Como acabamos de mencionar, todas las células derivadas por mitosis de una misma célula inicial tendrán el mismo cromosoma X inactivo. Sin embargo, en las células germinales que darán lugar a los óvulos, uno de los cromosomas X permanece inactivo en las etapas tempranas del desarrollo, pero luego se reactiva antes de la meiosis. En consecuencia, en el momento en que cada hembra inicia la meiosis, posee ambos X activos en sus células germinales.

Esta es la manera por la cual, en las especies en que los machos son heterogaméticos, el cromosoma sexual aportado por el espermatozoide determina el sexo de la progenie.

El hallazgo de una correlación entre la morfología de los cromosomas y la determinación de una característica particular, el sexo, reforzó la hipótesis gen-cromosoma. Sin embargo, se necesitó una gran variedad de observaciones, experimentos y discusiones teóricas antes de que los biólogos se convencieran de que los genes están en los cromosomas (ensayo 8-3, *Inactivación de X e hipótesis de Lyon*).

Las características ligadas al sexo

Una de las ventajas del uso de *Drosophila melanogaster* para estudios genéticos es que tiene sólo cuatro pares de cromosomas. Tres pares son autosomas y el cuarto es el par sexual, XX en las hembras y XY en los machos (fig. 8-14).

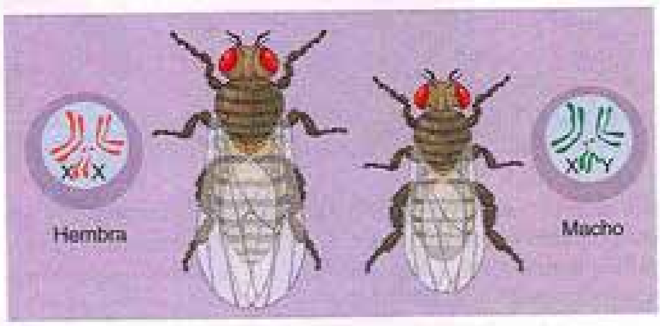


***Fig. 8-14. Los cromosomas de la mosca de la fruta* Drosophila melanogaster.** *Estas pequeñas moscas tienen sólo cuatro pares de cromosomas (2n = 8), un hecho que simplificó los experimentos de Morgan. Seis de los cromosomas –es decir, tres pares– son autosomas (incluidos los dos cromosomas puntiformes en el centro) y los dos restantes son los cromosomas sexuales.*

Esta característica resultó de particular utilidad aunque Morgan seguramente no lo había previsto cuando eligió a *Drosophila* como organismo experimental. Cuando comenzó sus investigaciones en 1909, Morgan intentaba utilizar a *Drosophila* para experimentos de cría semejantes a los realizados por Mendel con la planta de guisante. Al igual que Mendel, buscaba patrones regulares de herencia. Estos experimentos implicaron el examen bajo lentes de aumento de decenas de miles de mosquitas.

Los investigadores del laboratorio de Morgan trataban de identificar alguna diferencia genética entre mosquitas individuales que pudiera estudiarse luego en los experimentos de cría. Un año después de que Morgan estableciera su colonia, esta diferencia apareció. Uno de los caracteres más evidentes de las moscas de la fruta son sus brillantes ojos rojos. Cierto día, en la colonia apareció una mosca de ojos blancos, un mutante (fig. 8-15). Cuando aparearon esta mosca, un macho, con una hembra de ojos rojos, toda la progenie F_1 tuvo ojos rojos. Aparentemente, el alelo para ojos blancos era recesivo.

Los experimentos posteriores del equipo de Morgan se esquematizan en la figura 8-16. Sobre la base de estos experimentos (fig. 8-16) se formuló la siguiente hipótesis: el gen para el color de ojos se encuentra sólo en el cromosoma X (de hecho, como se vio posteriormente, el cromosoma Y de *Drosophila* contiene muy poca información genética). El alelo para ojos blancos debe ser recesivo, dado que todas las moscas de F_1 tuvieron ojos rojos. Entonces, una hembra heterocigótica siempre debía tener ojos rojos. Sin embargo, un macho que recibiera un cromosoma X con el alelo para ojos blancos siempre sería de ojos blancos, dado que no había otro alelo presente.

Cruzamientos experimentales posteriores, como el que se muestra en la figura 8-17, confirmaron la hipótesis de Morgan. Estos experi-



Fig. 8-15. MOSCA MUTANTE DE OJOS BLANCOS. *Una mosca mutante de ojos blancos (a la izquierda) y una normal –o del tipo salvaje– de ojos rojos (a la derecha). Cuando buscaba diferencias genéticas entre las moscas Drosophila, Morgan descubrió un solo individuo de ojos blancos en su población de miles de moscas. Este hallazgo fortuito impulsó una serie de estudios que establecieron definitivamente la base cromosómica de la herencia y permitieron definir un nuevo concepto del gen.*

mentos (fig. 8-17) introdujeron el concepto de **características ligadas al sexo** que, como veremos en el capítulo 16, son tan importantes en la genética de los seres humanos como en la de las moscas de la fruta.

Los resultados de los cruzamientos entre moscas de la fruta de ojos blancos y de ojos rojos convencieron a Morgan, y a muchos otros genetistas, de que la hipótesis de Sutton era correcta: los genes están en los cromosomas. La demostración concluyente de la localización física de los genes, no obstante, dependió de experimentos posteriores.

El ligamiento entre genes y la recombinación

En 1927 se incorporó una importante herramienta de investigación. Hermann J. Müller (1890-1967), uno de los colaboradores de Morgan, encontró que la exposición a los rayos X incrementa en gran medida la velocidad de mutación en *Drosophila*. Otras formas de radiación, como la luz ultravioleta y ciertos agentes químicos también actúan como agentes que producen mutaciones, es decir, son *mutágenos*. Utilizando estos recursos se indujo una gran cantidad de mutaciones en las moscas del laboratorio y así fue aumentando el número de mutantes en la colección de *Drosophila* de la Universidad de Columbia. Esto

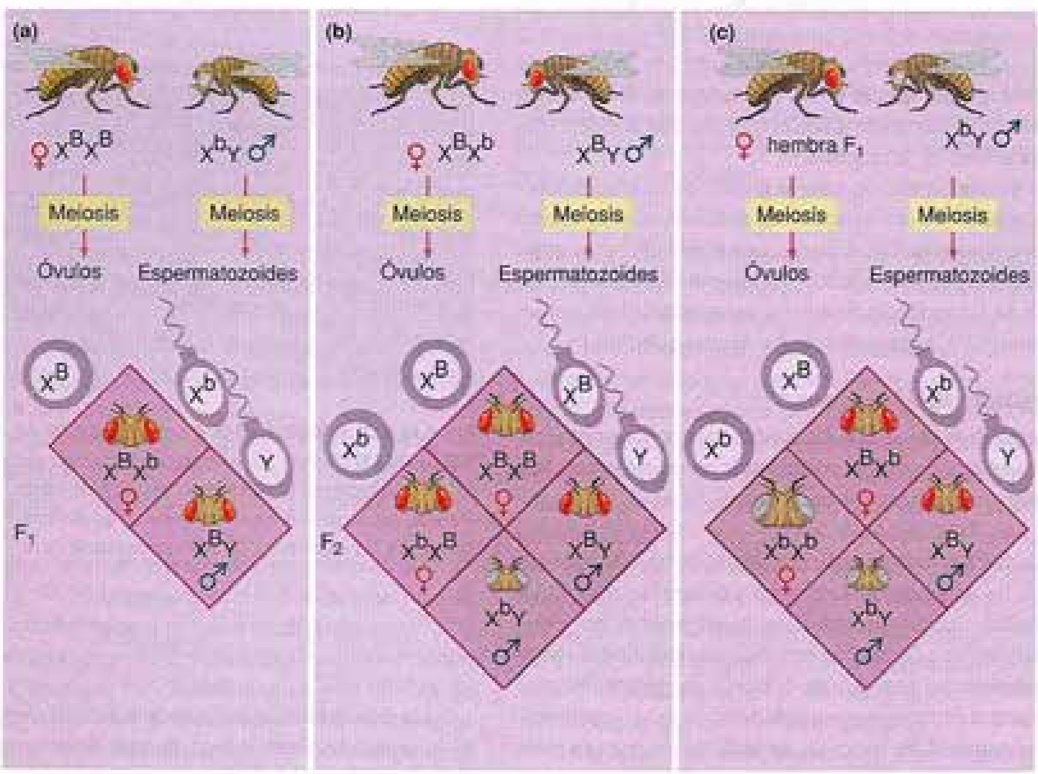


Fig. 8-16. LOS EXPERIMENTOS DE MORGAN. *El alelo salvaje para ojos rojos se representa con una B y la característica menos común, ojos blancos, con una b. Considerando que el gen en estudio está localizado en el cromosoma X, los alelos se designan con superíndices X^B y X^b.* ***(a)*** *Cuando Morgan cruzó una hembra de ojos rojos con el macho mutante de ojos blancos, toda la progenie tuvo ojos rojos.* ***(b)*** *Cuando apareó una hembra de ojos rojos de la F_1 con un macho de ojos rojos de la F_1, obtuvo en la generación F_2 machos de ojos rojos y de ojos blancos, pero todas las hembras F_2 tuvieron ojos rojos. Esto sugirió una relación entre la herencia del color de ojos y el comportamiento de los cromosomas sexuales.* ***(c)*** *Un cruzamiento de prueba entre una hembra F_1 de ojos rojos y el macho original de ojos blancos produjo moscas de ojos rojos y de ojos blancos en ambos sexos. El genotipo de la hembra antes del cruzamiento de prueba era desconocido; la hembra de la F_1 podía ser tanto homocigótica como heterocigótica. Los resultados indicaron que la segunda opción era la correcta y sugirieron que el gen para el color de ojos debía estar localizado en el cromosoma X. Además, el alelo para ojos rojos (B) debía ser dominante y el alelo para ojos blancos (b) debía ser recesivo.*

permitió realizar cruzamientos entre moscas que se distinguían en más de una característica, lo que hizo posible poner a prueba el principio de segregación independiente: ciertos pares de alelos, como los que determinan que las semillas sean redondas o rugosas, se distribuyen en forma independiente de otros pares, los cuales determinan que las semillas sean de color amarillo o verde. Ahora sabemos que los alelos de dos genes diferentes se distribuirán de manera independiente si los genes están situados en diferentes pares de cromosomas homólogos o en un mismo cromosoma, pero en sitios suficientemente alejados. Por el contrario, si los alelos de dos genes diferentes se hallan próximos en el mismo cromosoma, es muy probable que sean transmitidos al mismo gameto en la meiosis.

Los genes que tienden a segregar conjuntamente porque están próximos en un mismo cromosoma se encuentran ligados, es decir, pertenecen al mismo **grupo de ligamiento**.

El mapeo de cromosomas: determinación de la distancia genética

Como mencionamos en el capítulo 7, al comienzo de la meiosis I ocurre el entrecruzamiento o *crossing over*, es decir, el intercambio de fragmentos de cromosomas homólogos (fig. 8-18). Si entre dos cromosomas homólogos se produce el entrecruzamiento en una región ubicada entre dos genes diferentes, entonces los alelos de los dos genes pueden separarse y recombinarse (fig. 8-19).

El descubrimiento del entrecruzamiento no sólo fortaleció la hipótesis de que los genes están en los cromosomas, sino que también sugirió la idea de que debían estar ubicados en sitios específicos. Hoy se sabe que esto es cierto. El lugar que ocupan los genes en los cromosomas se denomina **locus**, en plural **loci**. Estaba claro también que los alelos de un mismo gen deben ocupar un mismo locus en los cromosomas homólogos. A medida que se estudió un número mayor de características, se comprendió que el porcentaje de recombinación entre dos genes cualesquiera, como los genes para el color del cuerpo y la longitud de las alas, era diferente del porcentaje de recombinación entre, por ejemplo, los genes para el color del cuerpo y la longitud de las patas. Además, como mostraron los experimentos de Morgan, estos porcentajes eran fijos y predecibles. Fue idea de Alfred H. Sturtevant (1891-1970), un estudiante que trabajaba en el laboratorio de Morgan, comparar el porcentaje de recombinación con la distancia física entre los loci de los diferentes genes, en otras palabras, con sus distancias relativas a lo largo del cromosoma. Este concepto despejó el camino para una serie de estudios que permitieron reconocer la localización relativa de los genes, conocidos como "mapeo" de los cromosomas.

Sturtevant postuló que:

1. *Los genes están dispuestos linealmente en los cromosomas.*
2. *Cuanto menor es la distancia entre dos genes, menor será el porcentaje de recombinación.*
3. *Las frecuencias de recombinación permiten conocer la secuencia de genes en los cromosomas y las distancias relativas entre ellos.*

En 1913, Sturtevant comenzó a construir mapas cromosómicos con datos de estudios de entrecruzamiento en *Drosophila* y definió en forma arbitraria una unidad estándar de medida.

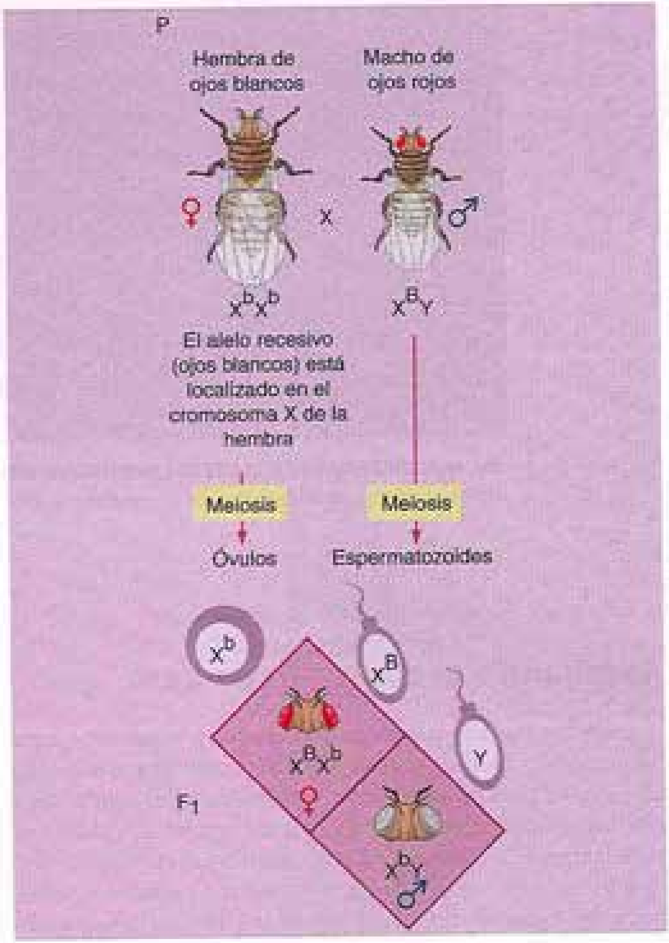


Fig. 8-17. CONFIRMACIÓN DE LA HIPÓTESIS DE MORGAN. *Cruzamiento entre una Drosophila hembra de ojos blancos y un macho de ojos rojos, que ilustra lo que ocurre cuando el alelo recesivo está localizado en un cromosoma X. Los hembras F_1, con un cromosoma X materno y otro paterno, son heterocigóticas (X^BX^b) y tienen ojos rojos. Pero los machos F_1, con su único cromosoma X recibido de la madre, llevan el alelo recesivo b, y serán todos de ojos blancos, dado que el cromosoma Y no lleva gen para color de ojos. Así, el alelo recesivo en el cromosoma X heredado de la madre se expresa en los machos de la progenie.*

La unidad de distancia genética de un cromosoma es la distancia que da lugar a un recombinante (en promedio) por cada 100 óvulos fecundados (1% de recombinación). Así, los genes con un 10% de recombinación estarían separados por 10 unidades de distancia genética y los que tuvieran 8% de recombinación estarían separados por 8 unidades (fig. 8-20).

Cuantas menos unidades de distancia genética haya entre dos genes, menos probable será que se separen por entrecruzamiento. Los genes que se encuentran a una distancia mayor que 50 unidades en el mismo cromosoma se distribuyen independientemente.

Relacionando las frecuencias de recombinación (o sea, los porcentajes de entrecruzamiento) con las distancias relativas entre los genes, Sturtevant y otros genetistas localizaron una gran variedad de genes en mapas cromosómicos (fig. 8-21).



Fig. 8-18. MICROFOTOGRAFÍA DE LOS CROMOSOMAS HOMÓLOGOS DE UN SALTAMONTES EN PROFASE I. *Se pueden apreciar bien las cuatro cromátidas y los puntos de entrecruzamiento.*

Ampliando el concepto de gen

Mientras Morgan y sus colegas realizaban los primeros trabajos sobre *Drosophila,* otros investigadores también confirmaban y extendían los principios de la genética, alargando la lista de alelos dominantes y recesivos de muchos genes en muy distintos organismos, incluidos los seres humanos. Sin embargo, a medida que avanzaba la "edad de oro" de la genética, los nuevos estudios mostraban que los patrones hereditarios no siempre son tan simples y directos. Si bien los llamados principios mendelianos constituyen la base para predecir los resultados de cruzamientos simples, las excepciones son abundantes. Este hecho no es sorprendente si se recuerda que Mendel había seleccionado cuidadosamente ciertas características para su estudio, usando sólo aquellas que mostraban diferencias bien marcadas.

Por ejemplo, ya hemos discutido dos excepciones al principio de segregación independiente: el ligamiento al sexo y el ligamiento entre genes. En la misma etapa en que se describieron estos fenómenos se descubrió además que las interacciones entre alelos no siempre son de dominancia y recesividad completa. Por otra parte, se vio que la expresión fenotípica de un gen determinado no sólo depende de los alelos de ese gen presentes en el organismo, sino también de otros genes y, por supuesto, del medio ambiente. En realidad, la mayoría de los rasgos son influidos por más de un gen, así como la mayoría de los genes puede influir en más de una característica. Presentaremos a continuación algunos ejemplos.

Las interacciones entre diferentes alelos

Dominancia incompleta y codominancia

Las variantes dominantes y recesivas no siempre son tan nítidas como las siete características estudiadas por Mendel en la planta de guisante. Algunas parecen mezclarse. Por ejemplo, en 1906, Bateson y Punnett cruzaron plantas del género *Antirrhinum* (conocida como conejito o boca de dragón). Una de las plantas progenitoras era homocigótica de flores rojas (R_1R_1) y la otra, homocigótica de flores blancas (R_2R_2). Encontraron que se producía una generación F_1 de plantas heterocigóticas (R_1R_2) pero de flores rosadas, un fenotipo intermedio al de ambos homocigotos (fig. 8-22). Este fenómeno se conoce como **dominancia incompleta** y en este caso es el resultado de una producción menor de pigmento rojo de los ejemplares heterocigóticos de la F_1. Cuando estos individuos se autopolinizan, las características rojo y blanco para el color de las flores aparecen de nuevo en la progenie (F_2), lo cual demuestra que los alelos se mantienen como unidades discretas e inalteradas.

Los alelos también pueden actuar en **codominancia**. En este caso, los individuos heterocigóticos, en lugar de presentar un fenotipo intermedio, expresan ambos alelos, es decir, los dos fenotipos homocigóticos simultáneamente. Un ejemplo conocido de codominancia es el de los grupos sanguíneos humanos AB0 (véase cap. 40, Las transfusiones de sangre).

Alelos múltiples en la población

Aunque cualquier organismo diploide tiene sólo dos alelos de un gen dado, es frecuente que, para ciertos genes, existan más de dos variantes en la población. Estos **alelos múltiples** resultan de mutaciones diferentes en un solo gen y pueden tener diferentes relaciones de dominancia entre sí. Por ejemplo, el color del pelaje en los conejos está determinado por una serie de cuatro alelos: *C,* tipo salvaje (coloración oscura homogénea o agutí), c^{ch} (color gris claro o chinchilla), c^h (blanco con las extremidades negras o himalayo) y *c* (albino). Diferentes combinaciones de cualesquiera de dos de estos cuatro alelos posibles producen pelajes de diferentes colores. En esta serie, cada alelo es dominante sobre los que vienen a continuación, en el siguiente orden: C, c^{ch}, c^h, c (fig. 8-23).

En los seres humanos, los tres alelos A, B y 0 que determinan los principales grupos sanguíneos son probablemente el ejemplo más conocido de alelos múltiples. Los cuatro grupos sanguíneos principales –A, B, AB y 0– están determinados por un gen que posee tres alelos: I^A, I^B e i. Los grupos sanguíneos A, B y AB se caracterizan por tener un antígeno –un polisacárido específico– en la superficie del glóbulo rojo. El grupo 0 no posee estos antígenos. Los alelos I^A y I^B son codominantes, mientras que el alelo i es recesivo.

Los individuos con grupo sanguíneo A pueden ser genotípicamente I^AI^A o I^Ai. Los individuos con grupo sanguíneo B pueden ser genotípicamente I^BI^B o I^Bi. Los individuos con grupo sanguíneo AB siempre son genotípicamente I^AI^B. Por el contrario, los individuos con grupo sanguíneo O siempre son genotípicamente ii.

Diversos tipos de interacciones génicas

Además de las interacciones que ocurren entre los alelos de un mismo gen, también pueden ocurrir interacciones entre los alelos de genes diferentes. En realidad, la mayoría de las características tanto estructurales como funcionales que constituyen el fenotipo de un organismo son el resultado de la interacción de muchos genes distintos.

Aparición de nuevos fenotipos

En algunas ocasiones, cuando una característica está determinada por dos o más genes diferentes, puede aparecer un fenotipo completamente nuevo como se observa en la figura 8-24. En ese ejemplo de las crestas de gallinas, hay cuatro tipos de crestas posibles cuya expresión fenotípica depende de la interacción de los alelos de dos genes (fig. 8-24).

Enmascaramiento entre genes: la epistasis

En otros casos, no aparece un fenotipo nuevo como resultado de la interacción entre genes, sino que uno de los genes modifica el efecto del otro gen. Estas interacciones más complejas con frecuencia se detectan porque las proporciones mendelianas aparecen modificadas. Este fenómeno se llama **epistasis**. Si el gen A enmascara el efecto del gen B, entonces se dice que A es epistático con respecto a B (fig. 8-25).

El fenómeno de interacción génica indica, una vez más, que lo que vemos a nivel fenotípico es, en realidad, el producto de una serie muy compleja de acontecimientos, que influyen unos sobre otros durante la vida de un organismo.

Ningún gen trabaja solo. La expresión de cualquier gen está influida por sus interacciones con muchos otros genes.

Un gen afecta más de una característica: el fenómeno de pleiotropía

Así como la gran mayoría de los caracteres están afectados por muchos genes, es posible también que un solo gen afecte más de una característica a través del fenómeno de **pleiotropía**. Un buen ejemplo de pleiotropía lo provee la característica de plumas rizadas en las gallinas. En estas aves, un cambio en la formación de las plumas debido a la acción anormal de un solo gen lleva a cambios drásticos en muchos otros aspectos de su fisiología: menor capacidad para ajustarse a los cambios de temperatura, incremento de la tasa metabólica y del ritmo cardíaco, entre otros. De modo semejante, el gen para el color blanco del pelaje en los gatos tiene un efecto pleiotrópico sobre los ojos y los oídos. Los gatos que son totalmente blancos y tienen ojos azules, a menudo son sordos.

La interacción entre los genes y el medio ambiente

La expresión de los genes depende de la interacción con el medio ambiente. Por citar un ejemplo común, una plántula puede tener la capacidad genética de ser verde, de florecer y fructificar, pero nunca se volverá verde si se mantiene en la oscuridad, y puede no florecer ni



Fig. 8-19. ENTRECRUZAMIENTO. *La posibilidad de recombinación en cualquier punto entre B y D es mayor que entre B y C, simplemente porque la distancia entre B y D es mayor y, en consecuencia, hay más lugar (y por tanto mayor probabilidad) para que ocurra el entrecruzamiento.*

Galería de imágenes

fructificar a menos que se satisfagan ciertos requisitos ambientales precisos.

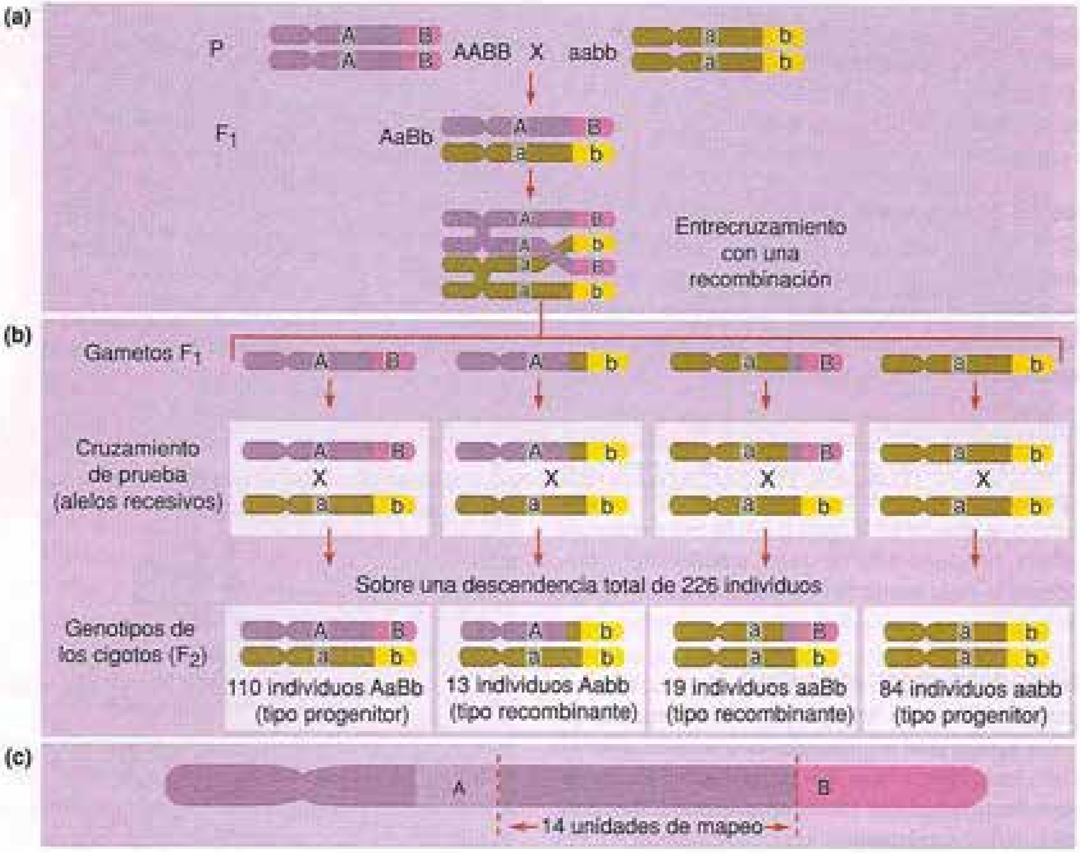


Fig. 8-20. DETERMINACIÓN DE LA DISTANCIA DE MAPEO ENTRE DOS GENES DEL MISMO CROMOSOMA. (a) *Cuando un individuo homocigótico dominante para dos genes localizados en el mismo par de cromosomas homólogos (AABB) se cruza con un homocigoto recesivo (aabb) (generación P), la progenie F_1 será todo heterocigótica para ambos genes (AaBb). Si hay entrecruzamiento en el heterocigoto durante la meiosis, los alelos de los dos homólogos posiblemente se intercambien. Como resultado de la recombinación pueden formarse cuatro tipos diferentes de gametos: los gametos progenitores (AB y ab) y los gametos recombinantes (Ab y aB).* ***(b)*** *Apareamiento entre el heterocigoto de la generación F_1 y un individuo homocigótico recesivo para esos genes (cruzamiento de prueba).* ***(c)*** *La cantidad de recombinantes (13 + 19 = 32) dividida por la cantidad total de descendientes indica el porcentaje de recombinación (32/226 = 0,14), que se define como la distancia de mapeo entre los genes. Se dice entonces que los genes A y B están a una distancia de 14 unidades de mapeo.*

El ranúnculo de agua, *Ranunculus peltatus*, es un ejemplo sorprendente. Esta planta crece con la mitad del cuerpo sumergido en el agua. Aunque todas las hojas son genéticamente idénticas, las anchas hojas flotantes difieren de manera notable, tanto en la forma como en la fisiología, de las hojas finamente divididas que se desarrollan bajo el agua (fig. 8-26).

La temperatura a menudo afecta la expresión génica. Las prímulas, plantas de flores rojas a temperatura ambiente, tienen flores blancas cuando la temperatura se eleva por encima de 30 °C. De modo semejante, los conejos Himalaya que mostramos en la figura 8-23 son blancos a temperaturas altas y negros a temperaturas bajas. Los gatos siameses criados a temperatura ambiente son negros en sus zonas periféricas más frías, como las orejas, la nariz y la punta de la cola.

Éstos son ejemplos extremos de un principio general:

el fenotipo de cualquier organismo es el resultado de la interacción entre los genes y el medio ambiente.

La acción de varios genes: herencia poligénica

Algunas características, como el tamaño, la altura, el peso, la forma, el color, la tasa metabólica y el comportamiento, no son el resultado de interacciones entre uno, dos o varios genes, sino de la acción acumulativa de los efectos combinados de muchos genes. Este fenómeno se conoce como **herencia poligénica**.

Las características determinadas por varios genes, o poligenes, no muestran diferencias nítidas entre grupos de individuos, como las estudiadas por Mendel. En cambio, muestran una gradación de pequeñas diferencias que se conoce como *variación continua*. Si entre los individuos de una población se estudia la distribución estadística de cualquier característica afectada por varios genes, se obtendrá una curva como la que se muestra en la figura 8-27.

En muchas poblaciones humanas, los hombres son más altos, en promedio, que hace 50 años, debido a una mejor nutrición y a otros factores ambientales. Sin embargo, la forma de la curva es la misma: una campana (fig. 8-27). La gran mayoría de las personas tiene una

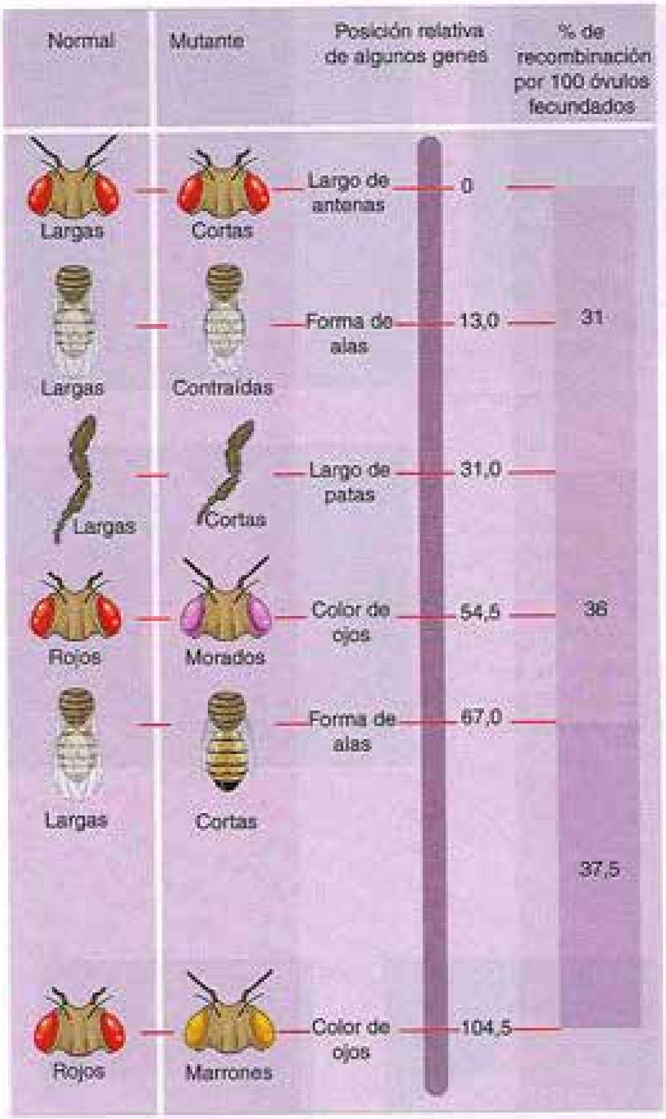


***Fig. 8-21.* PORCIÓN DE UN MAPA CROMOSÓMICO DE DROSOPHILA MELANOGASTER.** *El mapa muestra las posiciones relativas de algunos de los genes en el cromosoma 2, calculadas a partir de las frecuencias de recombinaciones. Como puede verse, una característica como el color de los ojos puede ser afectado por más de un gen.*

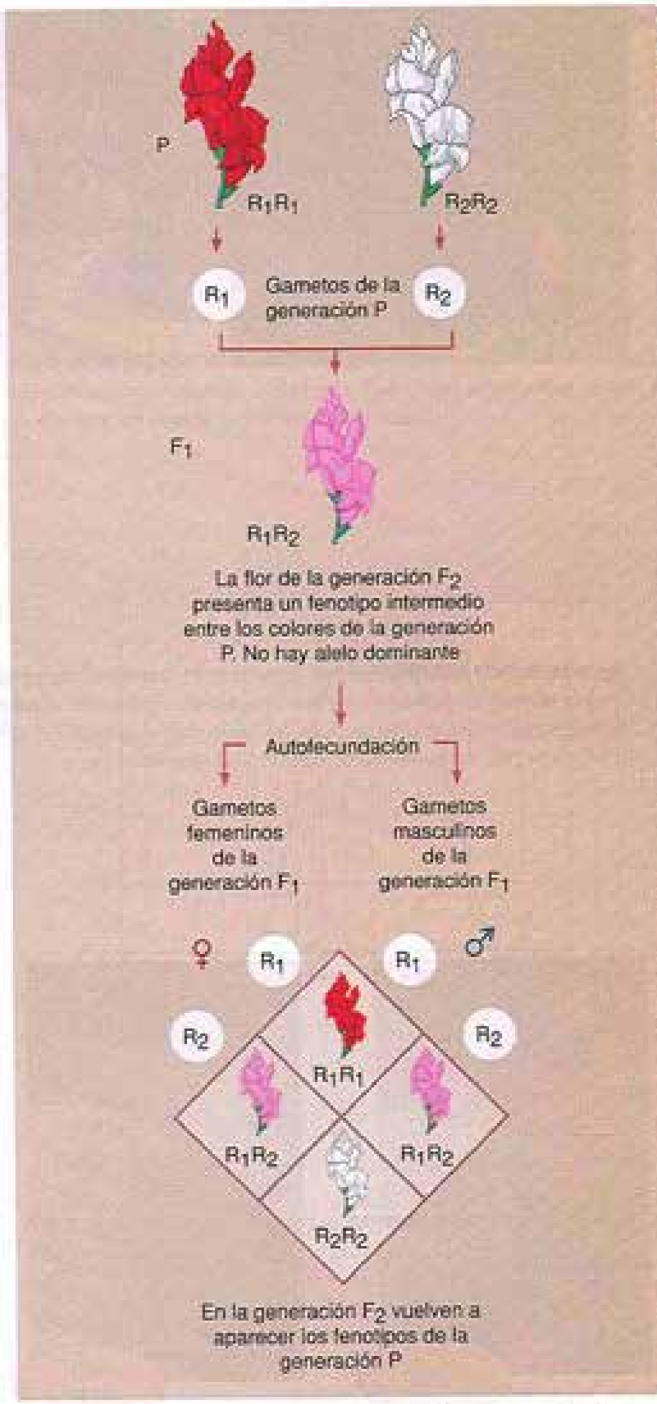


***Fig. 8-22.* DOMINANCIA INCOMPLETA.** *Un cruzamiento entre una planta Antirrhinum con flores rojas (R_1R_1) y una con flores blancas (R_2R_2). Este cruzamiento se parece mucho al realizado entre una planta de guisante de flores púrpura y otra de flores blancas que se muestra en la figura 8-6, pero hay una diferencia significativa. En este caso, ningún alelo es dominante. La flor del heterocigoto presenta un fenotipo intermedio entre los dos colores.*

altura cercana al valor medio y las alturas extremas están representadas por unos pocos individuos. En general, muchos de los caracteres de variación continua y con herencia poligénica están influidos por factores ambientales. Por ejemplo, es claro que la dieta afecta rasgos como la altura y el peso corporal. Sin embargo, aun si todos los hombres de la población se hubieran mantenido desde el nacimiento con el mismo tipo de dieta, se mantendría una variación continua en la altura de la población debida a diferencias genéticas en la producción de hormonas, la formación de los huesos y otros numerosos factores.

Se cree que el color de la piel en los seres humanos se encuentra bajo un control genético semejante, así como lo están muchas otras características. De hecho, la mayoría de las características humanas que dan lugar a la variabilidad entre individuos son poligénicas.

Otros factores afectan el fenotipo: expresividad y penetrancia

Hemos visto que los genes no actúan de manera aislada, sino que determinan un fenotipo en relación con otros genes y con el medio am-





Fig. 8-23. ALELOS MÚLTIPLES. *El color del pelaje en los conejos está determinado por un solo gen con cuatro alelos diferentes. Un individuo de esta especie puede llevar sólo dos alelos de este gen en cada célula. Las combinaciones diferentes de los alelos producen:* **(a)** *Pelaje salvaje o agutí (CC, Cc^{ch}, Cc^{h} o Cc).* **(b)** *Pelaje chinchilla ($c^{ch}c^{ch}$, $c^{ch}c^{h}$ o $c^{ch}c$).* **(c)** *Pelaje Himalaya ($c^{h}c^{h}$ o $c^{h}c$).* **(d)** *Pelaje albino (cc).*

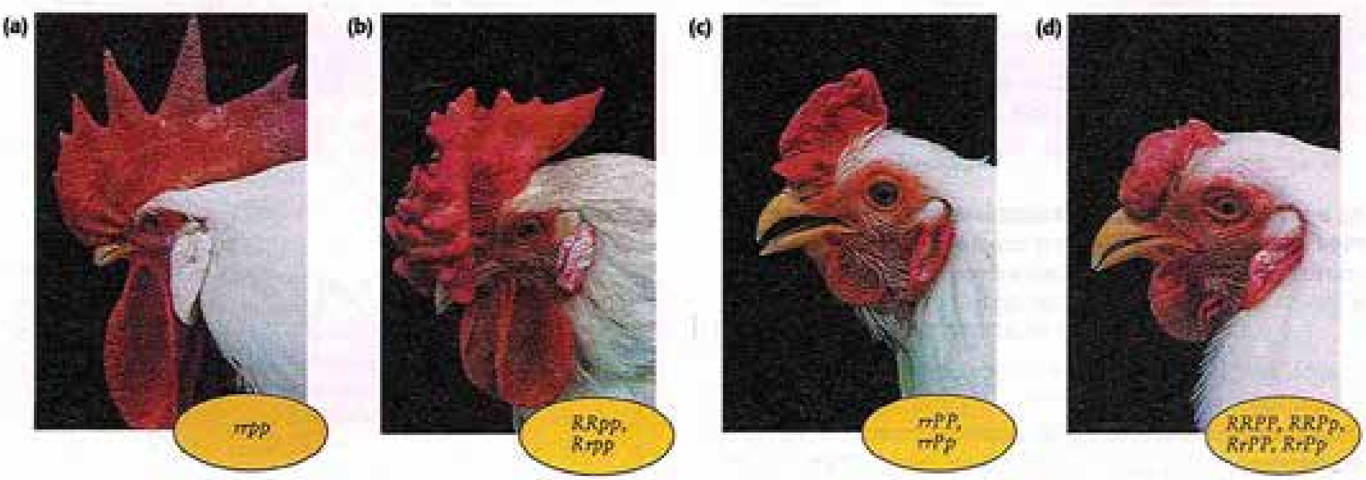
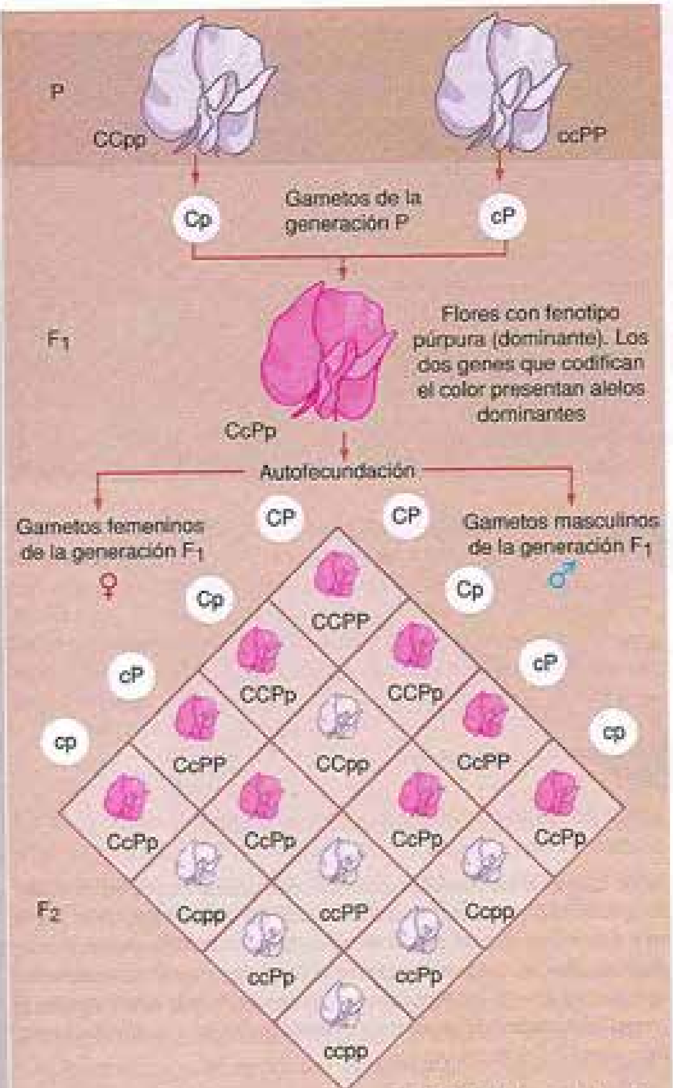


Fig. 8-24. APARICIÓN DE NUEVOS FENOTIPOS. *Cuatro tipos de crestas de gallinas:* **(a)** *cresta simple,* **(b)** *cresta en roseta,* **(c)** *cresta en guisante y* **(d)** *cresta en nuez. Estos tipos de crestas están determinados por dos genes diferentes cuyos alelos son R, r y P, p. La cresta simple aparece en las gallinas homocigóticas recesivas para ambos genes (rrpp). La cresta en roseta aparece cuando hay al menos un alelo dominante R, acompañado de dos alelos p recesivos (Rrpp o RRpp). La cresta en guisante es producida por un alelo dominante P, por lo menos, junto con dos alelos r recesivos (rrPp o rrPP). Cuando por lo menos un alelo dominante de cada gen está presente en el mismo individuo, se produce un fenotipo nuevo, la cresta en nuez. Genotípicamente, las gallinas con cresta en nuez pueden ser RRPP, RRPp, RrPP o RrPp.*



La F_2 presenta un fenotipo con una relación 9:7 (púrpura: blanco).
En el genotipo, el homocigoto recesivo enmascara al otro gen

Fig. 8-25. EPISTASIS EN ARVEJILLAS DE OLOR. *Bateson y sus colegas encontraron un ejemplo claro de interacción génica epistática en la arvejilla de olor* Lathyrus odoratus. *Cuando cruzaron dos variedades puras obtenidas en forma independiente, ambas de flores blancas, encontraron que toda la progenie de F_1 tenía flores púrpura. Cuando dejaron que las plantas de F_1 se autopolinizaran, de 651 plantas que florecieron en la generación F_2, 382 tenían flores púrpura y 269, flores blancas. Si examinamos cuidadosamente estas proporciones, se verá que se ajustan a una relación 9:7. ¿Cómo podemos explicar este resultado? Recordemos que en un cruzamiento en el que se analizan dos genes cuyos alelos se distribuyen independientemente se espera que la relación fenotípica sea 9:3:3:1. La explicación en este caso es que dos genes diferentes tienen efecto sobre el color de las flores. Se representan los alelos de estos genes como C, c, P y p. La proporción fenotípica 9/16 de F_2 muestra los efectos de los dos alelos dominantes (C y P). La proporción 7/16 reúne al resto de la progenie. Sólo una planta que haya recibido los alelos dominantes de ambos genes (o sea, el alelo P y el alelo C) es capaz de producir pigmento púrpura. En este caso, cualquier gen en la condición homocigota recesivo es epistático u oculta el efecto del otro gen. Cuando el gen C es homocigoto recesivo (cc), las flores son blancas aunque esté presente un alelo P dominante (como en los fenotipos ccPp y ccPP). De modo semejante, cuando el gen P es homocigoto recesivo (pp), las flores también son blancas (como en los fenotipos Ccpp y CCpp).*



Fig. 8-26. EL RANÚNCULO DE AGUA. *Las hojas que crecen por encima del agua son anchas, planas y lobuladas; las que crecen bajo el agua, genéticamente idénticas a las anteriores, son delgadas y están finamente divididas.*

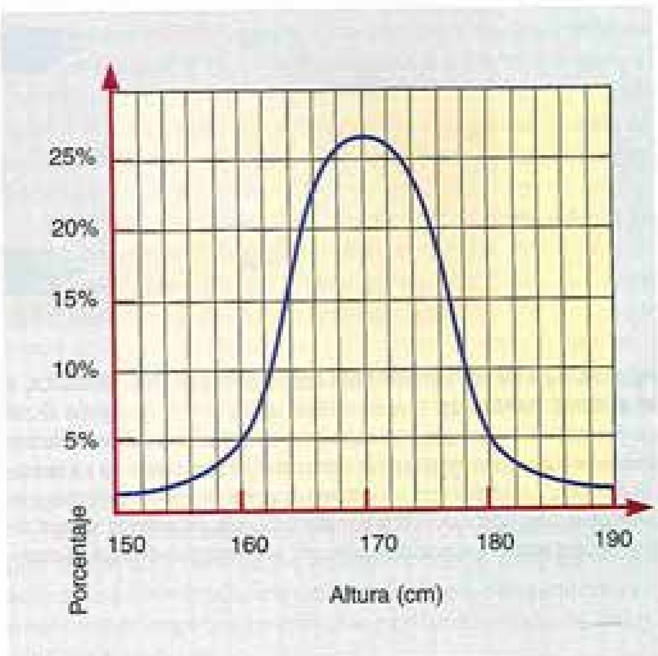


Fig. 8-27. HERENCIA POLIGÉNICA: DISTRIBUCIÓN DE ALTURA DE LOS HOMBRES DE UNA POBLACIÓN. *La altura es una característica afectada por varios genes. La curva de distribución de la altura tiene forma de campana con la media o promedio ubicado habitualmente en el centro de la curva.*

biente. Aunque en los modelos teóricos por lo general se establece una relación simple entre genotipo y fenotipo, es importante recordar que esto es sólo una simplificación de la realidad que se lleva a cabo para facilitar los análisis genéticos. En los ejemplos anteriores han quedado establecidas las bases genéticas que explican las relaciones entre un gen y otro, o entre genes y el medio ambiente. Sin embargo, en ciertos casos se presume que el fenotipo asociado con un gen depende de otros factores, cuya naturaleza aún no se ha establecido con precisión.

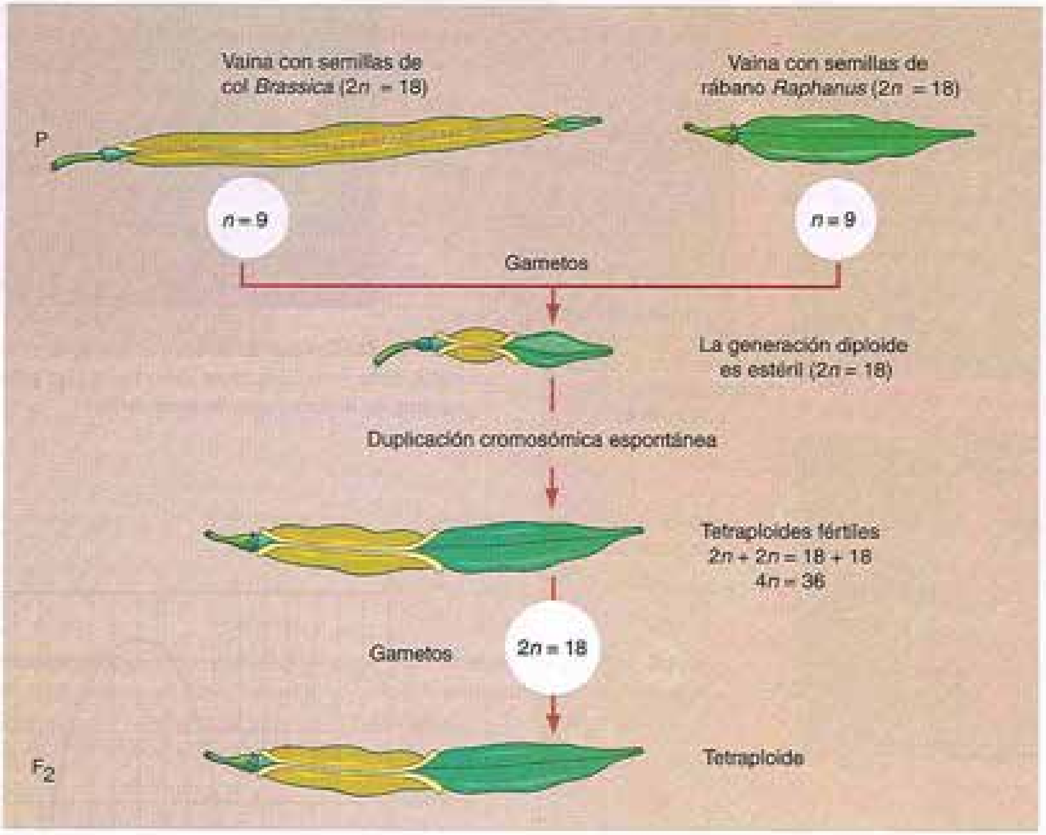


Fig. 8-28. ORIGEN DEL TETRAPLOIDE FÉRTIL ENTRE LA COL, BRASSICA, Y EL RÁBANO, RAPHANUS. *Estas dos especies, ambas 2n = 18, son capaces de formar híbridos viables pero parcialmente estériles en la F_1. Cuando los híbridos entran en meiosis, las dos series cromosómicas (9 cromosomas heredados de la col y 9 heredados del rábano) no se reconocen por completo durante el apareamiento meiótico y, en consecuencia, dan lugar a muy pocos gametos funcionales. Sin embargo, se logró obtener algunas semillas que, cuando se cultivaron, produjeron individuos con 36 cromosomas. ¿Qué fue lo que ocurrió? En apariencia, por un proceso espontáneo, en el híbrido se habían duplicado ambas series cromosómicas que ahora, en lugar de ser 9 de la col + 9 del rábano, pasaron a ser 18 de la col + 18 del rábano. En estos individuos tetraploides (4n = 36) cada cromosoma tiene su homólogo y, durante la meiosis, se forman gametos 2n = 18, con 9 cromosomas provenientes de cada especie parental. El proceso de duplicación del genoma, que en este caso da lugar a un tetraploide, restablece la fertilidad de los híbridos.*

Los términos **expresividad** y **penetrancia** suelen usarse para describir estas situaciones. Cuando la expresión de un gen se altera por factores del ambiente, o por otros genes, dos resultados son posibles:

- El grado en que se expresa un genotipo particular en el fenotipo de un individuo puede variar. Esta *expresividad* variable se ve, por ejemplo, en las alas de las moscas de la fruta. La forma del segundo par de alas modificadas (balancines) de *D. melanogaster* está determinado genéticamente, pero su expresividad (dada por el tamaño) está influida por la temperatura. En las moscas criadas a 14 °C, los balancines son pequeños, a 31 °C son largos y angostos, y a 33 °C son medianos y anchos.
- La proporción de individuos que muestran el fenotipo correspondiente a un genotipo particular puede ser menor que la esperada: en este caso se dice que el genotipo muestra *penetrancia incompleta*. En los seres humanos, la tendencia a desarrollar diabetes es transmitida genéticamente. Pero no todos los individuos que tienen este genotipo desarrollan la enfermedad. La manifestación fenotípica parece depender de características ambientales como la alimentación. Una investigación realizada con 63 pares de gemelos idénticos mostró que en 53 pares ambos individuos eran diabéticos y en los 10 pares restantes, sólo uno de los integrantes lo era. Es decir que 10 de cada 126 personas que tenían el gen de la diabetes no lo manifestaban fenotípicamente.

Casos como éstos representan manifestaciones que tienen una base genética cuyo comportamiento no se llega a comprender y responden a patrones de herencia aún no del todo comprendidos.

Alteraciones cromosómicas

Muchas veces, en los cromosomas ocurren cambios que afectan su número –*alteraciones cromosómicas numéricas*– o su estructura –*alteraciones cromosómicas estructurales*–. Estas alteraciones, que son mutaciones, pueden alterar la viabilidad o la fertilidad de un organismo, pero también pueden mantenerse como parte de la variabilidad genética de una población y contribuir al cambio evolutivo y al origen de nuevas especies.

Las alteraciones numéricas pueden originarse en la meiosis o en la mitosis y, en general, se producen por una falla en la migración de

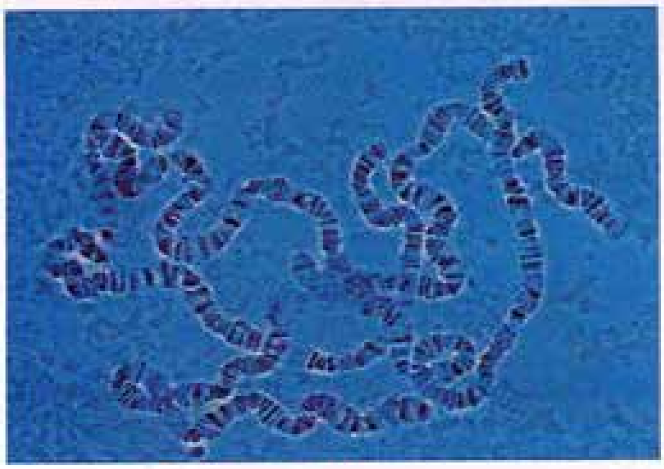


Fig. 8-29. CROMOSOMAS DE LAS GLÁNDULAS SALIVALES DE UNA LARVA DE DROSOPHILA. *Estos cromosomas son cien veces más grandes que los cromosomas de las demás células del cuerpo y sus detalles son mucho más fáciles de observar. Esta microfotografía fue tomada con un microscopio óptico, no con un microcopio electrónico. Los patrones distintivos de las bandas permiten, en algunos casos, asociar los genes con regiones específicas de cromosomas particulares. Cada banda visible representa docenas de genes.*

los cromosomas. A veces involucran una dotación completa de cromosomas (dotación haploide). Otras veces, la dotación cromosómica es superior a dos y, en este caso, los organismos son poliploides (triploide, 3n; tetraploide, 4n; pentaploide, 5n; etc.), lo que representa, en ocasiones, una situación anormal. Sin embargo, los poliploides son muy frecuentes entre las plantas, especialmente en aquellas especies que provienen de la hibridación de dos genomas diferentes. Un ejemplo de ello es el híbrido tetraploide entre la col y el rábano (fig. 8-28).

En otros casos, los cambios en el número de cromosomas no afectan a una dotación completa sino que involucran a uno o a unos pocos cromosomas. En el capítulo 16 se verán en detalle dos ejemplos en la especie humana: el síndrome de Down, caracterizado por una trisomía en el par 21 (tres cromosomas del par 21), y el síndrome de Turner, caracterizado por una monosomía del cromosoma X (el par sexual del complemento integrado por un solo cromosoma X).

En algunas oasiones, los cromosomas sufren rupturas espontáneas y, como consecuencia de ello, se pierden o intercambian fragmentos entre cromosomas no homólogos, lo cual da lugar a alteraciones cromosómicas estructurales que originan cambios en el orden de los genes y patrones hereditarios alterados.

La evidencia citológica para estas alteraciones en la estructura cromosómica provino del estudio de los cromosomas gigantes de las glándulas salivales de larvas de *Drosophila*. En estas moscas, como en muchos otros insectos, ciertas células no se dividen durante los estadios larvales. Sin embargo, los cromosomas de estas células siguen duplicándose una y otra vez. Como los cromosomas hijos no se separan unos de otros después de la duplicación, se vuelven más y más grandes y llegan a estar compuestos por miles de copias. Asimismo, en las glándulas salivales, los cromosomas homólogos se aparean íntimamente a lo largo de toda su longitud y su tamaño aumenta. Por ejemplo, una célula de la glándula salival de *Drosophila*, cuyo número diploide es 2n = 8, parece tener sólo cuatro cromosomas gigantes. Cuando estos cromosomas se tiñen, se observan bandas transversales claras y oscuras muy distintivas (fig. 8-29).

Estos patrones de bandas resultaron una herramienta útil para los genetistas, ya que les permitieron detectar cambios estructurales en los cromosomas. En los cromosomas gigantes, los genetistas pueden ubicar las posiciones donde han ocurrido cambios en la estructura por medio del análisis de los cambios ocurridos en el patrón de bandas.

La existencia de estas alteraciones había sido sugerida por el grupo de Morgan sobre la base de estudios de mapeo cromosómico; los estudios de los cromosomas gigantes de *Drosophila* confirmaron su existencia y permitieron asignar a los genes lugares físicos en los cromosomas de *Drosophila*.

Unos 30 años después de la formulación de los patrones y principios básicos de la herencia, los genetistas pudieron confirmar aquello que comenzó siendo sólo una suposición: las pequeñas partículas aparentemente homogéneas de cromatina eran las depositarias de las unidades de la herencia.

En síntesis

Las contribuciones de Mendel

1. A mediados del siglo XIX, Gregor Mendel realizó cruzamientos experimentales con variedades de *Pisum sativum* (arveja común). Usó formas puras que poseían características claramente diferentes y no cambiaban de una generación a otra.
2. Al cruzar dos variantes de una misma característica, Mendel observó que en la primera generación (F_1) todos los individuos presentaban sólo una de las variantes, a la que Mendel llamó variante dominante. En la siguiente generación (F_2), obtenida por autopolinización de la F_1, reaparecía la variante ausente en la primera generación y Mendel la llamó y variante recesiva. En la F_2, la proporción entre variante dominante y variante recesiva era aproximadamente 3:1.
3. Según la "primera ley de Mendel", o principio de segregación, cada individuo lleva un par de factores hereditarios para cada característica. Los miembros del par segregan durante la formación de los gametos. Los factores hereditarios de Mendel coinciden con el concepto atual de gen.
4. Los alelos son variantes de un mismo gen presentes en una población. Los dominantes se representan con letras mayúsculas y los recesivos con minúsculas.
5. Los individuos diploides que tienen dos alelos iguales de un gen determinado, son homocigóticos para ese gen; los individuos cuyos alelos son distintos, son heterocigóticos para el gen en cuestión. Los alelos dominantes se expresan en la condición homocigota y en la heterocigota, mientras que los alelos recesivos lo hacen sólo en la homocigota.

En síntesis (Cont.)

6. El genotipo es la constitución genética de un individuo. El fenotipo, resultado de la interacción entre el genotipo y el ambiente, es su apariencia externa.
7. Al analizar simultáneamente la herencia de dos características, Mendel observó que la F_1 era homogénea, y que en la F_2 aparecían los cuatro fenotipos posibles en una proporción 9:3:3:1 (doble dominante:dominante/recesivo:recesivo/dominante:doble recesivo).
8. La "segunda ley de Mendel", o Principio de distribución independiente, establece que durante la formación de los gametos, cada par de alelos segrega independientemente de los otros pares.

Sobre genes y cromosomas

9. Sutton supuso que los *elementes* descritos por Mendel –que hoy conocemos como genes– están en los cromosomas y que los alelos –las formas alternativas de un gen– se encuentran en los cromosomas homólogos. Cuando se separan los cromosomas homólogos durante la meiosis I, también se separan los alelos de cada gen y cuando los gametos se fusionan durante la fecundación, se forman nuevas combinaciones de alelos.
10. A comienzos del siglo XX, Hugo de Vries descubrió que las variantes alélicas se originaban a partir de cambios repentinos en el material hereditario. A esos cambios los llamó mutaciones.
11. Los genes que se encuentran en el cromosoma X corresponden a características ligadas al sexo. En las especies animales cuyos machos tienen un sistema de cromosomas sexuales XY, las proporciones fenotípicas de las características ligadas al sexo en la F_2 no cumplen la primera "ley de Mendel".
12. La segunda "ley de Mendel" tiene validez para genes que se encuentran en distintos cromosomas o lo suficientemente alejados unos de otros. El entrecruzamiento entre cromosomas homólogos permite que los genes se separen y se recombinen. Los genes ligados son aquellos que, por encontrarse próximos, tienden a segregar juntos.
13. El lugar que ocupan los genes en los cromosomas se denomina locus. Los alelos de un mismo gen ocupan el mismo locus en los cromosomas homólogos.
14. Los genes están dispuestos linealmente en los cromosomas. Cuanto menor es la distancia entre ellos, menor es el porcentaje de recombinación. La frecuencia de recombinación permite conocer el orden y la distancia de los genes en los cromosomas.

Ampliando el concepto de gen

15. En el fenómeno de dominancia incompleta, el cruzamiento de dos organismos homocigotos (uno dominante y el otro recesivo) origina una F_1 homogénea, pero con un fenotipo intermedio al de ambos progenitores. En el caso de la codominancia, los individuos heterocigotos de la F_1 expresan en forma simultánea los dos fenotipos de los progenitores.
16. Se denomina alelos múltiples a la existencia en la población de más de dos variantes alélicas de un mismo gen. Tales variantes presentan entre sí diferentes relaciones de dominancia.
17. Además de las interacciones entre los alelos de un mismo gen, existen interacciones entre los alelos de genes diferentes. Como resultado de estas interacciones, en las características determinadas por más de un gen aparecen diferentes fenotipos.
18. La epistasis consiste en el enmascaramiento del efecto de un gen por parte de otro gen. Cuando ocurre esto, las proporciones mendelianas no se cumplen.
19. La pleiotropía es la capacidad de un gen de afectar a más de una característica.
20. La herencia poligénica es aquella en la que el fenotipo es el resultado de la acción acumulativa de los efectos combinados de muchos genes. Estas características presentan una variación continua.
21. La expresividad se refiere a la variación o proporcionalidad en la expresión de un genotipo; la penetrancia, a fenotipos cuya frecuencia no coincide con la esperada. Los términos expresividad y penetrancia se utilizan para referirse a casos en que el fenotipo asociado a un gen depende de factores ambientales o desconocidos.

Alteraciones cromosómicas

22. Los cromosomas pueden sufrir cambios que afectan su número (alteraciones numéricas) o su estructura (alteraciones estructurales). Estos cambios pueden alterar la viabilidad o la fertilidad de un organismo, o mantenerse como parte de la variabilidad genética de la población. Se consideran mutaciones y ocurren durante la mitosis o la meiosis.

Cuestionario

1. Las porfirias son un grupo de enfermedades con síntomas horribles. Quienes las padecen huyen de la luz intensa y acostumbran salir sólo de noche, porque el sol les enrojece la piel y les forma ampollas que luego se transforman en feas cicatrices. También se les enrojecen los ojos y les crecen cantidades anormales de pelo.
Estas enfermedades se deben a mutaciones en las enzimas que participan en la síntesis del grupo hemo (porción de la hemoglobina que transporta el O_2). Los genes de estas enzimas son autosómicos dominantes y se heredan de acuerdo con las leyes de Mendel.
El conde Vlad Tepes, que padecía porfiria y, por consiguiente, detestaba la luz diurna, tuvo un hijo con su sobrina Mina, cuyo padre (primo de Vlad) sufría la misma enfermedad. Mina tenía la

Cuestionario *(Cont.)*

piel muy blanca y por esa razón prefería seguir la costumbre familiar de no exponerse al sol, pero era una mujer muy joven y sana. La primera hija de Vlad y Mina, a la que llamaron Buffy, nació sana. Luego tuvieron dos hijos más: Lucy y Spike.

a. Indique los genotipos de Vlad, Mina, el padre de Mina y Buffy.

b. Indique cuáles eran las probabilidades de que Lucy y Spike nacieran con porfiria.

c. ¿Qué leyendas se gestaron alrededor de esta enfermedad en la Europa de finales de la Edad Media? ¿Qué famosa novela se inspiró en estas leyendas?

2. El chamico, también llamado estramonio, es una planta conocida por sus flores en forma de trompeta y por sus efectos psicoactivos. El alelo que determina pétalos violetas en las flores de chamico es dominante sobre el que determina pétalos blancos, y el que determina cápsulas espinosas en las semillas es dominante sobre el que determina cápsulas lisas. Una planta con pétalos blancos y cápsulas espinosas se cruzó con una que tenía pétalos violetas y cápsulas lisas. La generación F_1 estuvo compuesta por 47 plantas con pétalos blancos y cápsulas espinosas, 45 plantas con pétalos blancos y cápsulas lisas, 50 plantas con pétalos violetas y cápsulas espinosas, y 46 plantas con pétalos violetas y cápsulas lisas. Deduzca los genotipos de los padres.

3. La hemofilia es una enfermedad genética con un patrón de herencia ligada al sexo y asociada con un alelo recesivo. En 1840, la reina Victoria de Inglaterra se casó con el príncipe Alberto, ambos no hemofílicos. Tuvieron cinco hijas y cuatro hijos (uno de estos últimos fue hemofílico). Una de las hijas, Alicia, fue madre de Alexandra, que luego contrajo matrimonio con Nicolás II, último Zar de Rusia. En 1904, Alexandra dio a luz a Alexis, el niño con hemofilia más famoso de la historia. Alexis tuvo varias hermanas, entre ellas Anastasia, princesa rusa y, años más tarde, personaje central de una película de dibujos animados.

a. ¿Cuál era la condición de la reina Victoria y su nieta Alexandra respecto de la hemofilia?

b. ¿Y la de Anastasia?

4. En 1943, Charles Chaplin enfrentó un juicio por paternidad en Hollywood. Su abogado recurrió a la genética y presentó las siguientes pruebas: el grupo sanguíneo de la niña era B, el de su madre, Joan Berry, era A y el de Chaplin era O. Por esos años, el estado de California no aceptaba las pruebas de grupo sanguíneo como prueba en un juicio y el juez McComb, en un fallo supuestamente ejemplar, dictaminó que Chaplin era el padre de la niña.

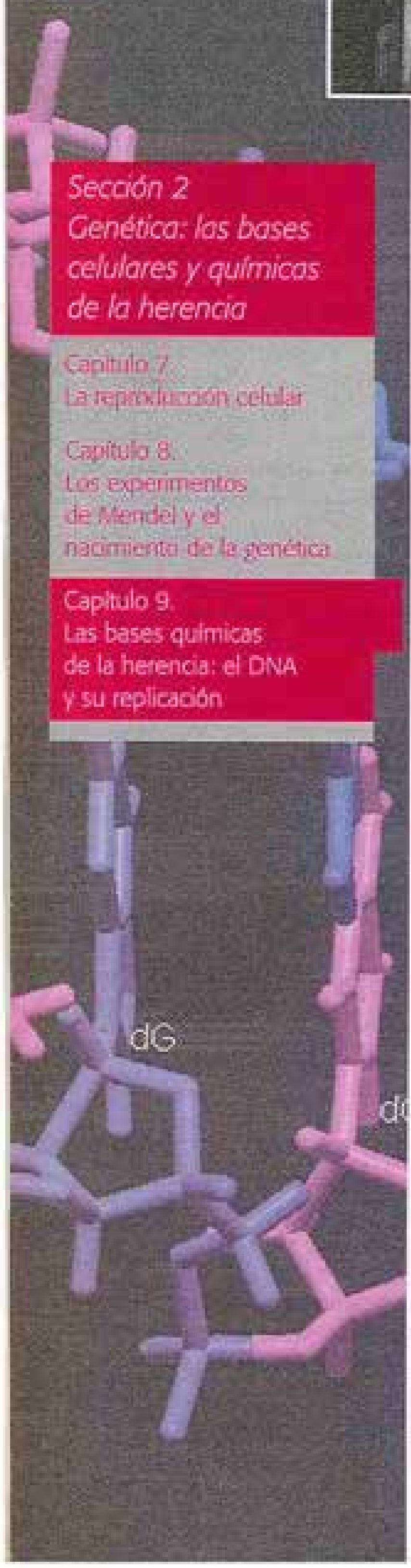
a. ¿Cuál hubiese sido su dictamen en el caso de ser juez en este juicio? ¿En qué pruebas se hubiese basado?

b. La característica analizada, ¿representa alguna excepción a las leyes de Mendel?

5. En una serie de experimentos de cruza se encontró que un grupo de ligamiento compuesto por los genes A, B, C, D y E mostraba las frecuencias de recombinación que aparecen en la tabla de abajo (los valores indican número de recombinaciones por cada cien óvulos fecundados). Usando la unidad de medida estándar de Sturtevant, "mapee" la posición de los genes en el cromosoma.

Gen	A	B	C	D	E
A	-	-	-	-	-
B	8	-	-	-	-
C	12	4	-	-	-
D	4	12	16	-	-
E	1	9	3	3	-

6. En su libro *El monje en el huerto* (2000), Robin Marantz Henig indaga sobre diversos aspectos de la vida y el trabajo de Gregor Mendel. La autora sostiene que probablemente Mendel utilizó el término *elemente* para referirse a los factores subyacentes a la herencia como cosas amorfas o "porciones de melaza" y no como elementos discretos, más cercanos al concepto actual de gen. ¿De qué manera esta idea ubica a Mendel como un producto de su tiempo?



Capítulo 9



Las bases químicas de la herencia: el DNA y su replicación

Cambiando la escala a la que se estudian los fenómenos más característicos de la vida, la biología cambia su lenguaje... Mensaje, información, programa, código, instrucción, decodificación, tales son los nuevos conceptos del conocimiento de la vida.

GEORGES CANGUILHEM

A comienzos de la década de 1940, varios investigadores estaban concentrados en una pregunta: ¿cómo es posible que los cromosomas, esos pequeños "grumos de materia", sean los portadores de la enorme cantidad de tan compleja información genética? Ligados a estas inquietudes, había otros interrogantes: ¿cuál es el compuesto químico que porta la información? ¿De qué manera puede ese compuesto duplicarse y transmitirse a la descendencia?

La química de la herencia

El material genético: ¿DNA o proteínas?

El DNA fue aislado por primera vez en 1869 por el bioquímico suizo Friedrich Miescher (1844-1895), pocos años después de que Darwin publicara *El Origen de las Especies* y Mendel presentara sus resultados a la Sociedad de Historia Natural de Brünn.

La sustancia que Miescher aisló era blanca y azucarada, ligeramente ácida y contenía fósforo. Por encontrarla sólo en el núcleo de las células, la llamó "nucleína", nombre que luego mutó en ácido nucleico y mucho después en ácido desoxirribonucleico (DNA), para distinguirlo del ácido ribonucleico (RNA).

En los años siguientes se avanzó poco en la determinación de la estructura molecular del DNA hasta que, en 1885, el bioquímico alemán Albrecht Kossel (1853-1927) eliminó las proteínas asociadas con los ácidos nucleicos y aisló los distintos tipos de bases nitrogenadas que conforman el DNA. Kossel concluyó que en los ácidos nucleicos también había un azúcar, pero no pudo precisar cuál. Por estos trabajos, Kossel recibió el Premio Nobel en 1910. En las décadas siguientes no hubo un interés particular en el DNA, dado que no se había sugerido ningún papel para él en el metabolismo celular.

Análisis químicos posteriores demostraron que el cromosoma eucarionte contenía DNA y proteínas en cantidades aproximadamente iguales, por lo que ambos podían ser portadores de la información hereditaria, es decir, desempeñar el papel de material genético. Las proteínas, por ser más complejas, eran las candidatas más probables. Las

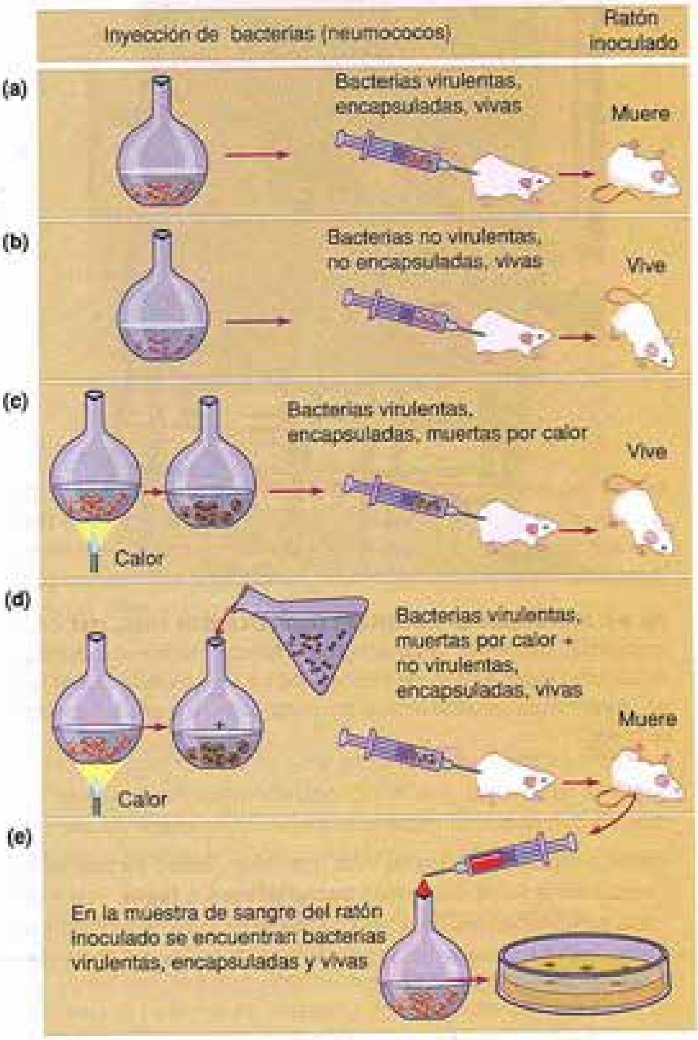


Fig. 9-1. EL EXPERIMENTO DE GRIFFITH. *Griffith inyectó diferentes cepas de bacterias en ratones.* ***(a)*** *Las bacterias encapsuladas (virulentas) vivas causaron la muerte de los ratones.* ***(b)*** *Las no encapsuladas (no virulentas) no produjeron infección en los ratones.* ***(c)*** *Cuando aplicó calor sobre las bacterias encapsuladas, matándolas antes de la inyección, tampoco se produjo infección.* ***(d)*** *Cuando mezcló bacterias encapsuladas muertas por calor (ya no más virulentas) con bacterias vivas no encapsuladas (no virulentas), la mezcla inyectada causó la muerte de los ratones.* ***(e)*** *Las muestras de sangre de los ratones muertos que habían recibido la mezcla anterior contenían neumococos encapsulados vivos.*

proteínas son polímeros de aminoácidos, los cuales existen en 20 tipos diferentes en las células (véase Apéndice 2). Como veremos, el DNA, en cambio, es un polímero formado sólo por cuatro tipos de nucleótidos. Los biólogos teóricos se apresuraron en señalar que los aminoácidos podían disponerse en una variedad de formas distintas y constituir "el lenguaje de la vida", que deletrearía las instrucciones para las numerosas actividades de la célula. Muchos investigadores prominentes creían que los genes mismos eran proteínas. Pensaban que los cromosomas contenían modelos maestros de los que se copiaban todas las proteínas que podría necesitar la célula. Esta hipótesis, si bien era lógica, resultó errónea.

La pista del DNA

La hipótesis alternativa postulaba al DNA como el portador de la información genética. Para rastrear el origen de esta idea, es necesario retroceder hasta la década de 1920 y retomar un importante hilo en la historia de la biología moderna.

Los experimentos con bacterias y el factor transformador

Varias investigaciones fueron fortaleciendo la pista que identificaría al DNA como la molécula portadora de la herencia.

- Los trabajos de Frederick Griffith (1881-1941). En 1928, este microbiólogo inglés intentaba desarrollar vacunas contra *Streptococcus pneumoniae*, el neumococo causante de un tipo de neumonía en humanos. En aquellos días, antes del desarrollo de los antibióticos, la neumonía bacteriana era una enfermedad muy grave. Algunos neumococos están recubiertos de polisacáridos que los ocultan y protegen del sistema inmunitario. Estos neumococos encapsulados, entonces, son virulentos y causan la enfermedad, mientras que los neumococos no encapsulados pueden ser detectados y eliminados por el sistema inmunitario, por lo que no son virulentos. La producción de la cápsula y su constitución están determinadas genéticamente. Griffith usó dos cepas de neumococos virulentos muertos con calor y no virulentos vivos para inyectar ratones con el objeto de observar si éstos adquirían neumonía o no. Los resultados fueron sorprendentes (fig. 9-1). Cuando Griffith mezcló e inyectó bacterias encapsuladas muertas por calor con bacterias no encapsuladas, las antes inocuas bacterias no encapsuladas fueron capaces de causar la muerte de los ratones. "Algo" se había transmitido desde las bacterias muertas a las bacterias vivas, volviéndolas letales. Las bacterias transformadas podían volver letal a su descendencia. Este fenómeno se denominó *transformación* y el "agente" transmitido fue llamado *factor transformador*.
- Los trabajos del médico canadiense Oswald T. Avery (1877-1955) y de Colin M. MacLeod (1909-1972) y Maclyn McCarty de la Universidad de Rockefeller, en Nueva York. En 1943, estos investigadores realizaron experimentos de transformación similares a los de Griffith. Usando enzimas proteasas y desoxirribonucleasas para inactivar en forma selectiva las proteínas y el DNA de los neumococos demostraron que sólo el tratamiento con desoxirribonucleasas impedía la transformación bacteriana. El llamado "factor transformador" era el DNA.

Experimentos posteriores demostraron que varias características genéticas podían transportarse entre cepas bacterianas similares mediante DNA aislado.

La estructura del DNA: un polímero de nucleótidos

En la época del descubrimiento de Avery ya se sabía que el DNA está formado por nucleótidos. En la década de 1920, el bioquímico ruso-estadounidense Phoebus A. Levene (1869-1940) había definido acertadamente la estructura de los nucleótidos. Levene hizo otra deducción: que la unidad estructural del DNA eran cuatro nucleótidos y que ese tetranucleótido se repetía a lo largo de la molécula. Aunque esta deducción era incorrecta, dominó el pensamiento científico sobre la naturaleza del DNA por más de una década.

Cada nucleótido está compuesto de una base nitrogenada, un azúcar de desoxirribosa y un grupo fosfato. Hay dos clases de bases nitro-

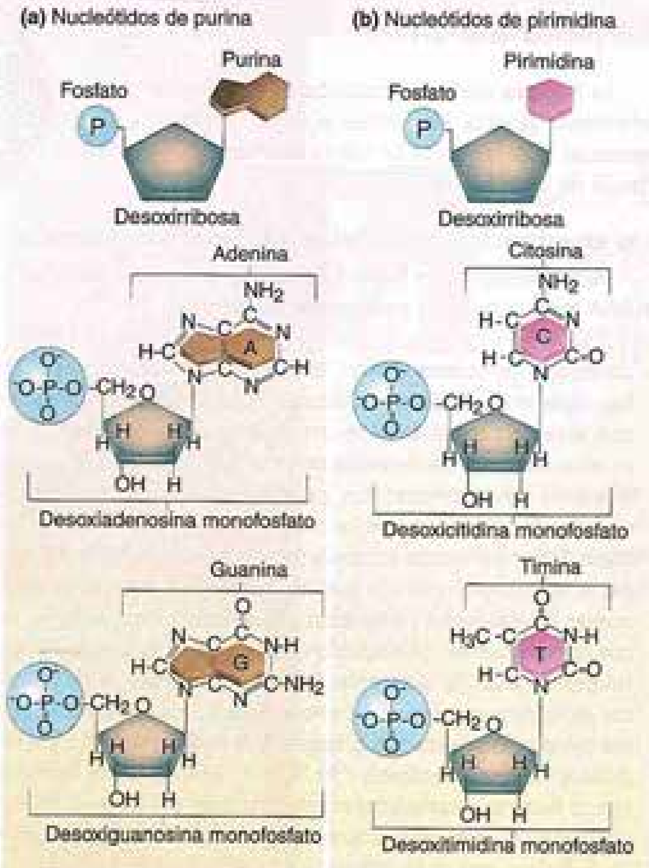


***Fig. 9-2. ESTRUCTURA DE UN NUCLEÓTIDO.** Un nucleótido tiene tres componentes: una de cuatro posibles bases nitrogenadas, un azúcar de cinco carbonos y un grupo fosfato. Los cuatro tipos de nucleótidos que se encuentran en el DNA son los siguientes. **(a)** Nucleótidos de purina: las bases nitrogenadas guanina (G) y adenina (A) son purinas. **(b)** Nucleótidos de pirimidina: las bases nitrogenadas timina (T) y citosina (C) son pirimidinas.*

genadas: las purinas y las pirimidinas. En el DNA hay dos tipos de purinas: la **adenina** (A) y la **guanina** (G), y dos tipos de pirimidinas, la **citosina** (C) y la **timina** (T). Así, el DNA contiene cuatro tipos de nucleótidos que se diferencian sólo en sus bases nitrogenadas (fig. 9-2).

Aunque los resultados de Avery y sus colegas evidenciaron que el DNA era el material genético, su descubrimiento no obtuvo el reconocimiento merecido, en parte porque los experimentos se habían realizado con bacterias, organismos que se consideraban "inferiores" y "diferentes". Además, la molécula de DNA, constituida sólo por cuatro nucleótidos, parecía demasiado sencilla como para transmitir la información genética.

Los experimentos con bacteriófagos: la reivindicación del DNA

En la década de 1940, varios investigadores iniciaron una serie de estudios que confirmarían finalmente la identidad de la molécula portadora de la información genética.

- En 1943, los microbiólogos Max Delbrück (de origen alemán) y Salvador Luria (1912-1991) (de origen italiano) (fig. 9-3) comenzaron a estudiar un grupo de virus que atacan células bacterianas y, adecuadamente, se denominan **bacteriófagos** o **fagos**. Este modelo experimental resultaría tan importante para la investigación genética como el guisante usado por Mendel y la mosca de la fruta elegida por Morgan (véase cap. 8).



***Fig. 9-3. MAX DELBRÜCK Y SALVADOR LURIA EN NUEVA YORK, 1953.** Estos investigadores, miembros del "grupo del fago" en el laboratorio de biología cuantitativa de Cold Spring Harbor, compartieron el Premio Nobel con Alfred D. Hershey en 1969 por sus "descubrimientos vinculados al mecanismo de replicación y a la estructura genética de los virus".*

Los fagos eran fáciles de mantener en el laboratorio y no necesitaban instrumental complejo. Veinticinco minutos después de que un virus infectaba a una bacteria, la célula estallaba y liberaba una centena o más de virus nuevos, todos copias exactas del original. Otra ventaja (que no se descubrió hasta después de comenzada la investigación) fue que los fagos se pueden identificar fácilmente con el microscopio electrónico (fig. 9-4).

El análisis químico de los bacteriófagos reveló que consisten sencillamente en DNA y proteína, los dos candidatos prominentes en la contienda acerca de qué sustancia era la portadora de la información genética.

La simplicidad química del bacteriófago ofreció a los genetistas una oportunidad notable. La información genética viral, que dirige la síntesis de nuevos virus dentro de las células bacterianas, debía estar en las proteínas o bien en el DNA. Si podía determinarse cuál de los dos contenía esta información, entonces se podría confirmar la identidad química de la molécula portadora de la información genética.

- En 1952, los bioquímicos estadounidenses Alfred D. Hershey (1908-1997) y Martha Chase, en Nueva York, llevaron a cabo un conjunto de experimentos simples pero ingeniosos para dilucidar qué sustancia llevaba la información genética (fig. 9-5). En diferentes cultivos, marcaron radiactivamente o el DNA o las proteínas virales de los

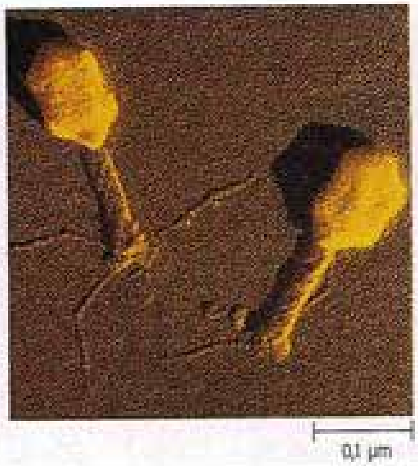


Fig. 9-4. BACTERIÓFAGOS T USADOS POR LOS MIEMBROS DEL GRUPO DEL FAGO. *Cada bacteriófago T está formado por una cabeza que en las microfotografías electrónicas se ve como un hexágono con un ensamble complejo en la cola. Estos bacteriófagos se unen a las células de E. coli por medio de fibras delgadas, que se extienden desde el ensamble de la cola.*

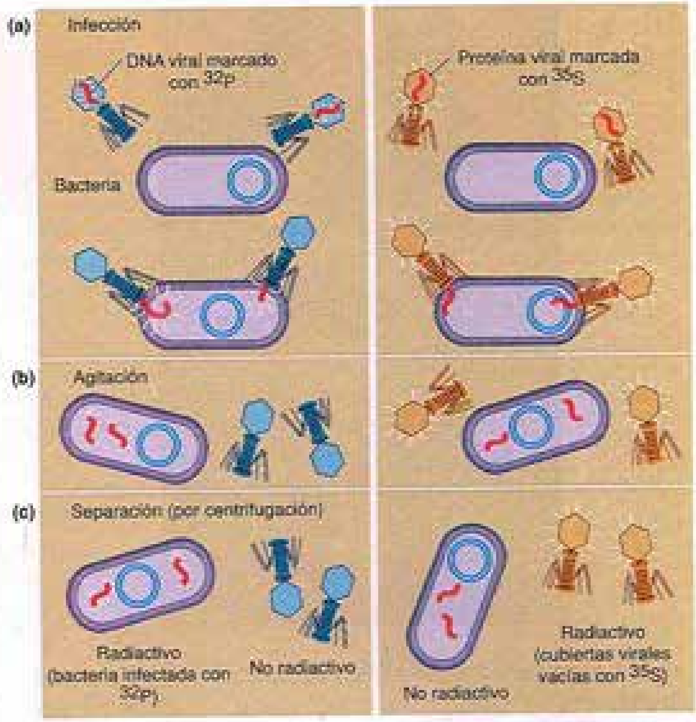


Fig. 9-5. LOS EXPERIMENTOS DE ALFRED HERSHEY Y MARTHA CHASE. *Hershey y Chase prepararon dos muestras separadas de virus e infectaron al hospedador, E. coli, que se encontraba en uno de dos posibles medios de cultivo. Un medio contenía un isótopo radiactivo del fósforo (^{32}P) y el otro contenía un isótopo radiactivo del azufre (^{35}S). Después de un ciclo de multiplicación en las bacterias, todos los virus recién formados contenían uno de los dos isótopos radiactivos según el medio en que habían crecido las bacterias infectadas. Los virus que provenían de bacterias incubadas con ^{32}P contenían DNA radiactivo mientras que los que provenían de bacterias incubadas con ^{35}S contenían proteínas radiactivas. Esto se debió a las diferencias entre las estructuras del DNA y las proteínas: el DNA contiene fósforo, pero no azufre y las proteínas contienen azufre en los aminoácidos cisteína y metionina, pero nunca fósforo. De esta manera los átomos radiactivos ^{32}P y ^{35}S sirvieron para distinguir a los dos tipos de moléculas.* ***(a)*** *Hershey y Chase entonces infectaron dos nuevos cultivos de bacterias con los dos tipos de virus.* ***(b)*** *Después de incubar las células, las agitaron y* ***(c)*** *las centrifugaron para separarlas de cualquier material viral extracelular. Hershey y Chase encontraron que el ^{35}S había permanecido fuera de las células bacterianas, en las cubiertas virales vacías, y que el ^{32}P había entrado en las células y se encontraba en la nueva progenie viral. Concluyeron que el material genético del virus era el DNA y no la proteína.*

bacteriófagos. Cuando los virus infectaron a las bacterias, Hershey y Chase pudieron comprobar que sólo el DNA ingresaba en las células y que las nuevas partículas virales portaban DNA radiactivo. Estos resultados lograron la aceptación de lo que ya era evidente:

el DNA es la molécula portadora de la información genética.

Las microfotografías electrónicas mostraron que el bacteriófago se adhiere a la pared celular bacteriana por medio de las fibras de su cola y que inyecta su DNA en la célula, dejando afuera la cubierta de proteína vacía (fig. 9-6). La proteína es sólo un "envase" para el DNA del bacteriófago que penetra en la célula y lleva el mensaje hereditario completo de la partícula viral, dirigiendo la formación de nuevo DNA y proteínas virales.

Evidencia adicional en favor del DNA

A partir de estos trabajos, otras líneas experimentales dieron peso adicional al argumento en favor del DNA.

- Alfred E. Mirsky (1900-1974), un bioquímico y fisiólogo estadounidense de la Universidad de Rockefeller, demostró que todas las células somáticas de una especie dada contienen cantidades aproximadamente iguales de DNA y que los gametos contienen precisamente la mitad de DNA que las células somáticas. Esto es coherente con el resultado de la meiosis, en la cual el número diploide de cromosomas se reduce al número haploide (véase cap. 7).
- Erwin Chargaff (1905-2002), un bioquímico de origen ucraniano que trabajaba en la Universidad de Columbia, comparó el contenido en purina y pirimidina del DNA de muchas especies diferentes y halló que las proporciones de las cuatro bases nitrogenadas en una misma especie son constantes, pero varían de especie a especie. Estas variaciones en la composición de bases bien podrían proporcionar el "lenguaje" en el cual estarían escritas las instrucciones que controlan la actividad celular. Parte de los resultados de Chargaff se reproducen en el cuadro 9-1.

A esta altura, ya no quedaba duda de que los genes que, como correctamente había supuesto Sutton (véase cap. 8), conforman los cromosomas, están constituidos por DNA.

Cómo está contenida la información en la molécula de DNA

A pesar de todas las evidencias a favor de que el DNA es el material genético, quedaba sin respuesta una pregunta crítica: ¿de qué manera está codificada la información en el DNA? La respuesta a esta pre-

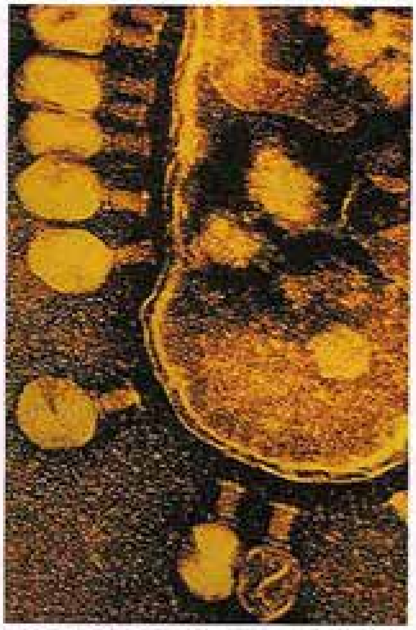


Fig. 9-6. **BACTERIÓFAGOS ATACANDO A UNA CÉLULA DE E. COLI.** *La microfotografía electrónica muestra dos bacteriófagos. Los virus se adhieren a la célula bacteriana por sus fibras caudales; el DNA viral, contenido dentro de la cabeza del virus, es inyectado a través de la cola dentro de la célula. Como se puede observar, las cabezas de algunos de los virus están vacías, lo que indica que el proceso de inyección ya ha ocurrido. Un ciclo completo de infección viral emplea sólo unos 25 minutos. Al final de este periodo, alrededor de 100 partículas virales nuevas son liberadas de la célula.*

gunta estaba en la misma estructura de la molécula de DNA, y sería develada por el biólogo estadounidense James D. Watson y el físico inglés Francis H. C. Crick.

Para desempeñar su función biológica, el material genético debía satisfacer, por lo menos, cuatro requisitos:

1. *Llevar una gran cantidad de información genética de célula madre a célula hija y de generación en generación.*
2. *Producir una copia de sí mismo previo a cada división celular con gran precisión.*
3. *Ser químicamente estable para justificar el hecho de que información idéntica pasa de generación en generación y de que la progenie se parece a sus progenitores.*
4. *Ser capaz de cambiar, o mutar. Los "errores de copia" también debían ser transmitidos fielmente a la siguiente generación. Ésta es una propiedad muy importante dado que, sin la capacidad para replicar los "errores", no habría variación genética a lo largo de la historia de la vida.*

La molécula de DNA tenía el tamaño, la configuración y la complejidad necesarios para satisfacer estos requisitos.

El modelo de Watson y Crick

En los primeros años de la década de 1950, Watson y Crick comenzaron a analizar el problema de la estructura molecular del DNA en el laboratorio Cavendish en Cambridge, Inglaterra. No hicieron experimentos en el sentido habitual, sino que examinaron y contrastaron todos los datos existentes acerca del DNA. Cuando Watson y Crick hacían sus elucubraciones, había cierto acuerdo en que:

Cuadro 9-1. *Composición porcentual del DNA en varias especies*

	Purinas		Pirimidinas	
Fuente	**Adenina (%)**	**Guanina (%)**	**Citosina (%)**	**Timina (%)**
Humano	30,4	19,6	19,9	30,1
Trigo	28,1	21,8	22,7	27,4
E. coli	24,7	26,0	25,7	23,6
Erizo de mar	32,8	17,7	17,3	32,1

- La molécula de DNA era muy grande, larga y delgada, y que estaba compuesta de nucleótidos que contenían las bases nitrogenadas adenina, guanina, timina y citosina.
- Los nucleótidos estaban ensamblados en unidades repetidas de cuatro nucleótidos (este concepto erróneo se arrastraba desde la propuesta de Levene).
- La estructura del DNA podía tener forma de hélice. El químico estadounidense Linus Pauling (1901-1994) había propuesto en 1950 que las proteínas formaban hélices que eran mantenidas por puentes de hidrógeno entre los giros sucesivos. Pauling postulaba una estructura similar para el DNA.

Dos importantes evidencias sostenían estas hipótesis.

- Las fotografías de la molécula de DNA obtenidas aplicando la técnica de difracción de rayos X que reflejaban casi con certeza los giros de una hélice gigante. La física inglesa Rosalind Franklin (1920-1958), trabajando en el laboratorio del también físico neozelandés Maurice Wilkins, había tomado esas fotografías cruciales.

Los datos de Chargaff que indicaban, dentro del error experimental, que la cantidad de adenina (A) es igual que la de timina (T) y que la de guanina (G) es igual que la de citosina (C): [A] = [T] y [G] = [C].

A partir de estos datos, Watson y Crick, en un intento de construir un modelo de DNA que concordara con los datos previamente conocidos y explicara su papel biológico, armaron modelos de las moléculas con alambre y hojalata, para ensayar dónde podía encajar cada pieza en el rompecabezas tridimensional. A pesar de que había muchos investigadores interesados en descubrir los secretos de la estructura del DNA, Watson y Crick lo lograron primero (ensayo 9-1, *¿Quién hubiera podido descubrirlo?* y ensayo 9-2, *Detrás de todo gran descubrimiento... Rosalind Franklin y la estructura del DNA*).

Los dos jóvenes investigadores postularon una estructura de una **doble hélice**, entrelazada y sumamente larga para el DNA, similar a la que se obtendría al retorcer una escalera para formar una hélice, man-

Ensayo 9-1
¿Quién hubiera podido descubrirlo?

"Se plantea el interrogante ¿qué hubiera ocurrido si Watson y yo no hubiésemos descubierto la estructura del DNA? Me dicen que esta historia 'contingente' no tiene buena reputación entre los historiadores, aunque si un historiador no puede dar respuestas plausibles a estos interrogantes, no veo cuál es el objeto de un análisis histórico. Si a Watson lo hubiese matado una pelota de tenis, estoy razonablemente seguro de que yo solo no hubiese resuelto la estructura, pero ¿quién hubiera podido? Olby recientemente se planteó esta cuestión. Watson y yo siempre pensamos que Linus Pauling habría reconsiderado la estructura si hubiese podido ver los datos de rayos X del King's College, pero hace poco dijo que aunque a él inmediatamente le gustó nuestra estructura, demoró un poco en decidir finalmente que la suya era errónea. Sin nuestro modelo, jamás lo hubiera hecho. Rosalind Franklin estaba tan sólo a dos pasos de la solución. Necesitaba saber que las dos cadenas deben tener direcciones opuestas y que las bases, en sus formas tautoméricas correctas, estaban apareadas. No obstante, estaba a punto de abandonar el King's College y el DNA para trabajar en el virus mosaico del tabaco (TMV) con Bernal. Maurice Wilkins nos había anunciado, justo antes de enterarse de nuestra estructura, que iba a dedicarse a trabajar a tiempo completo en el problema. Nuestra persistente propaganda en favor de la construcción de modelos también tuvo su efecto (antes les habíamos prestado nuestras plantillas para construir modelos, pero ellos no las habían usado) y él se propuso hacer la prueba. Yo dudo que el descubrimiento de la estructura pudiese haber demorado más de dos o tres años.

Sin embargo, hay un argumento más general, propuesto recientemente por Gunther Stent y apoyado por un pensador tan refinado como [Peter] Medawar. Dice que si Watson y yo no hubiésemos descubierto la estructura, en vez de revelarse de una sola vez, completa, habría surgido poco a poco y su impacto hubiese sido mucho menor. Por este tipo de razonamiento, Stent ha sostenido que un descubrimiento científico se parece más a una obra de arte de lo que se suele admitir. El estilo, argumenta, es tan importante como el contenido.

No estoy completamente convencido de su argumento, por lo menos en este caso. En lugar de creer que Watson y Crick hicieron la estructura del DNA, yo más bien pondría el acento en que fue la estructura la que hizo a Watson y Crick. Después de todo, yo era casi totalmente desconocido en esa época y a Watson se lo consideraba en la mayoría de los círculos como demasiado brillante para ser realmente bueno. Pero me parece que lo que se pasa por alto en esos argumentos es la belleza intrínseca de la doble hélice de DNA. Es la molécula la que tiene estilo, tanto como los científicos. El código genético no se reveló todo de una vez, pero no dejó de impactar cuando se terminaron de acomodar las piezas. Dudo que lo importante haya sido que fuese Colón quien descubrió América; mucho más importante fue el contar con la gente y el dinero necesarios para explotar el descubrimiento, una vez que se produjo. Creo que éste es el aspecto de la historia de la estructura del DNA que exige atención, más que los elementos personales en el acto del descubrimiento, por interesantes que puedan ser como tema de lección (mala o buena) para otros investigadores."

Francis Crick. La doble hélice: una visión personal. *Nature* 1974; 248:766-9.



Watson (a la izquierda) y Crick en 1953, con uno de sus modelos del DNA. "El DNA, saben, es el oro de Midas", dijo Maurice Wilkins, con quien compartieron el Premio Nobel, "todo el que lo toca enloquece".

teniendo los peldaños perpendiculares. En la figura 9-7 se puede observar el modelo postulado por Watson y Crick (fig. 9-7).

A medida que trabajaban con el modelo, comenzaron a advertir varios hechos interesantes.

Primero, los nucleótidos situados en cualquiera de las cadenas de la doble hélice podían acoplarse en cualquier orden o secuencia. Pese a que existen sólo cuatro nucleótidos, dado que una molécula de DNA puede tener miles de nucleótidos de largo, la variedad de secuencias diferentes posibles es enorme y la variedad, como se recordará, es uno de los requisitos primarios del material genético. En la figura 9-8 a se puede observar en detalle la estructura de una porción de una molécula de DNA (fig. 9-8).

También notaron que las cadenas tienen dirección: cada grupo fosfato está unido a un azúcar en la posición 5' –el quinto carbono en el anillo de azúcar– y al otro azúcar en la posición 3' –el tercer carbono en el anillo de azúcar–, de manera que la cadena tiene un extremo 5' y un extremo 3'.

Sin embargo, el descubrimiento más excitante ocurrió cuando comenzaron a construir la *cadena complementaria*. Encontraron otra restricción interesante e importante. No sólo las purinas no podían aparearse con purinas ni las pirimidinas con pirimidinas sino que, a causa de las estructuras de los dos tipos de bases, la adenina sólo podía aparearse con la timina, con lo que se formaban dos puentes de hidróge-

ENSAYO 9-2

Detrás de todo gran descubrimiento... Rosalind Franklin y la estructura del DNA

En su relato autobiográfico "La doble hélice", refiriéndose a Rosalind Franklin, James Watson dice: "...bastaba con fijarse en ella para saber que no se doblegaría con facilidad. Se abstenía deliberadamente de realzar sus cualidades femeninas. Aunque sus rasgos eran angulosos, no carecía de atractivo, y si hubiera prestado un poco más de interés a su modo de vestir habría resultado deslumbrante. Pero no lo hacía." Sin embargo, en otros capítulos de su libro y particularmente en el epílogo, Watson deja de lado este tipo de comentarios frívolos y rescata a R. Franklin en su dimensión científica al expresar que "comprendió con varios años de retraso las luchas que debe enfrentar una mujer inteligente para ser aceptada en un mundo científico que, a menudo, considera a las mujeres como meras distracciones del trabajo reflexivo serio". Eran tiempos en los que para una mujer, una carrera científica era algo casi vedado. Pero aun así, Rosalind Elsie Franklin (1920-1958) obtuvo su doctorado en química física en la Universidad de Cambridge en 1945, pese a la oposición de su padre, que imaginaba una hija dedicada al trabajo social. Luego de perfeccionarse en la técnica de difracción de rayos X en París, regresó a Cambridge y se incorporó al laboratorio de John Randall del King's College. Allí trabajaba Maurice Wilkins, quien investigaba la estructura del DNA y no quería competidores en ese tema, mucho menos si se trataba de una mujer... "Casi desde el mismo momento en que llegó al laboratorio de Maurice, empezaron a contrariarse mutuamente", dice Watson. Wilkins pretendía que Rosy, como la llamaban, fuese sólo su ayudante. Rosalind, por su parte, estaba convencida de que el DNA era problema suyo y no se consideraba ayudante de Wilkins. Debido a su condición de género, no era fácil para R. Franklin enfrentar formalmente a sus colegas masculinos en las discusiones académicas, si bien, según Watson, tenía "modalidades beligerantes". Menos aún podía R. Franklin –o cualquier otra mujer– discutir informalmente: en la universidad, las salas de café eran sólo para hombres, al igual que los *pubs*, a los que los científicos iban después del trabajo.

Sin embargo, ella estaba decidida a encontrar el secreto del DNA, y comenzó a sacar fotografías mediante la técnica de difracción de rayos X, ya que estaba convencida de que la única forma de establecer la estructura del DNA era mediante métodos cristalográficos. En esa época sólo se conocía la forma deshidratada de la molécula, y Watson y Crick comenzaron a imaginar modelos moleculares a escala del DNA: el primer modelo que lograron construir era una triple hélice, pero resultó difícil de compatibilizar con los datos conocidos.

Mientras tanto, en 1952, Rosalind consiguió las primeras fotografías del DNA hidratado, que mostraban una estructura completamente diferente de la hipótesis que se planteaba hasta ese momento. Una de esas fotografías, la número 51, llegó a manos de Watson y Crick. No fue ella quien se las dio, sino Wilkins, sin su conocimiento ni consentimiento. Esta fotografía es la que habría dado una clave muy importante para arribar al modelo de doble hélice. Al poco tiempo, en 1953, publicaron en la revista *Nature* el famoso trabajo que describe la estructura del DNA como una doble hélice con dos cadenas antiparalelas unidas por puentes de hidrógeno entre los nucleótidos (representados por las letras A, T, G y C) y con los grupos fosfato y azúcares hacia el lado de afuera de las cadenas. Los autores eran Watson, Crick y Wilkins, pero la autora de la famosa foto no figuraba en los carteles. En el mismo número de la revista apareció un artículo de Rosalind Franklin, que daba evidencia adicional a los datos de la estructura del DNA, pero éste no es "el" trabajo que todos recuerdan.

Al poco tiempo, Rosalind continuó trabajando sobre virus, pero no llegó a ver el fruto de su labor: murió de cáncer en 1958, a los 37 años. Cuatro años más tarde, Watson, Crick y Wilkins recibían el Premio Nobel por dilucidar la estructura de la molécula portadora de la información genética.



Rosalind Franklin, fotografiada mientras tomaba vacaciones en Francia en 1950 o 1951.

no, y la guanina sólo con la citosina y se formaban tres puentes de hidrógeno. Las bases apareadas eran complementarias. Si analizamos de nuevo el cuadro 9-1, notaremos cómo estos requisitos químicos explican muy bien los datos de Chargaff.

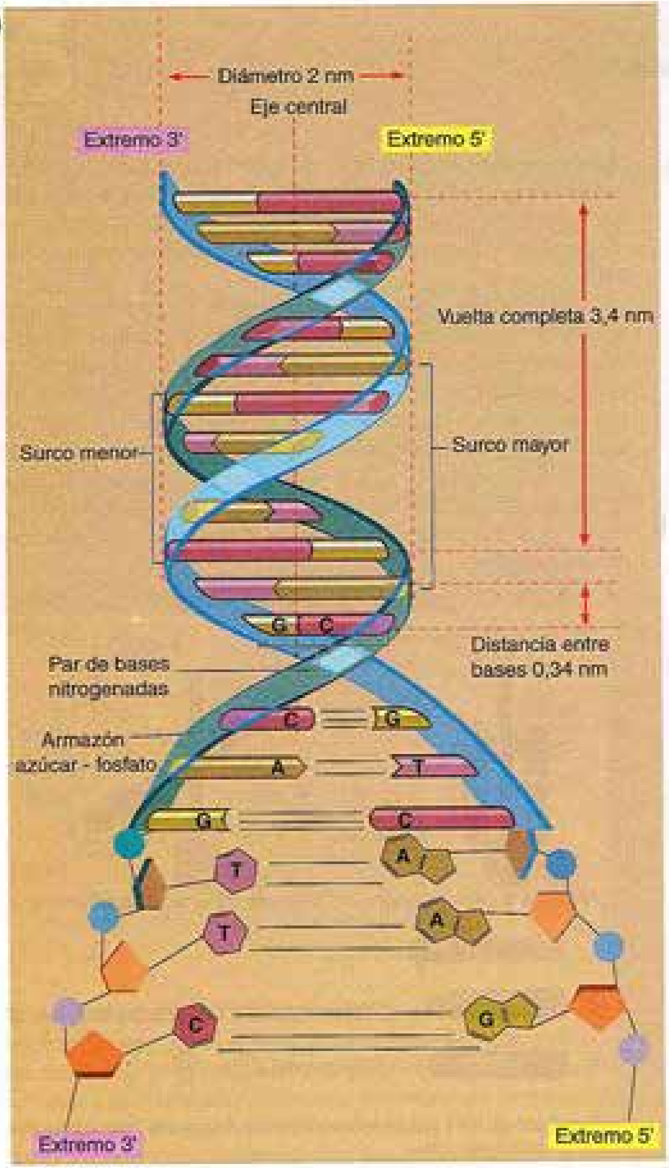
El modelo de Watson y Crick explicaba también la gran estabilidad observada, y requerida, para una molécula con las funciones del DNA.

La estructura de la hélice se mantiene estable debido a:

- Los puentes de hidrógeno entre las bases nitrogenadas de nucleótidos enfrentados.
- La interacción con moléculas de agua en los surcos de la molécula de DNA y la presencia de iones metálicos asociados con los fosfatos del armazón azúcar-fosfato.
- La atracción hidrófoba entre las bases de nucleótidos de una misma cadena, conocida como *interacción por apilamiento*.

Como puede observarse en la figura 9-8b las dos cadenas corren en direcciones opuestas, por lo que se dice que las cadenas son *antiparalelas*. Aunque los nucleótidos dispuestos a lo largo de una cadena de la doble hélice pueden presentarse en cualquier orden, su secuencia necesariamente determina el orden de los nucleótidos en la otra cadena, debido a la complementariedad de bases (G con C y A con T).

(a)



(b)

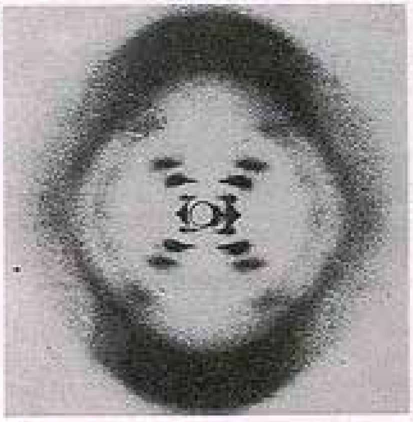




Fig. 9-7. LA DOBLE HÉLICE DEL DNA. (a) *El armazón de la hélice está compuesto por las unidades azúcar-fosfato de los nucleótidos. Los peldaños están formados por bases nitrogenadas, las purinas adenina y guanina –con una estructura de anillo doble– y las pirimidinas timina y citosina más pequeñas, con su estructura de anillo simple. Cada peldaño está formado por dos bases, una purina enfrentada a una pirimidina. Dos purinas combinadas tendrían más de 2 nanómetros y dos pirimidinas no alcanzarían para cubrir esta distancia. Pero una purina apareada en cada peldaño con una pirimidina mantienen un diámetro constante de 2 nanómetros en toda la longitud de la molécula.* **(b)** *Fotografía de difracción de rayos X del DNA, tomada por Rosalind Franklin, que resultó decisiva para la dilucidación de la estructura del DNA. Las reflexiones que se cruzan en el medio indican que la molécula es una hélice. Las regiones muy oscuras en las partes superior e inferior se deben a las bases, estrechamente apiladas, perpendiculares al eje de la hélice. El conocimiento de las distancias entre los átomos, determinadas con fotografías de difracción de rayos X como ésta, fue crucial para establecer la estructura de la molécula de DNA.*

La estructura de la molécula de DNA propuesta por Watson y Crick resultó ser la correcta.

En 1962, Watson, Crick y Wilkins recibieron el Premio Nobel "por sus descubrimientos concernientes a la estructura molecular de los ácidos nucleicos y su importancia en la transferencia de información en la materia viva".

El mecanismo de replicación del DNA

Una propiedad esencial del material genético es su capacidad para hacer copias exactas de sí mismo. ¿Satisfacía el modelo de Watson y Crick este requisito? En su trabajo publicado en la revista *Nature*, en 1953, Watson y Crick escribieron: "No escapa a nuestra atención que el apareamiento específico que hemos postulado sugiere inmediatamente un posible mecanismo de copiado para el material genético". Implícito en la estructura doble y complementaria de la hélice de DNA está el mecanismo por el cual puede replicarse.

Watson y Crick propusieron un mecanismo de **replicación semiconservativa** según el cual, en el momento de la replicación cromosómica, la molécula de DNA se abre por el medio y las bases apareadas se separan al nivel de los puentes de hidrógeno. A medida que se separan, las dos cadenas actúan como *moldes* o guías, cada una dirigiendo la síntesis de una nueva cadena complementaria a lo largo de toda su extensión, utilizando las materias primas de la célula (fig. 9-9). Como vimos, la complementariedad de las bases sólo permite dos tipos de apareamiento: timina con adenina y guanina con citosina. De esta manera, cada cadena forma una copia de su cadena complementaria original y se producen dos réplicas exactas de la molécula. Este modelo brindó una respuesta a la pregunta acerca de cómo la información hereditaria se duplica y pasa de generación en generación.

El mecanismo de replicación del DNA se denomina replicación semiconservativa porque cada molécula hija conserva una cadena vieja de la generación progenitora y sirve de molde para la síntesis de una cadena nueva (ensayo 9-3, *Una confirmación de la replicación semiconservativa*).

Ensayo 9-3

Una confirmación de la replicación semiconservativa

El modelo de Watson y Crick de replicación del DNA no era el único mecanismo propuesto.

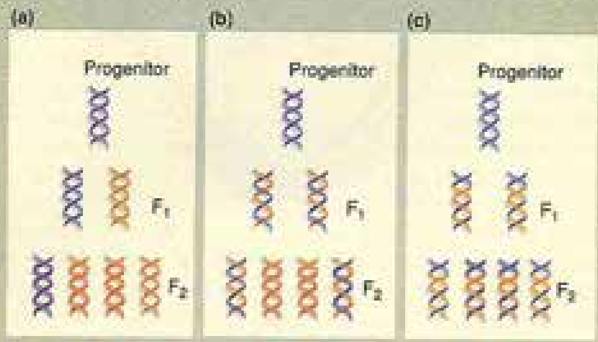


Fig. 1. *Los tres modelos hipotéticos de replicación del DNA. En este diagrama, las cadenas originales se muestran en violeta y las cadenas recién replicadas se muestran en naranja.* ***(a)*** *Replicación conservativa. Cada una de las dos cadenas del DNA progenitor se replican, sin separación de las cadenas. En la primera generación, una molécula hija es todo DNA viejo y la otra es todo DNA nuevo. La segunda generación contiene una doble hélice compuesta por las dos cadenas viejas y tres dobles hélices compuestas por cadenas completamente nuevas.* ***(b)*** *Replicación semiconservativa. Las dobles hélices progenitoras se abren y cada una de las dos cadenas sirve como un molde para una cadena nueva. En la primera generación, cada doble hélice hija tiene una cadena vieja y una nueva. La segunda generación está formada por dos moléculas de DNA híbridas (una cadena vieja y una nueva) y dos moléculas de DNA constituidas completamente por cadenas nuevas.* ***(c)*** *Replicación dispersiva. Durante la replicación, las cadenas progenitoras se rompen a intervalos y los segmentos replicados se combinan en cadenas con segmentos de las cadenas progenitoras. Todas las dobles hélices hijas son en parte viejas y en parte nuevas. De los tres modelos, Watson y Crick habían predicho que el correcto era el (b).*

Los científicos estadounidenses Matthew Meselson y Franklin W. Stahl desarrollaron un refinado experimento para decidir entre los tres modelos posibles. Al diseñarlo, utilizaron un isótopo pesado del nitrógeno (^{15}N) y un método muy sensible para separar macromoléculas según su densidad.

El método, que había sido ideado por Meselson cuando era un estudiante graduado, consiste primero en colocar una solución de cloruro de cesio (CsCl) en un tubo y luego ultracentrifugarla. Las moléculas pequeñas y densas de CsCl forman un gradiente de densidad menos concentrado hacia la boca del tubo y más concentrado hacia el fondo (figura 2). Cuando las moléculas de DNA se centrifugan en esta solución, forman una banda en el punto del gradiente en el que el DNA y el CsCl tienen densidades iguales.

Para el experimento se cultivaron células de *E. coli* durante varias generaciones en un medio cuya única fuente de nitrógeno contenía ^{15}N, por lo que el DNA de esas bacterias finalmente contenía una gran proporción de nitrógeno que consideraremos "pesado." Aunque la densidad de este DNA era sólo alrededor del 1% mayor que la del DNA normal, formó una banda separada cuando se centrifugó en el gradiente de CsCl. Luego, los científicos colocaron una muestra de células que contenían DNA con nitrógeno pesado en un medio que contenía nitrógeno que consideraremos "liviano," ^{14}N. Las células quedaron en este medio sólo lo suficiente como para que el DNA se replicase una vez (según se determinó por la duplicación del número de células) y luego se centrifugó una muestra del DNA de estas células. A posteriori se hizo crecer una segunda muestra de células en el medio con ^{14}N durante dos generaciones. Su DNA también se centrifugó.

Como cabía esperar, cada nueva muestra de DNA contenía más DNA liviano que el anterior, ya que el DNA recién formado tenía que incorporar el ^{14}N disponible. Además, y esto fue de importancia crucial, la densidad del DNA de la primera generación era exactamente intermedia entre la densidad del DNA progenitor pesado y la del DNA liviano común, como resultaría si cada molécula contuviese una cadena vieja (pesada) y una cadena nueva (liviana). En la segunda generación, la mitad del DNA era semipesado y el resto era liviano, lo cual nuevamente confirmaba la hipótesis de Watson y Crick de replicación semiconservativa.

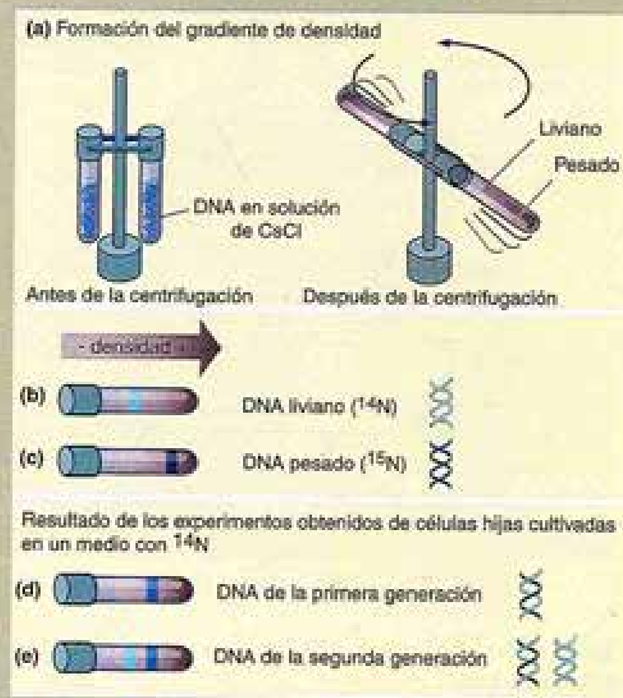


Fig. 2. ***(a)*** *Si se disuelve una muestra de DNA en CsCl y se centrifuga, se forma un gradiente de CsCl en el que el DNA se distribuye de acuerdo con su densidad, formando bandas visibles que, según su posición, denotan si contienen nitrógeno pesado (más denso en el fondo del tubo) o liviano (menos denso cerca de la boca del tubo.* ***(b)*** *Una muestra de DNA liviano, obtenida de bacterias cultivadas en un medio con ^{14}N, forma una banda única en el gradiente cerca de la boca del tubo.* ***(c)*** *Una muestra de DNA pesado, obtenida de bacterias cultivadas en un medio con ^{15}N, forma una banda única en el gradiente cerca del fondo del tubo.* ***(d)*** *Primera generación de células hijas cultivadas en un medio con ^{14}N. El DNA forma una banda intermedia entre las bandas de DNA pesado y DNA liviano debido a que todas las moléculas de DNA contenían una cadena pesada y una liviana.* ***(e)*** *Segunda generación de células hijas cultivadas en un medio con ^{14}N. El DNA forma dos bandas en el gradiente de densidad: una en la posición intermedia (DNA con una cadena pesada y una liviana) y una en la posición del DNA liviano (todo el DNA tiene ^{14}N; por lo tanto, es liviano).*

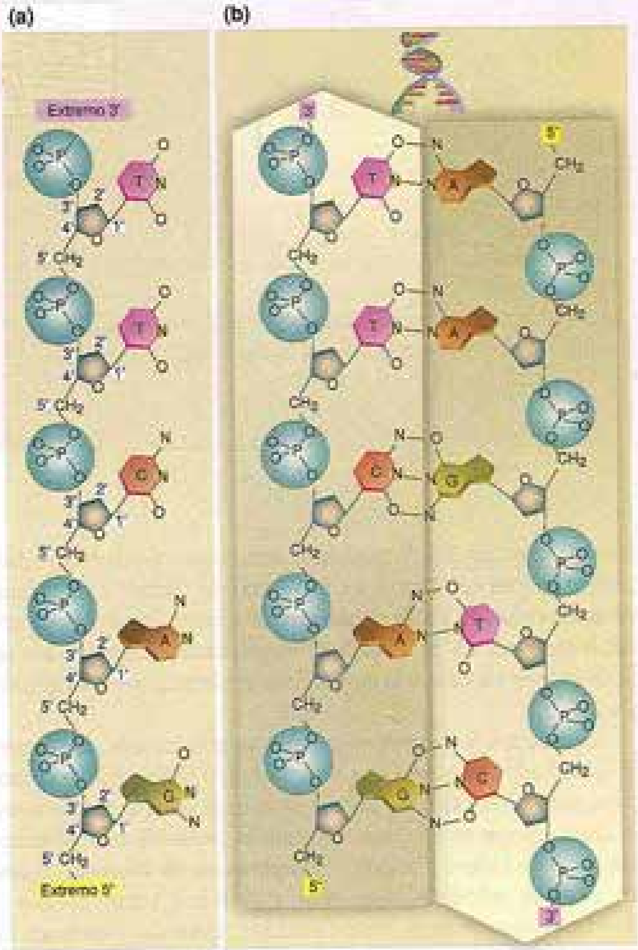


Fig. 9-8. MODELO DE LA ESTRUCTURA MOLECULAR DEL DNA. ***(a)*** *La estructura de una porción de una de las dos cadenas de una molécula de DNA. Cada nucleótido consiste en un azúcar desoxirribosa, un grupo fosfato y una base púrica o pirimídica. Nótese la secuencia repetida azúcar–fosfato–azúcar–fosfato que forma el esqueleto de la molécula. Cada grupo fosfato está unido al carbono 5' de una subunidad de azúcar y al carbono 3' de la subunidad de azúcar del nucleótido contiguo. Así, la cadena de DNA tiene un extremo 5' y un extremo 3' determinados por estos carbonos 5' y 3'. La secuencia de bases varía de una molécula de DNA a otra. Aquí, el orden de los nucleótidos –que por convención se escribe en las direcciones 5' a 3'– es TTCAG.* ***(b)*** *La estructura de doble cadena de la misma porción de una molécula de DNA. Las cadenas se mantienen unidas por puentes de hidrógeno (representados aquí por guiones) entre las bases. Nótese que la adenina y la timina pueden formar dos puentes de hidrógeno mientras que la guanina y la citosina pueden formar tres. Por esta razón, la adenina puede aparearse sólo con la timina y la guanina sólo con la citosina y el orden de las bases en una cadena -TTCAG- determina el orden de las bases en la otra cadena -AAGTC-. Las cadenas son antiparalelas, es decir, la dirección desde el extremo 5' a 3' de una es opuesta a la de la otra.*

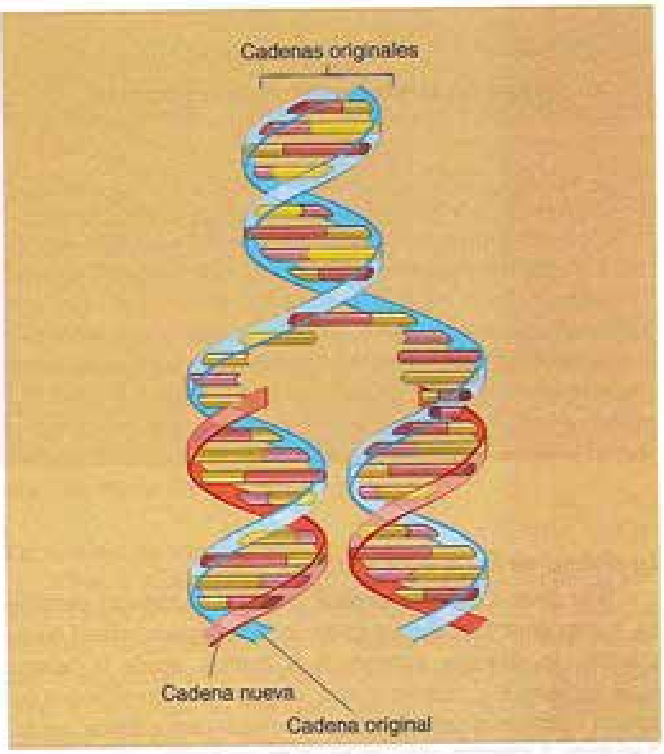


Fig. 9-9. MECANISMO DE REPLICACIÓN DE LA MOLÉCULA DE DNA. *El modelo propuesto por Watson y Crick sugiere que las cadenas se separan al romperse los puentes de hidrógeno que mantienen unidas las bases. Cada una de las cadenas originales sirve luego como molde para la formación de una cadena complementaria nueva. Investigaciones posteriores han conducido a la modificación de algunos detalles de este proceso, como veremos en breve, pero el principio subyacente no ha cambiado.*

El mecanismo general de la replicación del DNA

La replicación del DNA es un proceso que ocurre sólo una vez en cada generación celular. En la mayoría de las células eucariontes, este proceso ocurre durante la fase S del ciclo celular (véase cap. 7, fig. 7-3) y conduce a la mitosis pero, durante la formación de gametos, como los espermatocitos y los oocitos primarios en humanos, conduce a la meiosis. Los mecanismos de replicación se describieron originalmente en bacterias, en especial *Escherichia coli*, y posteriormente se estudiaron en levaduras y células eucariontes en cultivo. Nos centraremos en el mecanismo que ocurre en esas bacterias; en eucariontes, el mecanismo difiere en algunos aspectos que analizaremos brevemente.

La iniciación

La iniciación de la replicación del DNA, tanto en procariontes como en eucariontes, comienza en una secuencia específica de nucleótidos llamada **origen de la replicación**. Requiere de proteínas iniciadoras y diferentes enzimas que ayudan a separar las dos cadenas complementarias de manera que cada una sirve de molde para la adición de nucleótidos.

Para que ocurra la síntesis de una nueva cadena complementaria de DNA es necesaria, no sólo la presencia de la cadena vieja que sirva de molde, sino una secuencia de inicio para la nueva cadena que permita que otra enzima, una DNA polimerasa, prolongue la cadena. Esta secuencia de inicio, conocida como *cebador* o *"primer"*, está formada por nucleótidos de RNA (véase Apéndice 2). En la cadena simple del DNA abierto, la síntesis del cebador de RNA es catalizada por la enzima *RNA primasa*. Sin el cebador, la DNA polimerasa no puede actuar.

Recuadro 9-1

Enzimas y otras proteínas de la replicación

- Las *helicasas* rompen los puentes de hidrógeno que unen las bases complementarias y abren la hélice en el origen de la replicación. A medida que las cadenas de la hélice se separan, las porciones contiguas de la doble hélice tienden a enrollarse más y más, es decir, a superenrollarse.
- Las *topoisomerasas* rompen y reconectan las cadenas de la hélice, permitiendo que giren y se alivie la tensión causada por la apertura de la hélice durante la duplicación.
- Las *proteínas de unión a la cadena simple* se unen a cada cadena de la doble hélice una vez separadas, evitando que se retuerzan.
- La *RNA primasa* sintetiza el cebador de RNA.
- La *DNA polimerasa III* sintetiza las nuevas cadenas complementarias de DNA.
- La *DNA polimerasa I* coloca nucleótidos de DNA donde había nucleótidos de RNA luego de que el cebador es degradado.
- La *DNA ligasa* une todos los fragmentos.

La síntesis de las nuevas cadenas

Si se observa el DNA en replicación con el microscopio electrónico, la zona de síntesis aparece como un "ojo", llamado burbuja de replicación. En cualquier extremo de la burbuja, donde la helicasa (recuadro 9-1, *Enzimas y otras proteínas de la replicación*) comienza a separar las cadenas viejas, la molécula parece formar una estructura en Y conocida como *horquilla de replicación* (fig. 9-10). Dentro de esta horquilla, una enzima, la *DNA polimerasa III*, sintetiza las nuevas cadenas complementarias de DNA.

La DNA polimerasa III añade nucleótidos, uno por uno, a las cadenas en crecimiento. Además, verifica que cada nucleótido haya sido colocado en el lugar correcto.

La replicación avanza en forma *bidireccional*, es decir, la síntesis y las dos horquillas de replicación se producen en direcciones opuestas desde un único origen.

En los procariontes hay un único cromosoma circular con un único origen de replicación localizado dentro de una secuencia específica de nucleótidos de aproximadamente 300 pares de bases. Como resultado de la replicación, se forman dos moléculas de DNA circulares (fig. 9-11). En los eucariontes, en cambio, hay muchas moléculas de DNA lineales, cada una con varios orígenes de replicación. La replicación ocurre a medida que cada burbuja se expande bidireccionalmente hasta que alcanza a una burbuja adyacente (fig. 9-12). Cuando estas burbujas se fusionan, todo el cromosoma ha quedado replicado.

En suma, tanto en procariontes como en eucariontes, la replicación tiene tres propiedades importantes:

- Es semiconservativa.
- Comienza en uno o varios sitios específicos.
- Es bidireccional.

El enigma de la síntesis en una sola dirección

Cuando se analizaron las primeras DNA polimerasas, se comprobó que las nuevas cadenas de DNA se sintetizaban solamente en la dirección 5' a 3' (los nucleótidos eran añadidos sólo al extremo 3' de la cadena). Dada la estructura antiparalela de la doble hélice de DNA (fig. 9-8b), la replicación de las dos nuevas cadenas de DNA sobre los dos brazos de la horquilla de replicación parecía requerir la síntesis en los dos sentidos. Durante varios años, los investigadores trataron infructuosamente de identificar otra DNA polimerasa que pudiera funcionar en la dirección 3' a 5', pero no la encontraron. Finalmente, el bioquímico japonés Reiji Okazaki resolvió el enigma. Okazaki encontró que, aunque la cadena 5' a 3' se sintetiza continuamente como una sola unidad, la cadena 3' a 5' se sintetiza de manera discontinua, como una serie de fragmentos, cada uno de los cuales es sintetizado en la dirección 5' a 3'.

La cadena que crece de manera continua se conoce como *cadena adelantada* y la cadena que se sintetiza por fragmentos se conoce como *cadena retrasada*. La síntesis de la cadena adelantada requiere un único cebador en un único sitio, pero la síntesis de los fragmentos que forman la cadena rezagada, los **fragmentos de Okazaki**, requieren múltiples cebadores, dispuestos a intervalos. Luego de que la DNA polimerasa III alarga estos cebadores, todos los fragmentos de RNA de la hebra rezagada son degradados y reemplazados por DNA (fig. 9-13).

La *DNA polimerasa I* coloca nucleótidos de DNA donde había nucleótidos de RNA, luego de que el cebador es degradado y otra enzima específica, la *DNA ligasa*, une todos los fragmentos.

Telómeros y telomerasas

Los cromosomas lineales de las células eucariontes contienen en sus extremos una secuencia fija y repetida de nucleótidos denominada **telómero**. En los seres humanos, esta secuencia es el hexámero TTAGGG y se repite alrededor de 2.500 veces. Las repeticiones mantienen la estabilidad de los extremos de los cromosomas, pero en el momento de la replicación del DNA surge un problema en esa zona, ya que en los extremos del cromosoma, el cebador no puede ser sustituido por DNA como ocurre en cualquier otra porción del cromosoma. Esto se debe a que, justamente por tratarse del extremo, no puede haber un cebador que le permita a la DNA polimerasa iniciar la síntesis de esa secuencia. Por esta razón, en cada ciclo de replicación los extremos de los cromosomas se acortan. Los organismos procariontes no enfrentan esta complicación, ya que su cromosoma es circular.

Muchas células de mamíferos tampoco enfrentan esta complicación porque se dividen muy pocas veces en un organismo adulto. Sin embargo, en algunos tipos celulares que se multiplican muy activamente, como las células de la médula ósea y las células germinales, el acortamiento de los extremos de los cromosomas podría representar un problema serio para su viabilidad, ya que podría llevar a la pérdida de

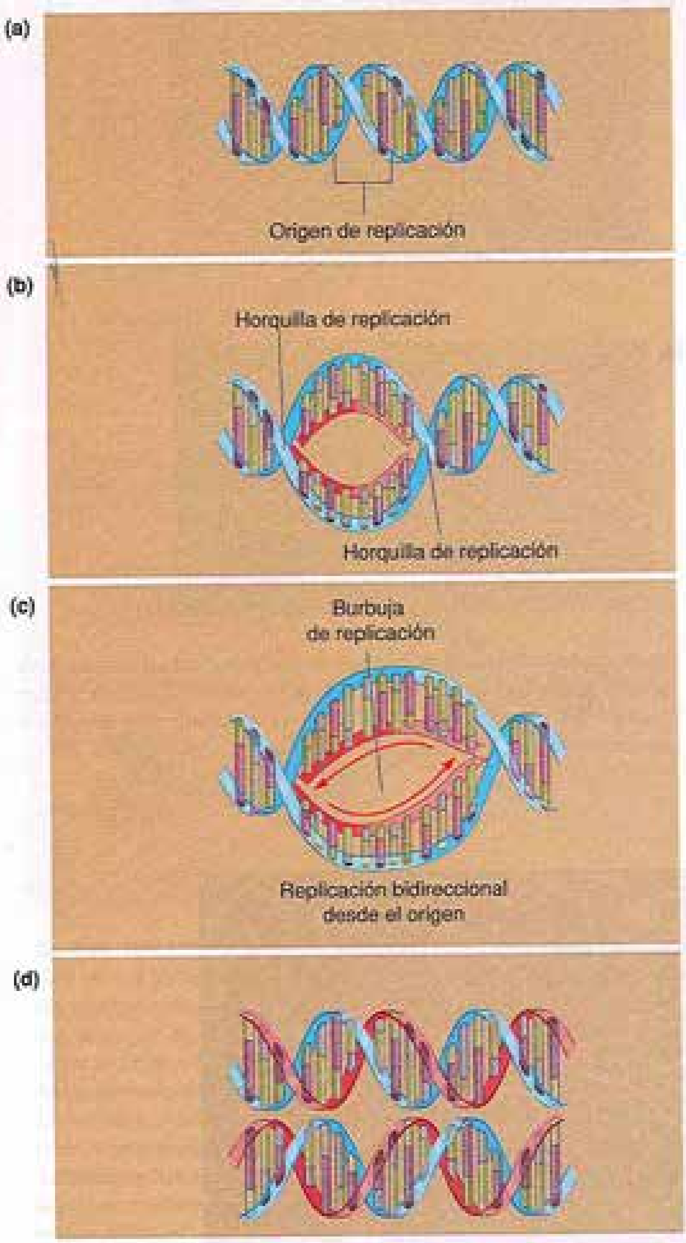


Fig. 9-10. UN PANORAMA DE LA REPLICACIÓN DEL DNA. ***(a)*** *Las dos cadenas de la molécula de DNA se separan en el origen de replicación, como resultado de la acción de proteínas iniciadoras y enzimas helicasas.* ***(b)*** *y* ***(c)*** *Las dos horquillas de replicación que se forman en el origen se separan, avanzando en direcciones opuestas. A medida que se produce la replicación, se va formando una burbuja de replicación que se extiende en forma bidireccional.* ***(d)*** *Cuando la síntesis de las nuevas cadenas de DNA se completa, las dos cadenas de la doble hélice se separan en dos nuevas dobles hélices, cada una formada por una cadena vieja y una cadena nueva. El DNA se ha replicado en forma semiconservativa.*

genes esenciales ubicados cerca de los telómeros. Hay una enzima, la *telomerasa*, que impide la pérdida de nucleótidos de los extremos de los cromosomas en las sucesivas divisiones celulares. La telomerasa actúa como una DNA polimerasa, al usar como molde un fragmento de RNA presente en la propia enzima. La enzima sintetiza una cadena complementaria al molde y así elonga el extremo del cromosoma y luego se retira dejando la pequeña cola de nucleótidos desapareados. Una DNA polimerasa agrega luego nucleótidos complementarios a esta cadena (fig. 9-14).

En los humanos, esta enzima se encuentra muy activa durante las primeras etapas del desarrollo embrionario y se inactiva una vez que se han sintetizado telómeros de suficiente longitud. A partir de allí, los telómeros empiezan a acortarse con cada división celular. Las células humanas que no presentan actividad de telomerasa pierden su capacidad de dividirse después de cierto número de divisiones celulares, cuando los telómeros se han acortado demasiado. De esta forma, la telomerasa puede influir sobre el envejecimiento celular. Es de interés señalar que las células cancerosas, que pueden dividirse ilimitadamente, poseen una telomerasa muy activa.

Corrección de errores

Si bien la supervivencia a largo plazo de una especie puede verse favorecida por cambios en su información genética, introducidos debido a mutaciones que aportan nuevas variantes alélicas (véase cap. 8, Surgen variantes inesperadas: el descubrimiento de la mutación), a corto plazo es importante que la información genética se conserve. Para esto es necesario un mecanismo preciso de copiado del DNA previo a la división celular, además de un mecanismo de reparación de los daños accidentales que pueden ocurrir durante la replicación. Muchos cambios espontáneos son transitorios ya que son "reparados" de inmediato. Durante la síntesis, pueden cometerse errores al añadir un nucleótido incorrecto a la nueva cadena en formación, es decir, un nucleótido no complementario al de la cadena molde.

La DNA polimerasa III se "equivoca" aproximadamente en 1 de cada 10^5 nucleótidos nuevos que sintetiza. Cuando esto ocurre, la enzima retrocede y elimina nucleótidos (usando una actividad que se denomina 3'-5'exonucleasa) hasta que encuentra un nucleótido apareado correctamente. Cuando alcanza el último nucleótido apareado correctamente, la enzima detiene el retroceso y reanuda el movimiento en la dirección 5' a 3', añadiendo nucleótidos a la cadena en crecimiento mientras avanza. Este mecanismo de corrección de errores, denominado *reparación coduplicativa*, asegura la replicación del DNA con una precisión de un error cada 10^7 nucleótidos. Si bien esta precisión parece muy alta, en genomas muy grandes como el de los humanos, que alcanza las $3{,}2 \times 10^9$ pares de bases, esta tasa de corrección de errores no resulta suficiente. Sin embargo, hay mecanismos de corrección adicionales llevados a cabo por un grupo de enzimas que realizan controles permanentemente luego de la replicación (*reparación posduplicativa*).

Otras enzimas, las *DNA polimerasas II, IV* y *V* participan en eventos de reparación posteriores a la duplicación, por ejemplo, en respuesta a daños en el DNA.

Se conocen varios mecanismos diferentes de reparación que corrigen los errores de bases mal apareadas. Uno de ellos, el mecanismo de reparación por escisión, corrige la formación de *dímeros de timina* que se generan por la exposición a luz ultravioleta (UV), reemplazando la zona lesionada por los nucleótidos correctos y permitiendo así que la DNA polimerasa III siga trabajando. Otro es el "mecanismo de salvataje" o SOS, que actúa ante un daño generalizado al DNA por agentes externos como la radiación UV o sustancias químicas. SOS es un meca-

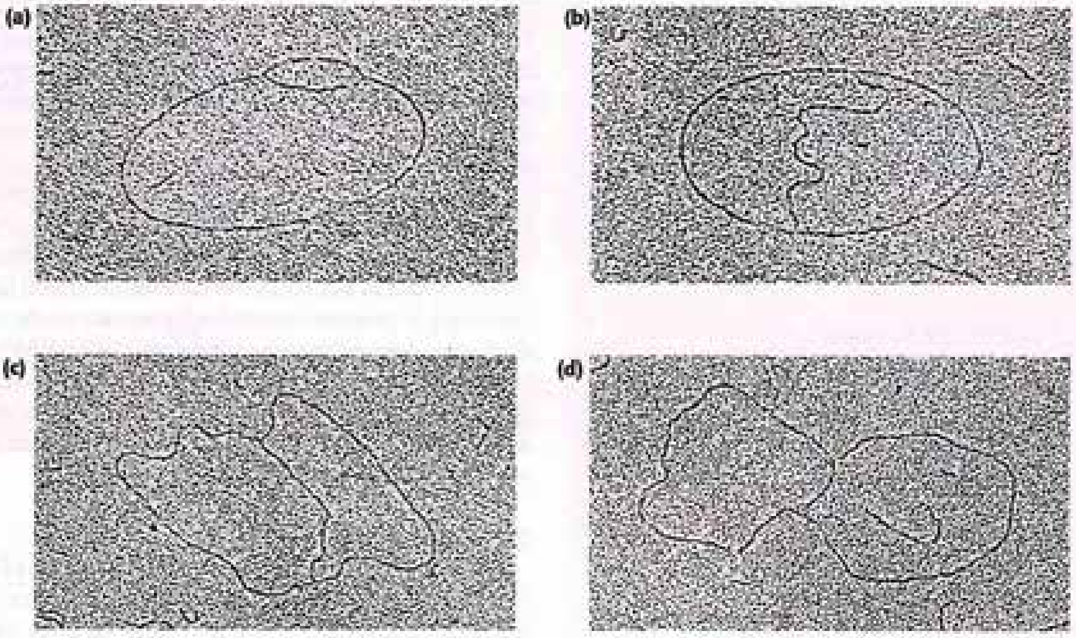


Fig. 9-11. LA REPLICACIÓN DEL CROMOSOMA CIRCULAR DE *E. COLI*. *En la microfotografía electrónica se ve que el proceso comienza en una secuencia específica de nucleótidos, el origen de la replicación, y avanza en direcciones opuestas desde ese punto.* ***(a)*** *En las etapas tempranas de la replicación bidireccional, la burbuja de replicación, que va aumentando de tamaño, se asemeja a un ojo.* ***(b)*** *Posteriormente, el cromosoma que se replica toma la forma de la letra griega theta.* ***(c)*** *La replicación bidireccional continúa hasta que todo el cromosoma se replicó.* ***(d)*** *Los dos cromosomas recién formados se separan luego uno de otro (véase fig. 7-2).*

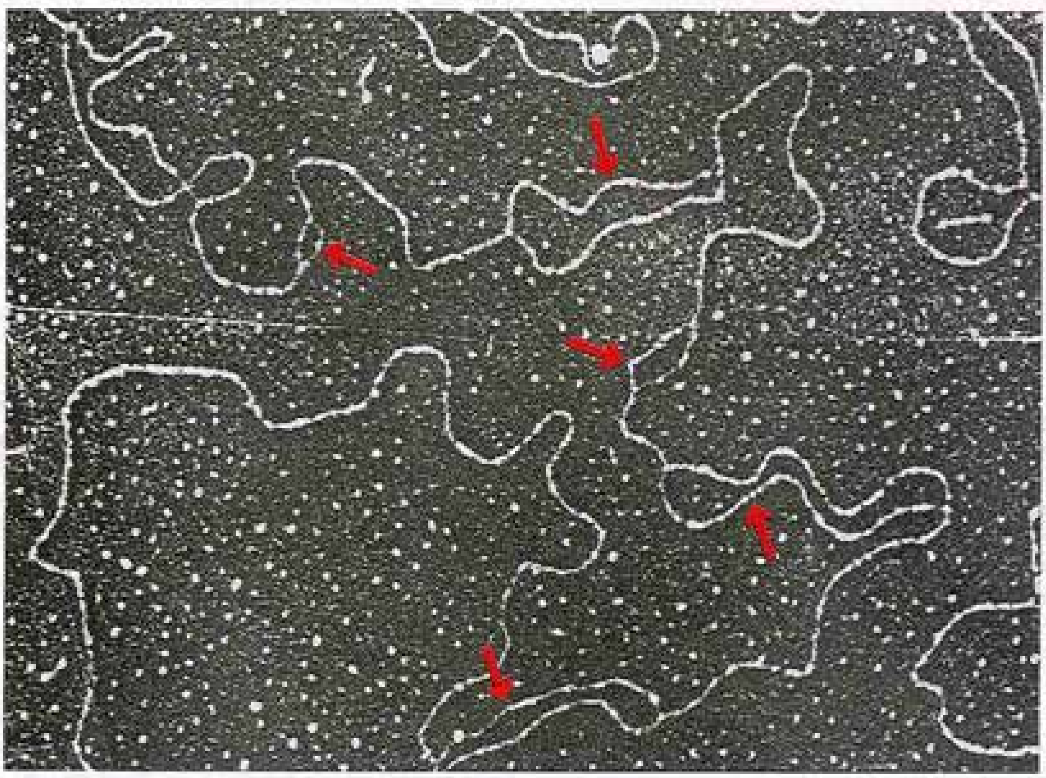


Fig. 9-12. MÚLTIPLES ORÍGENES DE REPLICACIÓN EN LOS CROMOSOMAS EUCARIONTES. *Cada burbuja de replicación individual se extiende hasta que finalmente se encuentra con otra y ambas se unen. En esta microfotografía electrónica de una célula embrionaria de Drosophila melanogaster, los centros de las burbujas de replicación están indicados con flechas.*

Figura animada

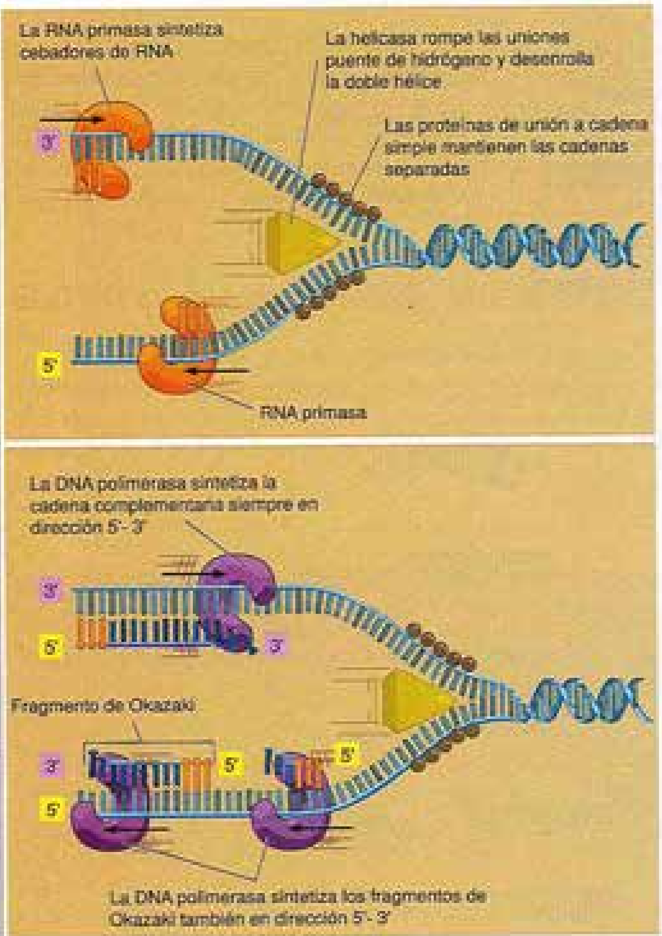


Fig. 9-13. MECANISMO DE REPLICACIÓN DEL DNA. *Las dos cadenas de la doble hélice de DNA se separan y sirven como moldes para la síntesis de nuevas cadenas complementarias. Las helicasas, enzimas que operan en las horquillas de replicación, separan las dos cadenas de la doble hélice original. Las proteínas de unión a cadena simple estabilizan las cadenas abiertas. La DNA polimerasa III cataliza la adición de nucleótidos a ambas cadenas operando sólo en dirección 5' a 3'. Para comenzar a añadir nucleótidos, esta enzima requiere la presencia de un cebador de RNA, unido por puentes de hidrógeno a la cadena molde que luego es reemplazado por nucleótidos de DNA. El cebador de RNA es sintetizado por la RNA primasa. La cadena adelantada se sintetiza en la dirección 5' a 3' en forma continua. En este caso, el único cebador de RNA está situado en el origen de la replicación, que no es visible en este esquema. La cadena rezagada también se sintetiza en la dirección 5' a 3', a pesar de que esta dirección es opuesta a la del movimiento de la horquilla de replicación. El problema se resuelve mediante la síntesis discontinua de una serie de fragmentos, los fragmentos de Okazaki. Cuando un fragmento de Okazaki ha crecido lo suficiente como para encontrar un cebador de RNA por delante de él, la DNA polimerasa I reemplaza a los nucleótidos de RNA del cebador con nucleótidos de DNA. Luego, la DNA ligasa conecta cada fragmento con el fragmento contiguo recién sintetizado en la cadena.*

Galería de imágenes

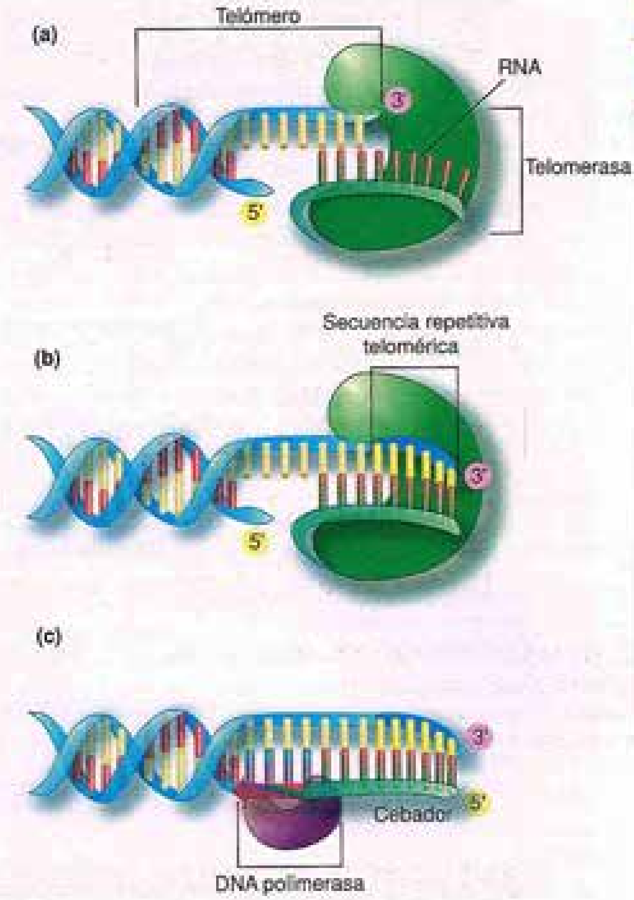


Fig. 9-14. ALARGAMIENTO DE LOS EXTREMOS DE LOS CROMOSOMAS EUCARIONTES POR LA ENZIMA TELOMERASA. ***(a)*** *El fragmento de RNA que porta la telomerasa se aparea con los últimos nucleótidos del telómero.* ***(b)*** *La porción proteica de la enzima cataliza la síntesis del DNA complementario al molde de RNA, elongando de este modo el extremo del cromosoma.* ***(c)*** *La RNA primasa y la DNA polimerasa sintetizan la cadena complementaria a la sintetizada por la telomerasa. El cebador sintetizado por la primasa luego es eliminado.*

nismo de último recurso para la célula, ya que repara daños estructurales al DNA a costa de reemplazar los nucleótidos defectuosos por cualquier otro; así puede introducir errores. Pero la reparación le permite a la DNA polimerasa III seguir duplicando el DNA y evitar que la célula se encamine a una muerte segura.

Los mecanismos de reparación que ocurren durante la replicación y después de ella bajan la tasa de frecuencia de errores a 1 por cada 10^9 o 10^{10} nucleótidos.

Sin embargo, siempre hay errores que quedan sin reparar. Cuando el DNA se vuelve a duplicar, estos errores se transmiten a una de las células hijas y se propagan en las siguientes generaciones y de este modo se produce lo que conocemos como *mutación*.

Energética de la replicación del DNA

Todos los nucleótidos –independientemente de las funciones celulares en las que intervengan– son fabricados por las mismas vías biosintéticas. Sin embargo, los nucleótidos que son sustrato para la síntesis de DNA no tienen uno sino tres fosfatos. Por ejemplo, la adenina se encuentra como trifosfato de desoxiadenosina (dATP) y la guanina como trifosfato de desoxiguanosina (dGTP). Los enlaces entre los fosfatos aportan la energía que impulsa las reacciones catalizadas por la DNA polimerasa. A medida que cada nucleótido ocupa un lugar en la cadena de DNA activa se libera un grupo P–P. La energía que se desprende en este proceso permite poner en marcha las reacciones controladas por la DNA polimerasa.

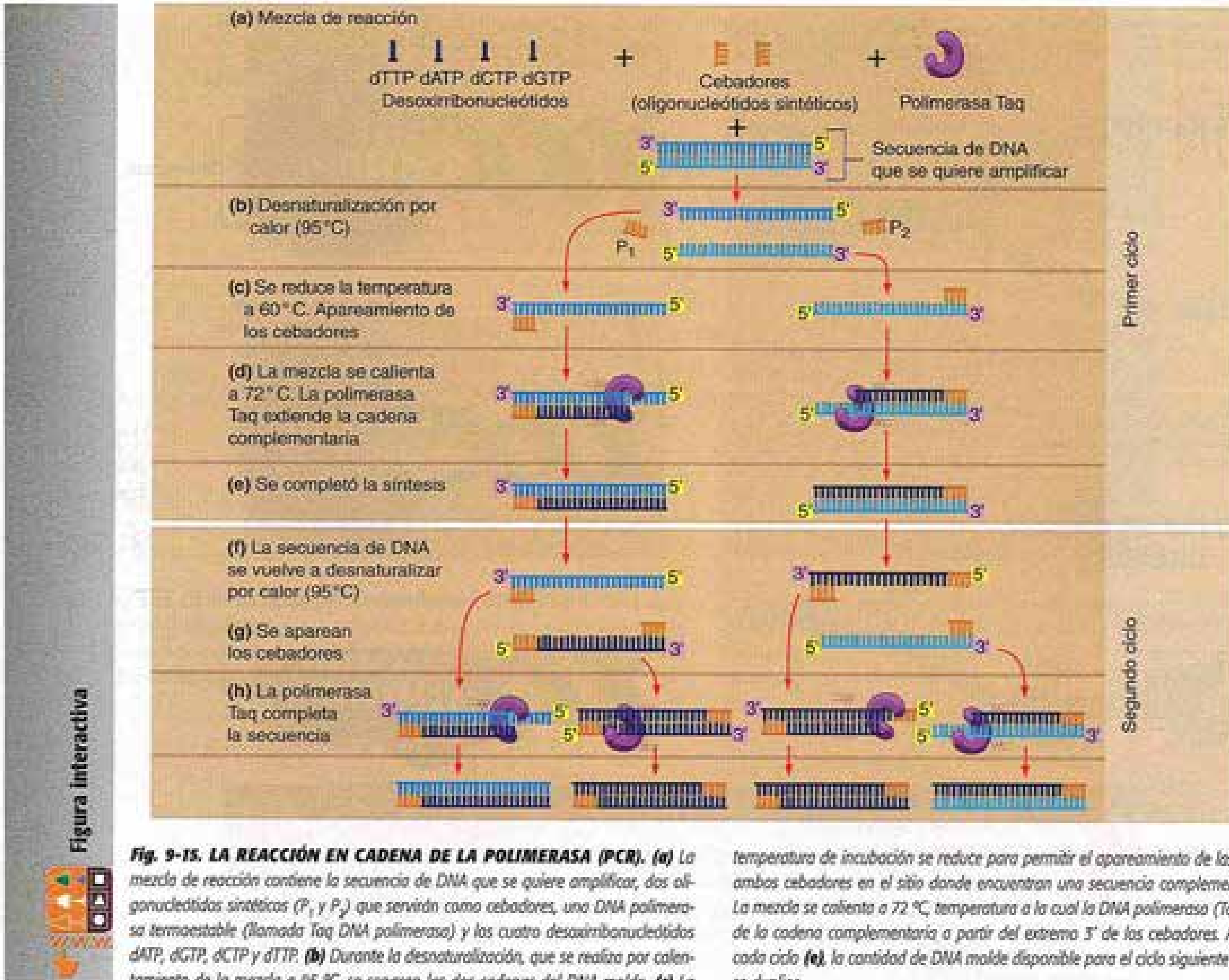


Fig. 9-15. **LA REACCIÓN EN CADENA DE LA POLIMERASA (PCR).** *(a) La mezcla de reacción contiene la secuencia de DNA que se quiere amplificar, dos oligonucleótidos sintéticos (P_1 y P_2) que servirán como cebadores, una DNA polimerasa termoestable (llamada Taq DNA polimerasa) y los cuatro desoxirribonucleótidos dATP, dGTP, dCTP y dTTP. (b) Durante la desnaturalización, que se realiza por calentamiento de la mezcla a 95 °C, se separan las dos cadenas del DNA molde. (c) La temperatura de incubación se reduce para permitir el apareamiento de las bases de ambos cebadores en el sitio donde encuentran una secuencia complementaria. (d) La mezcla se calienta a 72 °C, temperatura a la cual la DNA polimerasa (Taq) extiende la cadena complementaria a partir del extremo 3' de los cebadores. Al finalizar cada ciclo (e), la cantidad de DNA molde disponible para el ciclo siguiente (f, g, y h) se duplica.*

La DNA polimerasa como herramienta de multiplicación: PCR

En 1986, el bioquímico estadounidense Kary B. Mullis desarrolló un método de laboratorio que permite multiplicar enormemente el número de moléculas de DNA de una muestra desconocida de tamaño ínfimo. La técnica, llamada **reacción en cadena de la polimerasa (PCR)**, le valió el Premio Nobel en 1993, siete años después de publicar sus resultados experimentales.

La PCR se vale de un proceso que ocurre en forma permanente en los sistemas vivos y que hemos analizado en detalle: la duplicación del DNA. Por medio de ciclos de desnaturalización, copiado y reapareamiento de la doble cadena de DNA que se quiere amplificar, en unas pocas horas y sin necesidad de usar células vivas se pueden obtener millones de copias *in vitro*.

Para poner en práctica esta técnica, se requiere sintetizar dos fragmentos cortos de DNA complementarios al comienzo y al final de la secuencia llamados *cebadores*. La muestra de DNA se coloca en una solución que contiene DNA polimerasa, los cuatro nucleótidos en cantidad y los cebadores mencionados.

El método se basa en la repetición cíclica de tres reacciones sucesivas:

1. La solución se calienta para que las dos cadenas de DNA se separen.
2. La temperatura se reduce para permitir que los cebadores se apareen por complementariedad de bases con el DNA molde.
3. La DNA polimerasa cataliza la síntesis simultánea de las dos cadenas a partir de cada fragmento que actúa como cebador.

Al cabo del primer ciclo de tres reacciones, el fragmento de DNA elegido se ha duplicado y, por lo tanto, se ha duplicado la cantidad de DNA molde disponible para el segundo ciclo. Lo mismo ocurre después de cada ciclo de replicación y así se produce una amplificación exponencial de moléculas.

La obtención de un gran número de copias requiere la repetición de los ciclos unas 20 a 40 veces (fig. 9-15). El éxito de esta técnica depende del uso de una DNA polimerasa que no sea desnaturaliza-

da por los repetidos ciclos de calentamiento. Esta enzima se aisló originalmente de la eubacteria termófila *Thermus aquaticus*, de ahí su nombre *Taq DNA polimerasa*. La *técnica de PCR* se usa para la detección de enfermedades hereditarias, la identificación de huellas genéticas, el clonado de genes y las pruebas de paternidad. Éstas y otras aplicaciones se discutirán en los capítulos 14 y 16.

El DNA como portador de información

Como mencionamos, el material genético debe ser capaz de almacenar grandes cantidades de información. El modelo de Watson y Crick mostró que la molécula de DNA puede hacerlo. La información se encuentra en el ordenamiento lineal o secuencia de las cuatro bases que lo componen y cualquier orden de las bases a lo largo de la cadena es posible. Dado que el número de pares de bases es de aproximadamente 5.000 en el virus más simple conocido y que alcanza los 3.000 millones en los 46 cromosomas humanos, el número de permutaciones posibles de las cuatro bases es astronómico. El DNA de una sola célula humana, que extendido en una hebra única mediría casi 2 metros de largo, puede contener una información equivalente a unas 600.000 páginas impresas de 500 palabras cada una o a una biblioteca de alrededor de 1.000 libros. El genoma humano se decodificó por completo en 2003 luego de más de 10 años de trabajo continuo y ahora sabemos que contiene información correspondiente a unos 25.000 genes. Sin duda, la estructura del DNA puede dar cuenta de la enorme diversidad de los seres vivos (recuadro 9-2, *El DNA en boca de todos*).

Recuadro 9-2

El DNA en boca de todos

"Se hizo un examen de DNA…", "Identifican a un posible violador por su DNA", "Se hacen retratos de su propio DNA". Lejos de los tiempos de Watson y Crick y mucho más de Avery, en la actualidad, la molécula de DNA ha cobrado un protagonismo inusitado. La sola mención de esta molécula parece resultar contundente para comprobar, culpar o establecer vínculos. No cabe duda de la enorme utilidad de las técnicas actuales, que desarrollaremos en los capítulos siguientes, para encontrar relaciones de filiación, esclarecer crímenes, y más allá aún, para establecer el parentesco entre seres vivos. Sin embargo, también existe una tendencia a explicar todas las características humanas (alcoholismo, homosexualidad, etc.) como resultados directos de la información contenida en el DNA (véase cap. 16). Este tipo de enfoques, además de constituir potencialmente un sustento de posiciones discriminatorias, son cuestionables desde el punto vista científico, ya que la mayor parte de los comportamientos humanos se encuentran profundamente relacionados con aspectos culturales, sociales, económicos, así como por las historias de vida.

En síntesis

La química de la herencia

1. El DNA fue aislado por primera vez en 1869 por Friedrich Miescher. Luego se aislaron los distintos tipos de bases nitrogenadas que conforman el DNA y se demostró que el cromosoma eucarionte contenía DNA y proteínas en cantidades aproximadamente iguales. La complejidad de las proteínas llevó a pensar que ellas eran los genes.

La pista del DNA

2. El DNA es una molécula con forma de hélice que contiene la información genética de los seres vivos. Está formado por cuatro nucleótidos, compuestos por una base nitrogenada, un azúcar de desoxirribosa y un grupo fosfato. Los nucleótidos están constituidos por dos clases de bases nitrogenadas: las purinas adenina (A) y guanina (G), y las pirimidinas citosina (C) y timina (T). Entre los individuos de una misma especie, el DNA tiene igual proporción de A que de T, e igual proporción de G que de C. Todo esto se sabía a comienzos de la década de 1950.

El modelo de Watson y Crick

3. En 1953, usando la información disponible, James Watson y Francis Crick construyeron el modelo de estructura del DNA que se considera el más explicativo en la actualidad.

En síntesis *(Cont.)*

4. En el modelo de Watson y Crick, la molécula de DNA es una doble hélice formada por dos cadenas de nucleótidos apareadas. En cada cadena, los nucleótidos se pueden acoplar en cualquier orden o secuencia. Además, las adeninas de una cadena sólo se pueden aparear con timinas de la otra, las guaninas sólo con citosinas, y viceversa en ambos casos. El apareamiento se mantiene estable mediante puentes de hidrógeno entre los nucleótidos enfrentados. Las cadenas tienen dirección, pues los grupos fosfato forman un puente entre el quinto carbono del azúcar de un nucleótido y el tercer carbono del azúcar del siguiente, que determina un extremo 3' y otro 5'. Las dos cadenas apareadas corren en direcciones opuestas (son antiparalelas).

El mecanismo de replicación del DNA

5. La replicación del DNA es semiconservativa: la doble hélice se abre y cada cadena sirve de molde para la síntesis de una nueva cadena. Así se producen dos réplicas exactas de la molécula original.

6. La replicación comienza en una secuencia específica de nucleótidos llamada origen de la replicación. Los cromosomas procariontes tienen un solo origen de replicación; los eucariontes, varios.

7. En la replicación intervienen proteínas iniciadoras y enzimas que separan las dos cadenas de DNA. Las cadenas nuevas son sintetizadas por la DNA polimerasa III, que para comenzar su actividad requiere la presencia de un cebador (segmento de RNA sobre el cual inicia la síntesis). Al separarse las dos cadenas originales, se forman dos estructuras en forma de Y, llamadas horquillas de replicación. La replicación avanza en forma bidireccional, porque la síntesis y las dos horquillas de replicación se producen en direcciones opuestas desde un único origen.

8. La cadena 5' a 3' se sintetiza en forma continua como una sola unidad y se denomina adelantada; la cadena 3' a 5' se sintetiza de manera discontinua, como una serie de fragmentos llamados de Okazaki y se llama cadena retrasada. Cada fragmento de Okazaki es sintetizado en la dirección 5' a 3' y requiere un cebador. Luego, el RNA del cebador es reemplazado por DNA y la enzima ligasa une todos los fragmentos.

9. El telómero es una secuencia fija y repetida de nucleótidos, presente en los extremos de los cromosomas lineales de las células eucariontes. En cada ciclo de replicación, los telómeros se acortan, porque la DNA polimerasa no puede sintetizar DNA desde un extremo abierto. La enzima telomerasa compensa la pérdida prolongando los extremos.

10. Muchos errores espontáneos que se producen durante la síntesis del DNA son reparados de inmediato por la propia DNA polimerasa III. Otros mecanismos de corrección realizan controles permanentes y reparan daños en el DNA. Las mutaciones son errores que quedan sin reparar y se transmiten a las células hijas.

11. La energía necesaria para que se produzcan las reacciones catalizadas por la DNA polimerasa es aportada por los enlaces de los fosfatos que forman parte de los nucleótidos.

La DNA polimerasa como herramienta de multiplicación: PCR

12. La reacción en cadena de la polimerasa permite multiplicar enormemente el número de moléculas de DNA de una muestra desconocida de tamaño ínfimo. Este método consiste en una serie de ciclos de calentamiento y enfriado que producen la desnaturalización, el copiado y el reapareamiento in vitro de la molécula de DNA. La síntesis de DNA es realizada por la Taq DNA polimerasa, una enzima de origen bacteriano que tolera la temperatura de desnaturalización del DNA. Esta técnica se utiliza para la detección de enfermedades hereditarias, identificación de personas, clonado de genes y pruebas de paternidad.

El DNA como portador de información

13. En el DNA, la información se encuentra en el ordenamiento lineal o secuencia de las cuatro bases que lo componen. La estructura del DNA puede dar cuenta de la enorme diversidad de los seres vivos.

Cuestionario

1. Indique cuál o cuáles de las siguientes composiciones porcentuales de nucleótidos no se podrían encontrar en los cromosomas de un ser vivo (considerando un razonable error experimental). Explique por qué.

   a. A = 20,1; C = 30,0; G = 29,6; T = 20,3.
   b. A = 30,2; C = 30,3; G = 19,9; T = 19,6.
   c. A = 25,0; C = 25,1; G = 24,9 ; T = 25,0.
   d. A = 15,8; C = 33,7; G = 34,3; T = 16,2.

2. Si la replicación del DNA fuera conservativa en lugar de semiconservativa, ¿cuántas bandas hubieran obtenido Meselson y Stahl al hacer crecer las bacterias una, dos y tres generaciones en un medio con ^{14}N (véanse figuras ensayo 9-3)?

3. Cuál habría sido la conclusión de Hershey y Chase al realizar su experimento con bacteriófagos y moléculas radiactivas (véase fig. 9-5) si en el último paso hubieran encontrado:

   a. El ^{32}P en el material extracelular y el ^{35}S en el material intracelular.
   b. El ^{32}P y el ^{35}S en el material extracelular.
   c. El ^{32}P y el ^{35}S en el material intracelular.

4. Indique en qué forma se vería afectada la replicación in vitro del DNA todos los componentes necesarios si se incuban en las condiciones adecuadas, pero:

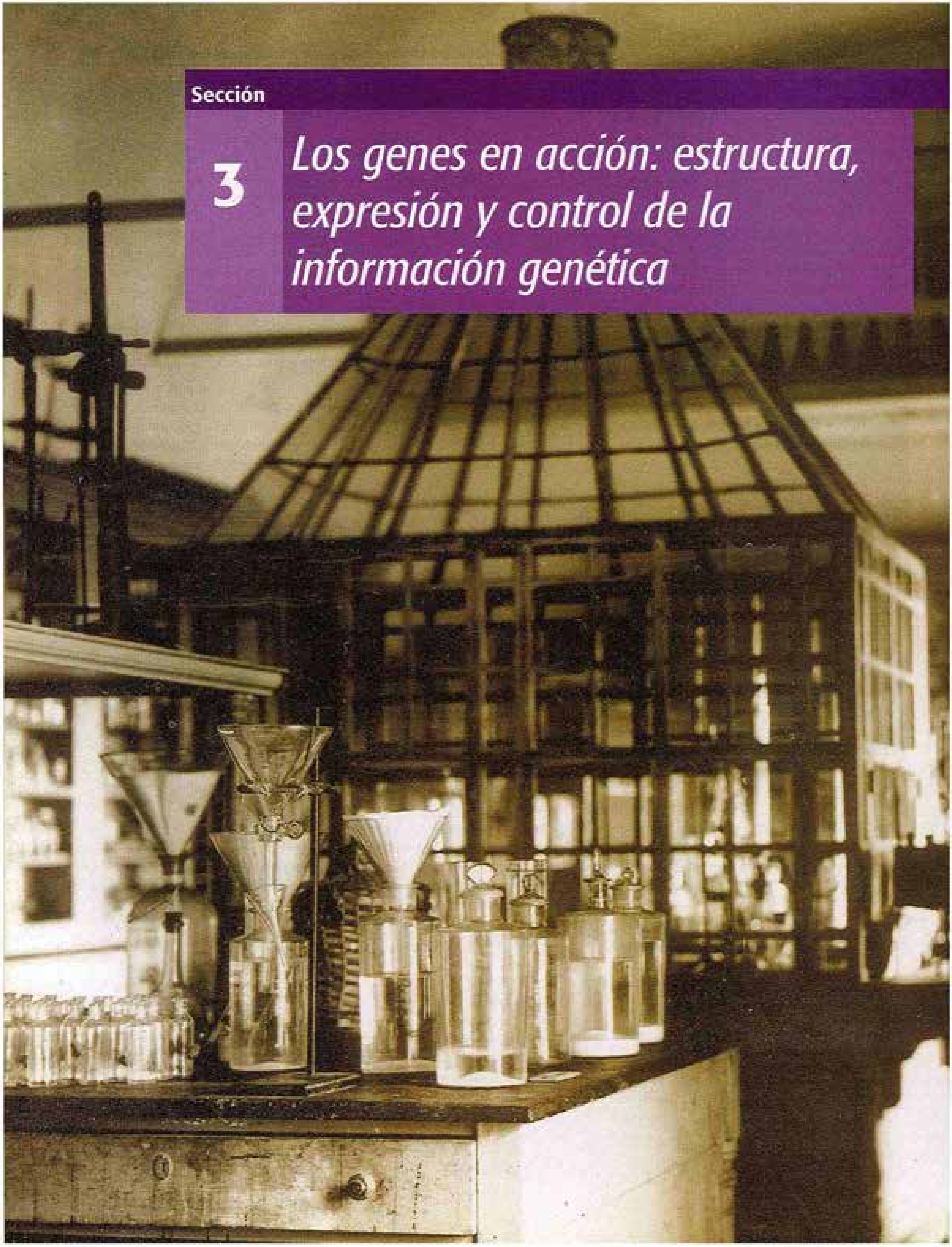
   a. No se agrega el nucleótido uracilo.
   b. Se usa una topoisomerasa defectuosa que no cumple su función.
   c. Se usa una DNA polimerasa I defectuosa que no cumple su función.

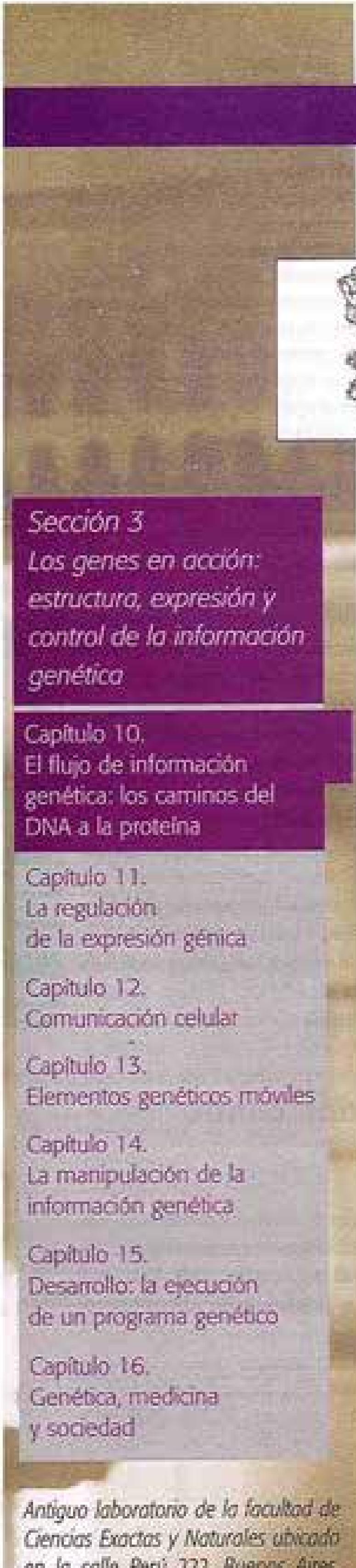
5. Una mutación es un error en la síntesis de DNA que una célula transmite a sus células hijas. Si la mutación ocurre en un ser humano, ¿qué condición debe cumplirse para que exista alguna posibilidad de que sea transmitida a sus descendientes?

Sección 2 / Situación problemática 2
Los microsatélites

Sección

3 *Los genes en acción: estructura, expresión y control de la información genética*





Antiguo laboratorio de la facultad de Ciencias Exactas y Naturales ubicado en la calle Perú 222, Buenos Aires, Argentina. La mudanza al nuevo edificio de la Ciudad Universitaria comenzó en 1971, cuando las investigaciones en Biología Molecular estaban en pleno auge, particularmente en Estados Unidos y Europa.



El flujo de información genética: los caminos del DNA a la proteína

Lo único que hace el DNA es determinar el orden de los aminoácidos en las proteínas. Los genes no saben hacer otra cosa, son realmente muy torpes. La clave está en las proteínas, que son las verdaderas máquinas de la vida: entender la estructura de cada una es entender cómo funciona y en qué consiste la vida. Estoy encantado de haber trabajado con proteínas, y no con DNA.

MAX PERUTZ

Las investigaciones realizadas durante la primera mitad del siglo XX establecieron que los genes están en los cromosomas y que la información genética está codificada en un lenguaje propio, en la secuencia de nucleótidos de la molécula de DNA. La información genética "dicta" la síntesis de proteínas, que son las verdaderas encargadas de construir las estructuras biológicas y de desarrollar las funciones de un ser vivo. La cuestión en ese momento se centró entonces en el problema de la traducción: ¿de qué manera el orden de las bases en el DNA especifica la secuencia de aminoácidos en una molécula de proteína?

La evolución del concepto de gen

Historia de la biología
Biología molecular 1940 - 1941

En la década de 1940, los biólogos estaban completamente convencidos de que la célula necesita enzimas para sus actividades bioquímicas. Sabían también que incluso la síntesis de enzimas depende de otras enzimas y que la especificidad de una enzima depende de su estructura primaria, es decir, de la secuencia lineal de los aminoácidos en la molécula de proteína (véase Apéndice 2).

Por esa época, el genetista estadounidense George Beadle (1903-1989) estudiaba mutaciones que afectan el color de ojos en moscas *Drosophila* obtenidas en el laboratorio de Morgan (véase cap. 8, Las moscas del género *Drosophila*). Beadle había desarrollado la hipótesis de que cada variación en el color de los ojos de las moscas se debía al cambio de una sola enzima en una ruta de biosíntesis. En 1941, Beadle y el bioquímico estadounidense Edward L. Tatum (1909-1975) escogieron un nuevo modelo experimental para contrastar la hipótesis: el moho rosado del pan, *Neurospora*. Como *Drosophila* y los guisantes de Mendel, *Neurospora* presentaba características de crecimiento muy convenientes para la experimentación.

Beadle y Tatum irradiaron los mohos con rayos X para aumentar la tasa de mutación y luego probaron la capacidad de los mutantes para crecer en un medio con un mínimo de nutrientes, que contenía sólo algunos azúcares, una vitamina y unos pocos minerales. Los hongos normales sintetizarían sus propios aminoácidos, como generalmente lo hacen, pero algunos mutantes no podrían hacerlo. Beadle y Tatum obtuvieron y aislaron esos mutantes y lograron identificar las mutaciones que afectaban de manera específica la actividad de una enzima, lo cual impedía que el hongo sintetizara un aminoácido determinado (fig. 10-1). A partir de estos resultados realizaron mapas cromosómicos similares a los realizados con *Drosophila* (véase cap. 8). Los resultados de estos experimentos les permitieron a Beadle y Tatum corroborar la hipótesis de Beadle y formular una síntesis: *un gen especifica una enzima.*

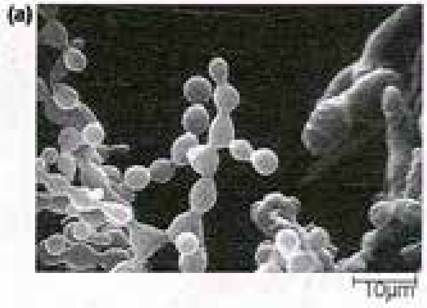
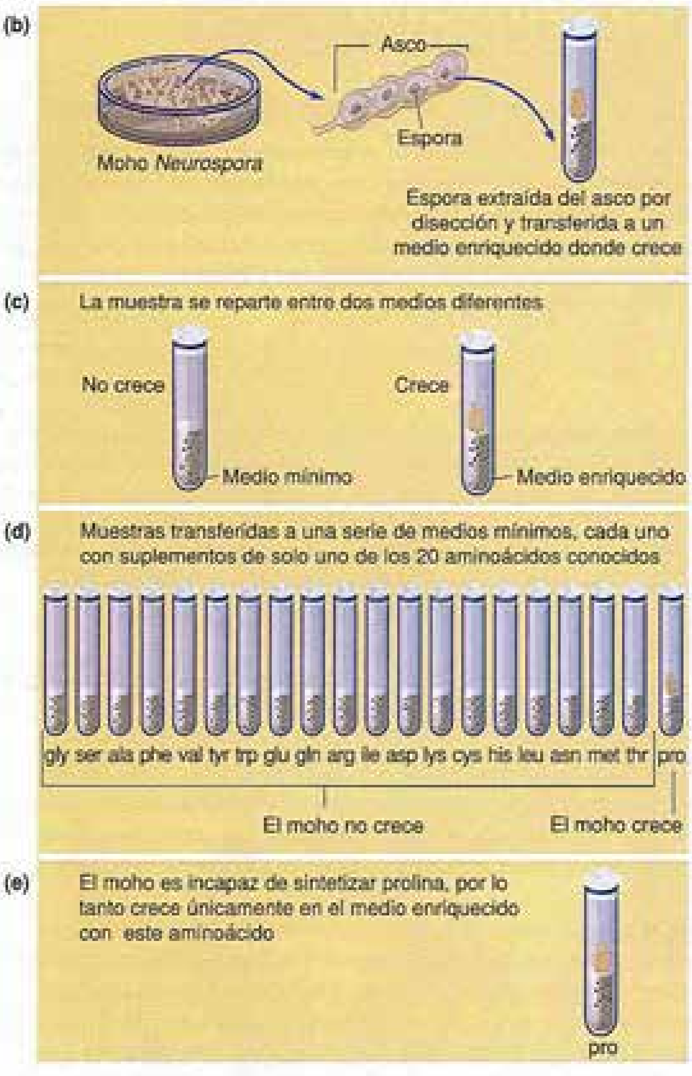


Fig. 10-1. **EL EXPERIMENTO DE BEADLE Y TATUM.** ***(a)*** *Moho Neurospora.* ***(b)*** *Beadle y Tatum extrajeron las esporas de los ascos del moho Neurospora (véase cap. 27, cuadro 27-1). Estas esporas provenían de cruzamientos entre cepas normales y cepas sometidas previamente a rayos X para aumentar la tasa de mutación.* ***(c)*** *Luego transfirieron cada espora a un medio enriquecido que contenía todo lo que Neurospora necesita para su crecimiento, además de aminoácidos suplementarios que el moho generalmente sintetiza por sí mismo, y las dejaron crecer. Traspasaron un fragmento del moho a un medio con un mínimo de nutrientes, sin aminoácidos. La falta de crecimiento en el medio mínimo indicó la incapacidad de ese moho para sintetizar alguno de los aminoácidos esenciales debido a una mutación. De esta manera, identificaron a los mutantes.* ***(d)*** *Luego transfirieron los mohos mutantes (que crecían en el medio enriquecido pero no en el medio mínimo) a diferentes medios mínimos suplementados con uno solo de los veinte diferentes aminoácidos. Así pudieron identificar, en cada caso, qué enzima afectaba la mutación de ese moho en particular.* ***(e)*** *En este ejemplo, un moho que ha perdido la capacidad para sintetizar el aminoácido prolina es incapaz de sobrevivir en un medio que carece de este aminoácido. El paso siguiente fue hacer pruebas para descubrir qué paso enzimático de la síntesis de la prolina fue bloqueado. Sobre la base de esta experiencia, Beadle y Tatum propusieron que un cambio en un solo gen da por resultado un cambio en una sola enzima.*



Pero "un gen: una enzima" constituía una simplificación del problema, ya que muchas proteínas no son enzimas; algunas son hormonas, como la insulina, o son estructurales, como el colágeno, mientras que otras son transportadoras, como la bomba de sodio-potasio. Sin embargo, todas estas proteínas están especificadas en los genes. En consecuencia, "un gen: una enzima" se generalizó a "un gen: una proteína", pero este cambio no modificaba demasiado el concepto. Posteriormente, cuando se verificó que varias proteínas están formadas por más de una cadena polipeptídica, se modificó nuevamente la definición a la menos memorable "un gen: una cadena polipeptídica".

El concepto de gen evolucionó desde "un gen: una enzima" a "un gen: una proteína" a "un gen: una cadena polipeptídica". Pero, como veremos más adelante, éstas no fueron las últimas reformulaciones del concepto. Al final de este capítulo discutiremos la definición de gen más aceptada en la actualidad.

Historia de la biología
Biología molecular · 1943

El flujo de información dentro de la célula

En 1957, Francis Crick (véase cap. 9, ensayo 9-1) dio una conferencia en la Sociedad Británica de Biología Experimental en la que estableció el llamado **dogma central** de la biología (fig. 10-2).

El dogma central establece que la información puede fluir de un ácido nucleico a una proteína pero no de una proteína a otra proteína, ni de una proteína a un ácido nucleico.

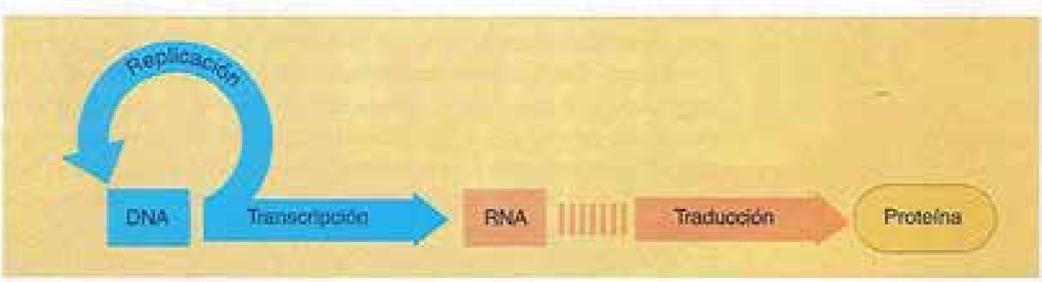


Fig. 10-2. **EL "DOGMA" CENTRAL DE LA BIOLOGÍA.** *Francis Crick propuso que la información fluye en una única dirección del DNA a las proteínas. Curiosamente, esta hipótesis fue bautizada con el nombre de "dogma", denominación impropia para una hipótesis científica. Luego se encontraron excepciones, como es el caso de la transcripción de DNA a partir de RNA mediante la intervención de la enzima transcriptasa inversa.*

"Dogma" fue una denominación poco acertada, ya que un dogma se refiere a una premisa que no se pone en duda y la ciencia justamente se caracteriza por ser un proceso de cuestionamiento permanente. Pero el término persistió.

Por ese entonces, muchos investigadores estaban obsesionados con una pregunta: ¿cuál es el traductor de la información genética del DNA a una secuencia de aminoácidos? Un buen candidato para desempeñar este papel era el ácido ribonucleico (RNA), un pariente químico cercano al DNA (fig. 10-3), pero su papel no era muy claro en la época en que Crick dio su conferencia. Sólo se tenían nociones parciales de la existencia de lo que posteriormente se conoció como ribosomas, estructuras formadas por RNA y proteínas, y de la existencia de "adaptadores", capaces de fijar aminoácidos y de interactuar con una secuencia de nucleótidos. Los trabajos de varios bioquímicos permitieron armar una gran parte del rompecabezas del complejo mecanismo de síntesis de proteínas, que reveló el papel de los aminoácidos y de los ácidos nucleicos. El RNA, en tres de sus variedades, **RNA mensajero** (mRNA), **RNA ribosómico** (rRNA) y **RNA de transferencia** (tRNA), resultó una verdadera pieza clave del proceso.

El RNA mensajero fue descubierto en 1960 por los biólogos franceses François Jacob y Jacques Monod (1910-1976), quienes sospechaban que existía un intermediario de vida corta entre los genes y las partículas que forman los ribosomas (ensayo 10-1, *El mensajero evasivo*) y su sospecha resultó acertada.

El mRNA copia la *información*, el "mensaje" del DNA, que será utilizado para la síntesis de proteínas. Los trabajos de Jacob y Monod contribuyeron a establecer la relación precisa entre el DNA, el RNA y las proteínas y a dilucidar los mecanismos generales de la **transcripción** por la cual se forma RNA a partir de DNA, y de la **traducción**, por la cual la secuencia de bases en el mRNA especifica la secuencia de aminoácidos que se ensamblarán para formar las proteínas.

Después de haber publicado su teoría, Crick fue criticado por usar la palabra "dogma". Él mismo, más tarde, reconoció que hubiera sido más adecuado llamarla "hipótesis central". De cualquier manera, desde su formulación, se ha visto que, con algunas excepciones, el "dogma" generalmente se cumple (recuadro 10-1, *Golpe a las ideas lamarckianas*).

Sin embargo, en el mundo biológico las excepciones suelen ser muy significativas y, en muchos casos, reveladoras de la complejidad y multiplicidad de los procesos vitales, cuya pluralidad por lo general no se ajusta a leyes universales.

Una de esas excepciones fue revelada en 1962 por el virólogo estadounidense Howard M. Temin (1934-1994). Temin descubrió que en algunos virus que contienen RNA como material genético se produce

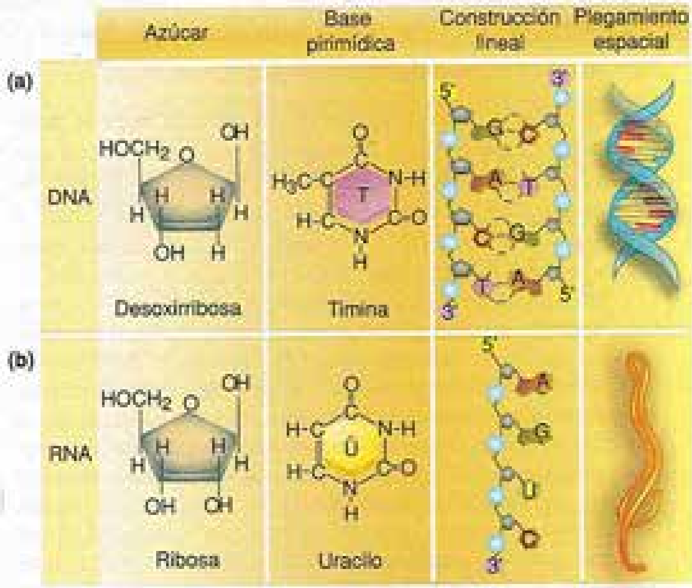


Fig. 10-3. DIFERENCIAS ENTRE LAS MOLÉCULAS DE DNA Y RNA. *Químicamente, el DNA* ***(a)*** *es muy semejante al RNA* ***(b)*** *pero hay dos diferencias en sus nucleótidos. El DNA contiene el azúcar desoxirribosa, mientras que el RNA contiene ribosa. En la ribosa, el grupo hidroxilo reemplaza a un hidrógeno en el carbono 2'. Otra diferencia es que una de las pirimidinas del DNA es la timina (T) y el RNA nunca contiene timina, sino otra pirimidina, el uracilo (U). El uracilo, al igual que la timina, se aparea sólo con la adenina. Además, el DNA forma una estructura helicoidal regular mientras que, en la mayoría de los casos, el RNA se encuentra como cadena simple. Algunas moléculas de RNA presentan estructura secundaria, es decir, ciertas zonas de la molécula pueden formar bucles o encontrarse como doble cadena, por apareamiento de bases dentro de la misma molécula.*

DNA a partir del RNA. Temin y otros investigadores, dirigidos por el virólogo estadounidense David Baltimore, en 1970, aislaron la enzima capaz de revertir el sentido del flujo de información postulado por el dogma. La llamaron **transcriptasa inversa**.

Si bien éste es un ejemplo de que la transcripción puede ser reversible, hasta hoy nadie demostró que esto ocurre con la traducción. Baltimore, Temin y el director de ambos, el estadounidense Renato Dulbecco, recibieron el Premio Nobel de Medicina en 1975 por sus investigaciones.

Historia de la biología
Biología molecular · 1960

El código genético

La identificación del mRNA como la molécula que transporta las instrucciones genéticas todavía dejaba sin resolver una gran cuestión:

Recuadro 10-1

Golpe a las ideas lamarckianas

El "dogma" suministró una nueva refutación de la antigua postura de Lamarck. En 1809, el naturalista francés Jean B. Lamarck (véase cap. 17, Las ideas de Lamarck) había establecido que las características adquiridas durante la vida de un individuo pueden ser heredadas. Si bien los trabajos del biólogo alemán August Weismann (1834-1914) y de numerosos genetistas de principios del siglo XX habían refutado esta idea, particularmente distinguiendo que las modificaciones del "plasma somático" no se transmiten a la descendencia, la noción de que las proteínas no pueden transmitir información al DNA dio el "golpe" definitivo a las creencias lamarckianas.

ENSAYO 10-1

El mensajero evasivo

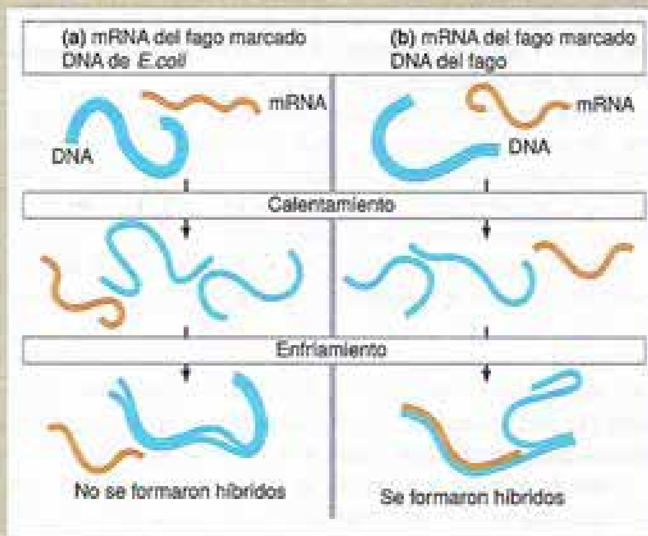
El citoplasma de las células que están sintetizando proteínas contiene una gran cantidad de RNA. Esta observación fue la pista principal acerca del papel del RNA en el ensamblado de las proteínas. Aunque se había propuesto que las moléculas de RNA podían ser las que llevaban la información genética del DNA a las proteínas, para confirmar esta hipótesis era necesario detectar y luego aislar las moléculas de mensajeros.

La bacteria *Escherichia coli* y sus fagos (véase cap. 9, Los experimentos con bacteriófagos: la reivindicación del DNA) suministraron, una vez más, las herramientas para el descubrimiento. El material genético de los bacteriófagos es DNA y sus cubiertas son proteínas. Cuando un fago infecta a una bacteria, se sintetizan nuevas proteínas de cubierta. Si la hipótesis del mensajero fuera verdadera, razonaron los investigadores, se sintetizaría nuevo RNA entre el momento en que los fagos infectan y la aparición de las nuevas partículas virales. Para probar la hipótesis, el sudafricano Sydney Brenner, el francés François Jacob y el estadounidense Matthew Meselson infectaron células de *E. coli* con fagos y luego las expusieron brevemente al nucleótido uracilo (que, como sabemos, es propio del RNA) marcado radiactivamente. Cuando analizaron las células, encontraron moléculas de RNA radiactivas, de vida corta, asociadas con ribosomas pero que no eran parte de ellos. ¿Eran estas moléculas los mensajeros largamente buscados?

Esta pregunta quedaría respondida si demostraban que el RNA radiactivo era complementario al DNA del fago. El método usado fue simple y al mismo tiempo ingenioso. Si se calientan suavemente moléculas de DNA en solución, los puentes de hidrógeno se rompen y las dos cadenas de la doble hélice se separan. Cuando la solución se enfría lentamente, las cadenas complementarias se aparean de nuevo y los puentes de hidrógeno vuelven a formarse. Los investigadores pensaron que si el RNA radiactivo recién formado era complementario al DNA del fago, formaría una molécula híbrida con ese DNA. Esta técnica, conocida como hibridación DNA-RNA, fue desarrollada por el microbiólogo estadounidense Sol Spiegelman en la década de 1960.

Como control del experimento, los investigadores mezclaron las moléculas de RNA radiactivas del fago con una solución de DNA de *E. coli* en un vaso de precipitados. Cuando calentaron y luego enfriaron esta mezcla, no detectaron híbridos radiactivos: no se habían formado híbridos RNA-DNA. Luego, mezclaron las moléculas radiactivas de RNA con una solución de DNA del fago. Cuando calentaron y luego enfriaron esta mezcla, encontraron una gran cantidad de híbridos radiactivos. El RNA se había unido a su cadena complementaria de DNA viral.

La hibridación de DNA con DNA y de RNA con DNA se ha transformado desde entonces en una herramienta enormemente poderosa, tanto en genética molecular como en taxonomía evolutiva. Se usa en una gran variedad de estudios que van desde la detección de genes específicos responsables de enfermedades particulares en el ser humano hasta la solución de enigmas evolutivos, ya que el grado de afinidad entre los ácidos nucleicos de distintos individuos, poblaciones o especies puede contribuir a revelar el grado de parentesco.



Los híbridos de RNA-DNA pueden usarse para mostrar la complementariedad de la secuencia de nucleótidos entre una molécula de RNA y la molécula de DNA de la cual ha sido transcrita. ***(a)*** *Si la molécula de RNA se mezcla con DNA no relacionado, no se forman moléculas híbridas que contengan radiactividad.* ***(b)*** *Formación de una molécula híbrida entre una molécula radiactiva de RNA y su cadena molde de DNA.*

¿cómo se traducía la información almacenada en los mRNA? Watson y Crick suponían la existencia de un código genético pero no tenían una idea clara de cómo podía operar. Investigadores de las más diversas disciplinas estaban intrigados por el rompecabezas del código. Uno de ellos era el astrónomo estadounidense de origen ruso George Gamow (1904-1968).

Las proteínas tienen 20 tipos de aminoácidos (aunque dos nuevos aminoácidos se han sumado a la lista), pero el DNA y el RNA tienen sólo cuatro tipos de nucleótidos. Como señaló Gamow, si un único nucleótido "codificara" un aminoácido, entonces sólo cuatro aminoácidos podrían ser especificados por las cuatro bases nitrogenadas. Por medio de conceptos matemáticos (usando la expresión 4^n, donde *n* es el número de nucleótidos que especifican un aminoácido) podemos deducir que si la combinación de dos nucleótidos especificara un aminoácido podría haber un número máximo de 16 aminoácidos distintos, lo cual es insuficiente, ya que los aminoácidos son 20. Por lo tanto, por lo menos tres nucleótidos en secuencia debían especificar cada aminoácido. Esto daría por resultado 64 combinaciones posibles ($4^3 = 64$) lo cual, claramente, es más que suficiente.

La idea de un código de tres nucleótidos o código de tripletes –más tarde llamados **codones**–, fue ampliamente adoptada. Sin embargo, esta hipótesis recién se comprobó cuando el código finalmente se descifró, una década después de que Watson y Crick publicaran su modelo de la estructura del DNA. Los experimentos iniciales y cruciales que permitieron descifrar el código fueron realizados por los investigadores estadounidenses Marshall Nirenberg y Heinrich Matthaei (recuadro 10-2, *Se descubren nuevos aminoácidos*).

Luego de varios experimentos se encontraron los codones del mRNA para todos los aminoácidos (fig. 10-4). De las 64 combinaciones posibles de tripletes, 61 especifican aminoácidos particulares y 3 son codones "sin sentido" o de terminación. Dado que 61 combinaciones codifican 20 aminoácidos, es evidente que debe haber más de un co-

ción para la mayoría de los aminoácidos. Por esta razón se dice que el código genético es *degenerado*.

Por cierto, el término "degenerado" en este caso no indica juicio moral. Es un vocablo usado por los físicos para describir los estados múltiples que se refieren a la misma cosa. La palabra persiste en biología como testimonio del papel de los físicos Delbrück, Wilkins, Crick, Gamow y otros en la investigación que finalmente llevó a descifrar el código genético. También podría decirse que el código genético es redundante.

Así se estableció la correspondencia entre el lenguaje de nucleótidos en el DNA y el lenguaje de aminoácidos en las proteínas:

El código genético consiste en la asignación de tripletes de nucleótidos en el RNA –copiado a partir del DNA– a cada uno de los aminoácidos que formarán una cadena polipeptídica.

La universalidad del código genético

Desde que se descifró el código genético se ha examinado el DNA y las proteínas de muchos organismos. La evidencia actual es abrumadora: para virtualmente todos los seres vivos, desde *Escherichia coli* a *Homo sapiens*, el código genético es el mismo, es decir, es *universal*. Se han encontrado unas pocas excepciones interesantes, que son principalmente de dos tipos. En algunos casos, un codón de terminación codifica un aminoácido, como ocurre en la bacteria *Mycoplasma*, en el ciliado *Paramecium* y en las mitocondrias de varios organismos. En otros casos, un codón es reasignado a un aminoácido diferente del original, como se observó en las mitocondrias y en el núcleo de varias especies de levaduras.

Con el conocimiento del código en mano, y los personajes principales de la síntesis de polipéptidos identificados, las investigaciones de los siguientes años develaron finalmente los detalles del proceso.

A continuación analizaremos cómo ocurren los mecanismos de transcripción y de traducción en procariontes y eucariontes (fig. 10-5).

La transcripción: del DNA al RNA

El mRNA lleva la información que dicta qué aminoácidos formarán la proteína que se va a sintetizar. El tRNA y el rRNA forman parte de la maquinaria de síntesis proteica (véase más adelante). Los tres tipos de RNA están codificados por genes distintos.

La transcripción es el proceso por el cual se sintetiza RNA a partir de un molde de DNA.

En este punto de nuestro relato describiremos al mRNA y más adelante, en este capítulo, nos referiremos a los otros tipos de RNA.

El mecanismo de transcripción: síntesis del RNA mensajero

Las moléculas de mRNA son secuencias largas –de 500 a 10.000 nucleótidos– copiadas a partir de una de las dos cadenas de DNA. La información más importante que lleva el mRNA está codificada en forma de tripletes de nucleótidos o codones, que indican qué aminoácidos formarán la nueva proteína.

Cada nueva molécula de mRNA se transcribe, a partir de una cadena de DNA –la *cadena molde*– según el mismo principio de apareamiento de bases que gobierna la replicación del DNA (fig. 10-6). En cada evento de transcripción, sólo una de las dos cadenas se transcribe y, según el gen, se transcribe una cadena o la otra, pero nunca las dos. Al igual que una cadena de DNA, cada molécula de RNA tiene un extremo 5' y un extremo 3'. Como también ocurre en la síntesis del DNA, los ribonucleótidos presentes en la célula como trifosfatos son añadidos por una enzima, en este caso, la **RNA polimerasa**. Esta enzima cataliza la adición de ribonucleótidos, uno a uno, al extremo 3' de la cadena de RNA en crecimiento. Se mueve en dirección 3' a 5' a lo largo de la cadena molde de DNA, sintetizando la nueva cadena complementaria de ribonucleótidos en la dirección 5' a 3'. Así, la cadena de mRNA es *antiparalela* a la cadena molde de DNA de la cual es transcrita. Es importante señalar que el RNA tiene una secuencia complementaria a la cadena molde de DNA, que es igual a la otra cadena del DNA (denominada codificante), salvo el reemplazo de T por U. Para simplificar y por convención, cuando se informa la secuencia de un gen, se escribe, de izquierda a derecha, la secuencia de la cadena codificante en dirección 5' a 3'.

A diferencia de la DNA polimerasa, la RNA polimerasa no requiere un cebador para comenzar la síntesis de RNA e inicia una nueva cadena simplemente uniendo dos ribonucleótidos.

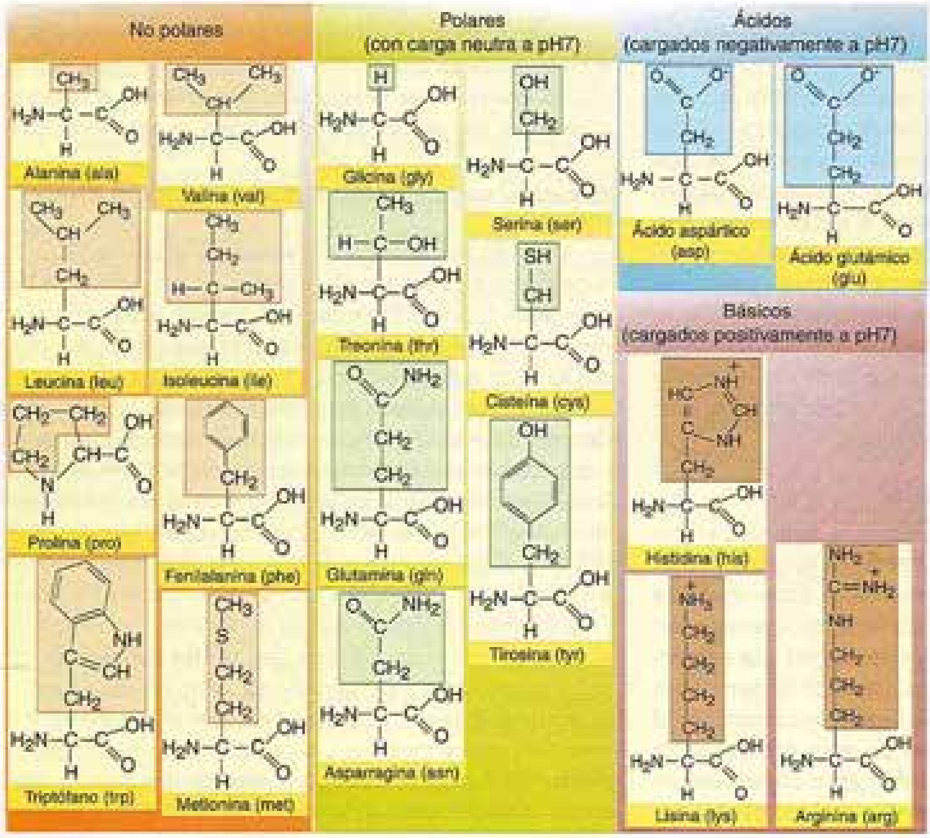
Para iniciar la transcripción, la RNA polimerasa se une al DNA en una secuencia específica denominada **promotor**. Esta secuencia, además de unirse a la RNA polimerasa, define el punto exacto de inicio de la transcripción y la dirección hacia la cual avanzará la RNA polimerasa. Una vez definida la dirección, queda automáticamente establecido cuál

Recuadro 10-2

Se descubren nuevos aminoácidos

Si bien son 20 los aminoácidos comúnmente especificados por el código genético en los seres vivos, en los últimos años dos nuevos aminoácidos se han sumado a la lista. Se trata de la *selenocisteína*, que se descubrió en 1986 y que está presente en procariontes y en animales, incluidos los mamíferos. El otro es la *pirrolisina*, comunicada en 2002 y presente en procariontes. Aunque existen muchos aminoácidos "no corrientes" en las proteínas de varias especies, la mayoría son productos de modificaciones que ocurren luego de la traducción, en alguno de los 20 aminoácidos corrientes. Pero el caso de los dos nuevos aminoácidos es diferente, ya que están codificados directamente en el DNA. Se comprobó que son codificados por alguno de los codones de RNA cuyo significado original, que era detener la adición de aminoácidos, cambió. Éste es un ejemplo de cómo en el curso de la evolución se establecen nuevas características sobre la base del cambio en la función de otras preexistentes.

(a)



(b)



***Fig. 10-4. EL CÓDIGO GENÉTICO. (a)** Los 20 aminoácidos que comúnmente constituyen las proteínas. **(b)** El código genético consiste en 64 combinaciones de tripletes (codones) y sus aminoácidos correspondientes. Los codones que se muestran aquí son los que puede presentar la molécula de mRNA. De los 64 codones, 61 especifican aminoácidos particulares. Los otros 3 codones son señales de detención, que determinan la finalización de la cadena polipeptídica. Dado que los 61 tripletes codifican para 20 aminoácidos, hay codones "sinónimos" como, por ejemplo, los 6 tripletes diferentes que incorporan leucina (la mayoría de los sinónimos, como se puede ver, difieren sólo en el tercer nucleótido). Sin embargo, la afirmación inversa no es válida: cada codón especifica solamente un aminoácido.*

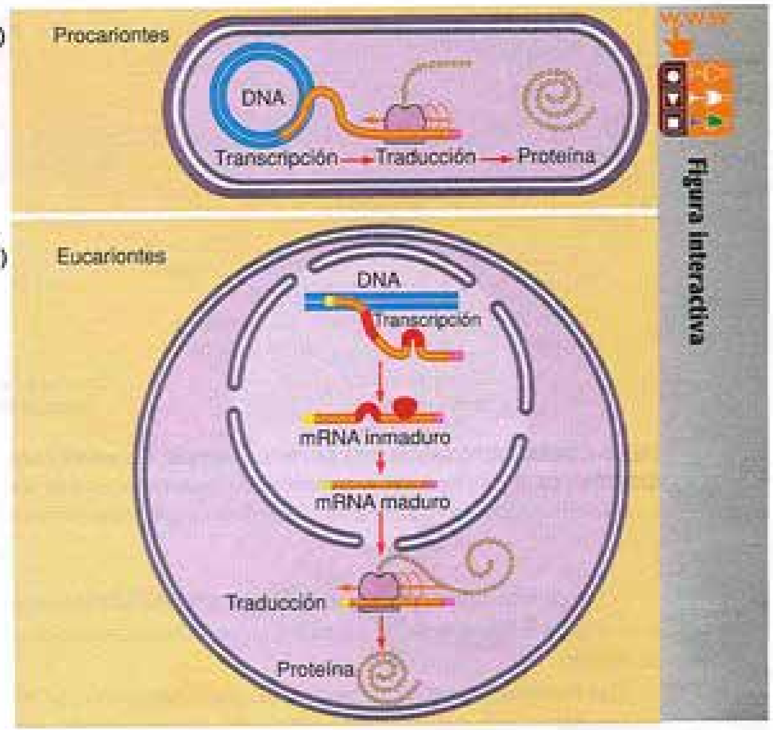


Fig. 10-5. EL FLUJO DE INFORMACIÓN EN PROCARIONTES Y EUCARIONTES. ***(a)*** *En procariontes, el RNA se transcribe a partir de una molécula de DNA circular y, a medida que ocurre la transcripción, se produce la traducción en el mismo compartimiento. Se dice, entonces, que la traducción es cotranscripcional.* ***(b)*** *En eucariontes, la transcripción ocurre en el núcleo. El RNA se transcribe a partir de DNA lineal y luego de sufrir un procesamiento se dirige al citoplasma donde se produce la síntesis de proteínas.*

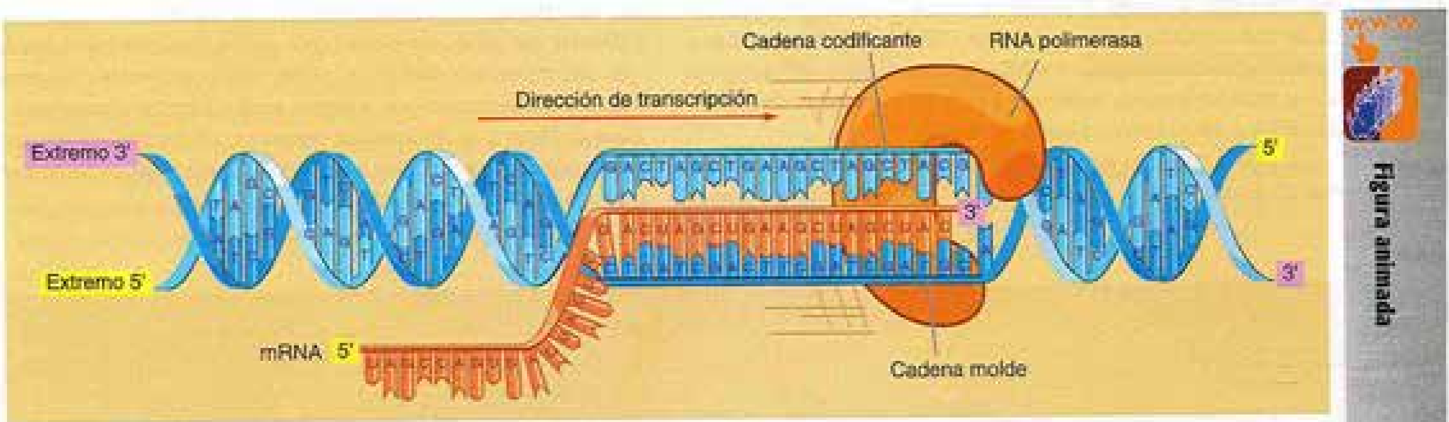


Fig. 10-6. TRANSCRIPCIÓN DEL DNA. *En la región del promotor, punto de unión de la enzima RNA polimerasa, la doble hélice de DNA se abre y, a medida que la RNA polimerasa avanza a lo largo de la molécula de DNA, se separan las dos cadenas. Los ribonucleótidos, que constituyen los bloques estructurales, se ensamblan en la dirección 5' a 3' a medida que la enzima lee la cadena molde de DNA. Nótese que la cadena de RNA recién sintetizada es complementaria, no idéntica, a la cadena molde a partir de la cual se transcribe; su secuencia, sin embargo, es idéntica a la cadena codificante de DNA (no transcrita), excepto por un detalle: en el RNA, la timina (T) se reemplaza por uracilo (U). El RNA recién sintetizado se separa de la cadena molde de DNA.*

de las dos cadenas de la doble hélice de ese gen será la cadena molde y cuál la codificante. Así como para ubicar dos puntos en un mapa se puede decir que uno de ellos está al norte del otro (o, lo que es lo mismo, que el segundo está más al sur que el primero), es posible orientarse a lo largo de un gen: en la terminología de los biólogos moleculares se dice que toda región que se encuentra hacia el extremo 5' de la hebra codificante se encontrará "río arriba" de otra región ubicada hacia el extremo 3' de la hebra codificante (es decir, la segunda se encuentra "río abajo" de la primera).

En el promotor de los eucariontes, en una región localizada unos 30 nucleótidos "río abajo" del nucleótido en el que comienza la transcripción, hay una secuencia conocida como caja TATA cuyo nombre se debe a que es rica en adenina (A) y timina (T). La caja TATA (5'-TATAAAA-3') es importante para determinar con precisión el sitio donde se inicia la transcripción.

Una vez unida al DNA, la RNA polimerasa abre una pequeña región de la doble hélice de manera que quedan expuestos unos pocos nucleótidos. Luego, la enzima va añadiendo ribonucleótidos, moviéndose a lo largo de la cadena molde, desenrollando la hélice y exponiendo así nuevas regiones con las que se aparearán los ribonucleótidos complementarios.

En procariontes, el proceso de elongación de la nueva cadena de mRNA continúa hasta que la enzima encuentra una secuencia especial en la molécula naciente, la *señal de terminación* de la transcripción. En eucariontes, el proceso finaliza cuando el RNA es cortado en una secuencia específica. Profundizaremos en las diferencias entre procariotas y eucariontes más adelante en este capítulo.

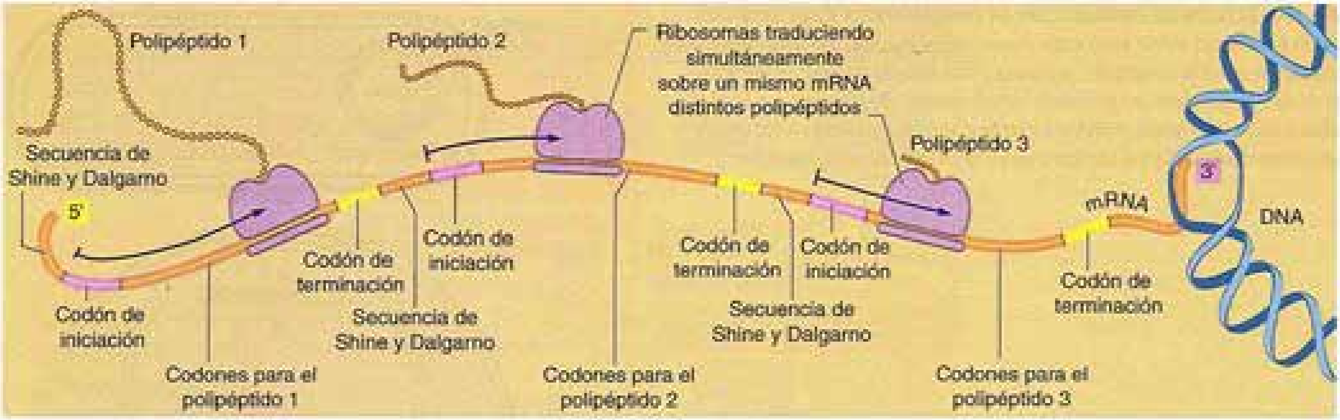


Fig. 10-7. TRANSCRIPCIÓN DEL DNA EN PROCARIONTES: LOS mRNA POLICISTRÓNICOS. *En los procariontes, la transcripción a menudo da por resultado una molécula de mRNA con secuencias que codifican varias cadenas polipeptídicas diferentes (mRNA policistrónico). Cada una de estas secuencias posee sus propios codones de terminación y de iniciación. La traducción en general procede mientras el resto de la molécula de mRNA aún se está sintetizando.*

Cuando finaliza la transcripción, la RNA polimerasa se detiene, libera la cadena de DNA molde y también la recién sintetizada cadena de mRNA.

Las RNA polimerasas no corrigen errores como ocurre con las DNA polimerasas cuando replican el DNA (véase cap. 9, Corrección de errores). Pero esto no resulta un problema, ya que de una misma secuencia de DNA se producen varias copias de RNA; los posibles errores que pudieran aparecer en alguna molécula de RNA afectarían exclusivamente a la molécula proteica sintetizada a partir de la molécula defectuosa de mRNA y, por lo tanto, no serían heredables.

El mRNA transcrito a partir del DNA es la copia activa de la información genética. Con la incorporación de las instrucciones codificadas en el DNA, el mRNA contiene la información de la secuencia de aminoácidos que tendrán las proteínas.

La transcripción en procariontes y eucariontes

Si bien el mecanismo de transcripción es muy similar en eucariontes y procariontes, hay varias diferencias interesantes:

- Mientras que en los eucariontes cada gen se transcribe por separado en una molécula individual de mRNA, en los procariontes los genes que se encuentran en una sucesión en el cromosoma bacteriano, y que codifican para enzimas con funciones relacionadas, se encuentran controlados por un único promotor y, por lo tanto, se transcriben en una única cadena de mRNA (fig 10-7).

Cuadro 10-1. *Diferencias en la transcripción entre eucariontes y procariontes (bacterias)*

	Eucariontes	**Procariontes (bacterias)**
Características generales de la transcripción	Cada gen que codifica proteínas y por ende, cada molécula de mRNA transcrita, codifica un único polipéptido: mRNA monocistrónico La transcripción y la traducción son procesos secuenciales que ocurren en el núcleo y en el citoplasma, respectivamente	Una única molécula de mRNA puede codificar varios polipéptidos: mRNA policistrónico La traducción y la transcripción ocurren en forma acoplada en el mismo (el único) compartimiento celular
RNA polimerasas involucradas	Hay tres RNA polimerasas diferentes: la RNA polimerasa I cataliza la síntesis del precursor del rRNA que formará las subunidades de los ribosomas (28S, 5,8S y 18S). La RNA polimerasa II cataliza la síntesis de todos los mRNA y algunos snRNA. La RNA polimerasa III cataliza la síntesis de los tRNA, un tipo de rRNA (5S) y una variedad de RNA pequeños	Hay una sola RNA polimerasa que cataliza la biosíntesis de los tres tipos de RNA: mRNA, tRNA y rRNA
Secuencias reguladoras de la transcripción	Hay múltiples regiones de control. Algunas secuencias están cerca del sitio de inicio (caja TATA) y otras más distantes	Hay dos secuencias (denominadas secuencias consenso) a -10 y -35 pares de bases desde el sitio de inicio de la transcripción

Galería de imágenes

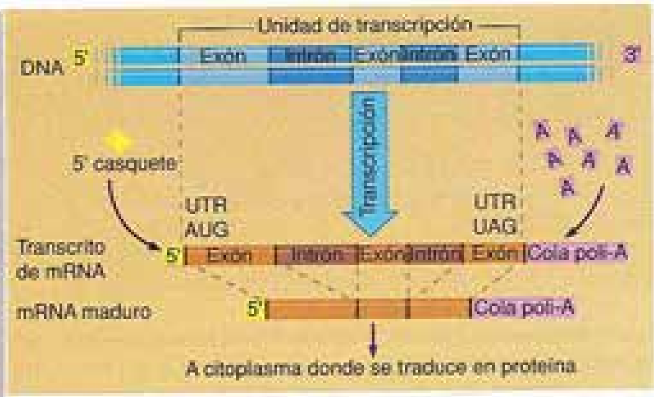


Fig. 10-8. PROCESAMIENTO DEL mRNA EN EUCARIONTES. *La información genética codificada en el DNA se transcribe a una copia de RNA (transcrito primario). Esta copia se modifica en forma cotranscripcional con la adición del casquete 5' (CAP), el corte de los intrones y el empalme de los exones (splicing) y, finalmente, con la adición de la cola de poli-A. A ambos extremos del mensajero hay secuencias no traducibles, denominadas extremos 5'UTR (región no traducible que abarca desde el CAP hasta el codón de iniciación) y extremos 3'UTR (región no traducible que abarca desde el codón de terminación hasta la cola de poli-A). En esta figura, el splicing se produce luego de la adición de la cola de poli-A; sin embargo, muchas veces el proceso de corte y empalme ocurre antes de que haya concluido la transcripción. El mRNA maduro luego se dirige al citoplasma, donde se traduce en proteínas.*

Figura animada

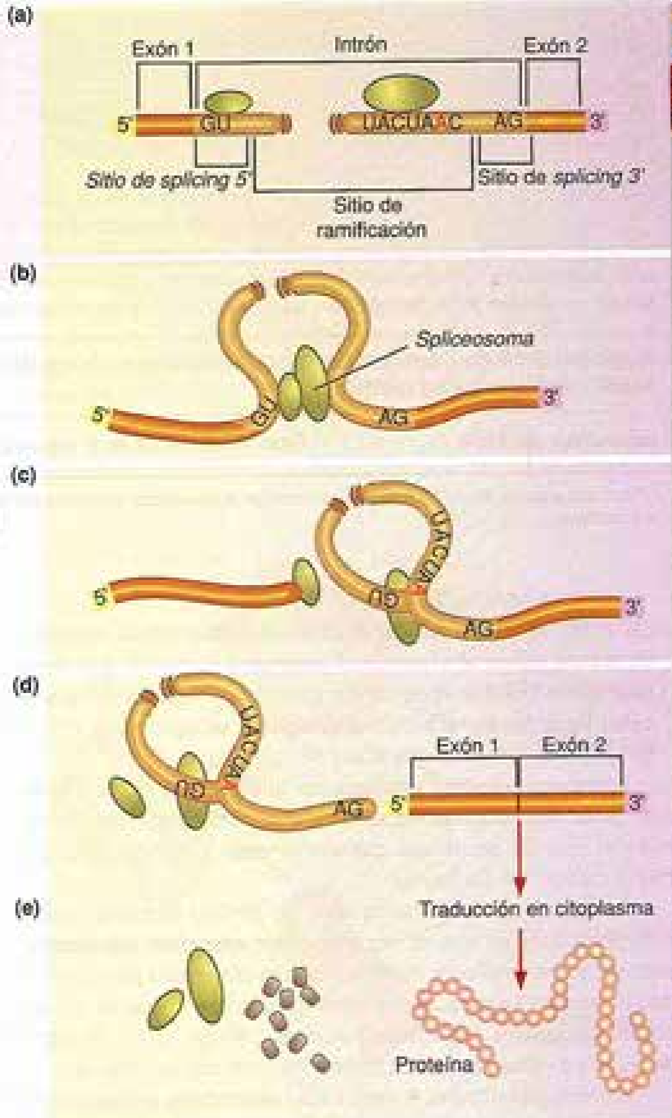


Fig. 10-9. MECANISMO DE CORTE Y EMPALME O SPLICING DE LOS EUCARIONTES. ***(a)*** *Secuencias consenso involucradas en el splicing: el sitio de corte y empalme 5', el sitio de ramificación y el de corte y empalme 3'.* ***(b)*** *Ensamblado del spliceosoma.* ***(c)*** *Corte en el sitio 5' y formación de un lazo.* ***(d)*** *Corte en el sitio 3' y empalme de exones.* ***(e)*** *Degradación de los intrones y desensamblado del spliceosoma.*

- Mientras que en los eucariontes hay tres RNA polimerasas diferentes, en los procariontes una única RNA polimerasa cataliza la biosíntesis de los tres tipos de RNA. En Archaea –un grupo de procariontes diferente de las eubacterias (véase cap. 24)–, la RNA polimerasa tiene varias subunidades, algunas semejantes a las polimerasas de los eucariontes.
- En los eucariontes, la transcripción está regulada por la unión al promotor de **factores de transcripción**, proteínas que han cobrado una importancia fundamental en la comprensión de los patrones de expresión de la información genética, ya que su función permite explicar diversos mecanismos que se describirán a lo largo de esta Sección. También participan otras proteínas reguladoras que se unen a ciertas secuencias de DNA localizadas fuera del promotor (véase cap. 11, El control de la transcripción). En las eubacterias, en cambio, la transcripción comienza cuando una polimerasa que contiene un factor de iniciación se une al promotor. Luego, este factor se libera. En Archaea, el mecanismo de iniciación de la transcripción se asemeja al de los eucariontes y los promotores son similares. En el cuadro 10-1 se analizan con mayor detalle algunas diferencias en la transcripción entre eucariontes y procariontes.

El procesamiento del RNA mensajero

En eucariontes, a medida que transcurre la transcripción, las moléculas de mRNA, llamadas *transcritos primarios*, son modificadas. Esto ocurre antes de que sean transportadas al citoplasma, que es el sitio donde ocurre la traducción. Las modificaciones son varias e incluyen:

- *Adición del CAP.* Un nucleótido modificado (CAP) se añade al extremo 5' del mensajero. Este "casquete" es imprescindible para la unión del mRNA al ribosoma y protege al mRNA de la degradación.
- *Poliadenilación.* En el extremo 3' del mRNA hay una secuencia señal (AAUAAA) a la que se unen factores específicos y la enzima *poli-A polimerasa*. Esta enzima estimula la escisión en un sitio ubicado 10 a 35 nucleótidos hacia el extremo 3' de la señal. Luego, la enzima agrega, de a uno, una cola de ribonucleótidos de adenina (cola de poli-A) y así se genera el extremo 3' del mRNA maduro. Esta cola de poli-A, contiene 200-250 nucleótidos y parecería que influye en la estabilidad y en la capacidad de que los mRNA sean traducidos en el citoplasma.
- *Corte y empalme* o *splicing*. Durante la transcripción, el mRNA sufre un proceso de corte y eliminación de secuencias, llamadas **intrones**, y el posterior empalme de las secuencias restantes, los **exones** (fig. 10-8). En un primer paso se unen al mRNA inmaduro unas pequeñas partículas de RNA nucleares asociadas con proteínas denominadas snRNP (del inglés, *small nuclear ribonucleo-protein particles*).

Cuadro 10-2. *Otros tipos de RNA de la célula eucarionte**	
RNA nucleares pequeños ***Small nuclear RNA* (snRNA)**	Son parte estructural y tienen función catalítica en los spliceosomas. Ayudan en las reacciones de empalme durante el *splicing*
SRP RNA	Son componentes de las partículas de reconocimiento de la señal que conduce al ribosoma con el péptido en formación hacia la membrana del RER
RNA nucleolares pequeños ***Small nucleolar RNA* (snoRNA)**	Tienen diversas funciones celulares, entre ellas, el procesamiento del pre-rRNA transcrito que formará las subunidades de los ribosomas
Pequeños RNA de interferencia ***Small interfering RNA* (siRNA)**	Están involucrados en la regulación de la expresión génica
microRNA (miRNA)	Están involucrados en la regulación de la expresión génica

* Estos son algunos de los RNA que se conocen en la actualidad; constantemente se descubren nuevos RNA y su clasificación y nomenclatura cambian en forma continua.

Las snRNP se unen a secuencias cortas ubicadas entre los intrones y los exones. Luego se añaden más proteínas y forman un gran complejo con el RNA que se denomina *spliceosoma*. Además de desempeñar funciones de reconocimiento de esas secuencias, las snRNP llevan a cabo funciones catalíticas (fig. 10-9).

El proceso de *splicing*, catalizado por *spliceosomas*, ocurre sólo en organismos eucariotas. Las secuencias que se eliminan son los intrones, mientras que las secuencias que permanecen y forman parte del mRNA maduro son los exones.

En muchos casos, un mismo transcrito primario puede ser procesado por *splicing* en más de una forma. Este **empalme alternativo** permite obtener moléculas de mRNA maduro diferentes a partir de moléculas de mRNA inmaduro originalmente idénticas, lo cual da por resultado polipéptidos con distintas funciones (fig. 10-10). En estos casos, uno o varios exones son eliminados junto con los intrones.

El investigador Thomas R. Cech y sus colaboradores, en los Estados Unidos, estudiando el *splicing* del rRNA en un ciliado de agua dulce llamado *Tetrahymena*, encontraron que en estos organismos unicelulares eucariontes el propio intrón del rRNA inmaduro actúa como catalizador de la escisión y el empalme, es decir, se produce un empalme *autocatalítico*. Esta secuencia de RNA se pliega formando una estructura compleja que funciona como enzima, que se ha denominado *ribozima*. Se han encontrado otros ejemplos de empalme autocatalítico en varios organismos, en RNA codificados por genes mitocondriales o de cloroplastos, en algunos genes nucleares de eucariontes unicelulares y en algunos genes de bacteriófagos, pero no en eucariontes multicelulares.

La traducción: del RNA al polipéptido

Una vez sintetizados los mRNA, tiene lugar la siguiente etapa en el flujo de información, la traducción.

La traducción es la conversión de la secuencia de nucleótidos del RNA en la secuencia de aminoácidos de un polipéptido.

Los participantes clave en el proceso de traducción son: los mRNA, que ya hemos analizado, los RNA ribosómicos (rRNA) y los RNA de transferencia (tRNA). Si bien los tres tipos de RNA difieren tanto en su estructura como en su función, todos se transcriben de la misma manera. En el cuadro 10-2 se detallan otros tipos de RNA de la célula eucarionte.

El RNA ribosómico y los ribosomas

El rRNA forma los ribosomas, partículas que consisten en una aglomeración de varias moléculas de rRNA diferentes asociadas con un grupo de aproximadamente 50 proteínas. Cada ribosoma es una gran maquinaria de síntesis de polipéptidos y está constituido por dos subunidades de diferente tamaño (fig. 10-11).

Durante la síntesis de polipéptidos, el mRNA que transporta el mensaje y los tRNA que cargan los aminoácidos se unen a las subunidades más pequeñas. La subunidad de mayor tamaño se agrega después y su función es catalizar la formación de la unión peptídica entre los aminoácidos (véase Apéndice 2). Existen tres sitios en la subunidad mayor a los que se une el tRNA: el sitio A (aminoacílico), el sitio P (peptidílico) y el sitio E (del inglés *exit*, salida).

La longitud de las moléculas de rRNA y la cantidad de proteínas de cada subunidad son diferentes en procariontes y eucariontes, por lo que los ribosomas son de tamaños distintos en estos dos tipos de organismos. A pesar de estas diferencias, los ribosomas de todos los organismos son similares en estructura y función.

El RNA de transferencia, un adaptador entre los aminoácidos y el mRNA

Los tRNA son moléculas relativamente pequeñas, de 70 a 90 nucleótidos, cada una con dos sitios de unión. Uno de ellos, el **anticodón**, se aparea al codón de la molécula de mRNA. El otro sitio, que se encuentra en el extremo 3' del tRNA, se acopla a un aminoácido particular en forma muy específica. Así, las moléculas de tRNA permiten que los aminoácidos se alineen de acuerdo con la secuencia de nucleótidos del mRNA, con lo que se constituye el eslabón entre los ácidos nucleicos y las proteínas.

Todas las moléculas de tRNA presentan una estructura secundaria característica, similar a una hoja de trébol. Algunas regiones de la molécula incluso se aparean y forman regiones de doble cadena (fig. 10-12). Este plegamiento determina una estructura tridimensional esencial para la función de los tRNA.

La unión de cada molécula de tRNA a su aminoácido depende de un grupo de enzimas, las *aminoacil-tRNA sintetasas*. La precisión de es-

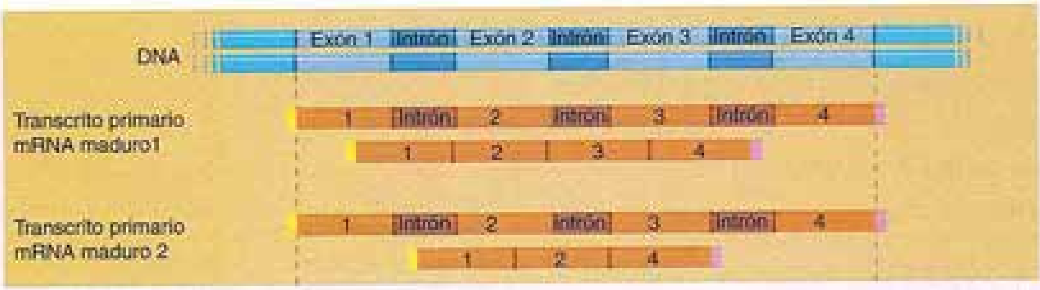


Fig. 10-10. EMPALME ALTERNATIVO DE UN MISMO TRANSCRITO PRIMARIO. *El splicing de un transcrito primario puede dar por resultado diferentes mRNA maduros, según qué secuencias sean eliminadas durante el proceso. En el primer ejemplo de la figura se escinden sólo los intrones, mientras que en el segundo ejemplo se escinde además un exón (en este caso el exón 3). Este proceso se denomina splicing alternativo y da por resultado la síntesis de polipéptidos diferentes a partir de la información codificada por un mismo gen.*

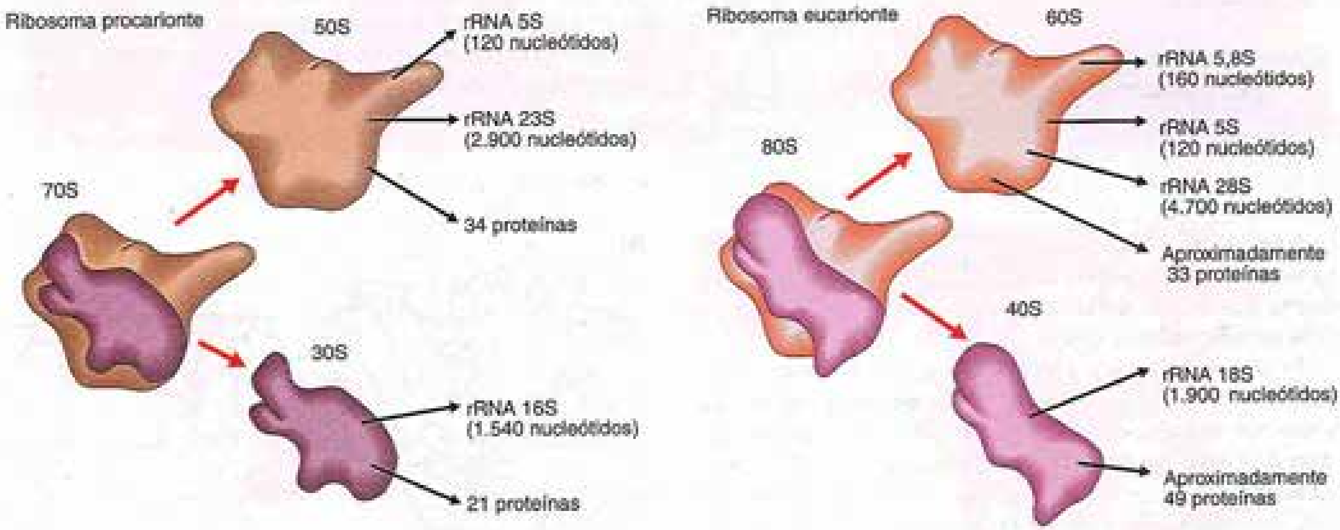


Fig. 10-11. ESTRUCTURA DE LOS RIBOSOMAS.

ta unión es crucial ya que determinará que el aminoácido adecuado se ubique en el lugar correcto dentro de la secuencia del polipéptido que se está sintetizando.

Hay por lo menos 20 aminoacil-tRNA sintetasas diferentes, una o más para cada uno de los veinte aminoácidos que normalmente forman parte de las proteínas. Cada una de estas enzimas tiene un sitio de unión para un aminoácido particular y otro para su molécula de tRNA correspondiente y cataliza la unión entre ambos.

El complejo entre el aminoácido y su tRNA correspondiente se denomina *aminoacil-tRNA*. Una vez formado, cada aminoacil-tRNA se une a la molécula de mRNA apareando su anticodón con el codón del mRNA en forma antiparalela. Así, el tRNA coloca al aminoácido específico en su lugar. Luego, sólo cuando se hubo formado un nuevo enlace entre el aminoácido recién llegado y el último aminoácido de la cadena polipeptídica en crecimiento, se rompe el enlace entre el tRNA y el aminoácido, la molécula de tRNA se libera y queda disponible para unirse a un nuevo aminoácido y así repetir el ciclo.

Hemos presentado a los tres participantes clave en la síntesis de polipéptidos y discutido brevemente sus funciones. A continuación analizaremos cómo la información contenida en la secuencia de DNA finalmente se materializa en las complejas estructuras que son los polipéptidos.

El proceso de síntesis de polipéptidos

El proceso de síntesis de un polipéptido presenta una diferencia fundamental entre procariontes y eucariontes. En los procariontes, los ribosomas se unen a una molécula de mRNA en crecimiento y su traducción a proteína comienza aun antes de que se haya completado la transcripción. Por el contrario, en los eucariontes, la transcripción y la traducción están separadas no sólo en el tiempo, sino también en el espacio: la transcripción ocurre en el núcleo y la traducción en el citoplasma. Más allá de esta diferencia, los siguientes pasos del proceso son muy similares. Indicaremos las instancias en que los procesos difieren.

La síntesis de polipéptidos ocurre en tres etapas: la *iniciación*, la *elongación* y la *terminación*, que se esquematizan en la figura 10-13 (recuadro 10-3, *Algunas diferencias entre bacterias y eucariontes*).

La iniciación de la síntesis

La síntesis de un polipéptido comienza con la formación del com-

Recuadro 10-3

Algunas diferencias entre bacterias y eucariontes

La identificación del sitio de iniciación

- En bacterias, la síntesis de proteínas requiere una secuencia del mRNA llamada secuencia de Shine y Dalgarno ubicada "río arriba" del codón iniciador AUG. Esta secuencia aparea sus bases con una secuencia del rRNA de la subunidad menor del ribosoma y así determina la localización precisa del codón iniciador.

- En eucariontes, el codón de iniciación es identificado a través del "casquete" CAP, luego del "barrido" que hace la subunidad menor del ribosoma desde el extremo 5' del mRNA. El tRNA iniciador primero se ubica en el sitio P de la subunidad menor del ribosoma; luego se liberan los factores de iniciación y la subunidad ribosómica mayor se une a la subunidad menor.

El primer aminoácido de la secuencia

- En eucariontes y en Archaea, el codón iniciador tiene la secuencia (5')-AUG-(3'), que es complementaria a la secuencia del anticodón del tRNA iniciador (3')-UAC-(5'). Como indica el código genético (véase fig. 10-4), este codón corresponde al aminoácido metionina. Por lo tanto, en estos organismos, todos los polipéptidos comienzan con metionina. Ello probablemente se relaciona con la proximidad evolutiva de estos dos grandes grupos.

- En bacterias, el tRNA iniciador no lleva el aminoácido metionina, sino una forma modificada, la formil-metionina. En bacterias, por lo tanto, el primer aminoácido de la cadena polipeptídica naciente es la formil-metionina.

Pero, como sabemos, no todos los polipéptidos comienzan con el mismo aminoácido. Esto se explica porque en muchos casos el primer aminoácido o la primera porción del polipéptido es eliminado posteriormente por una enzima.

(a) (b)

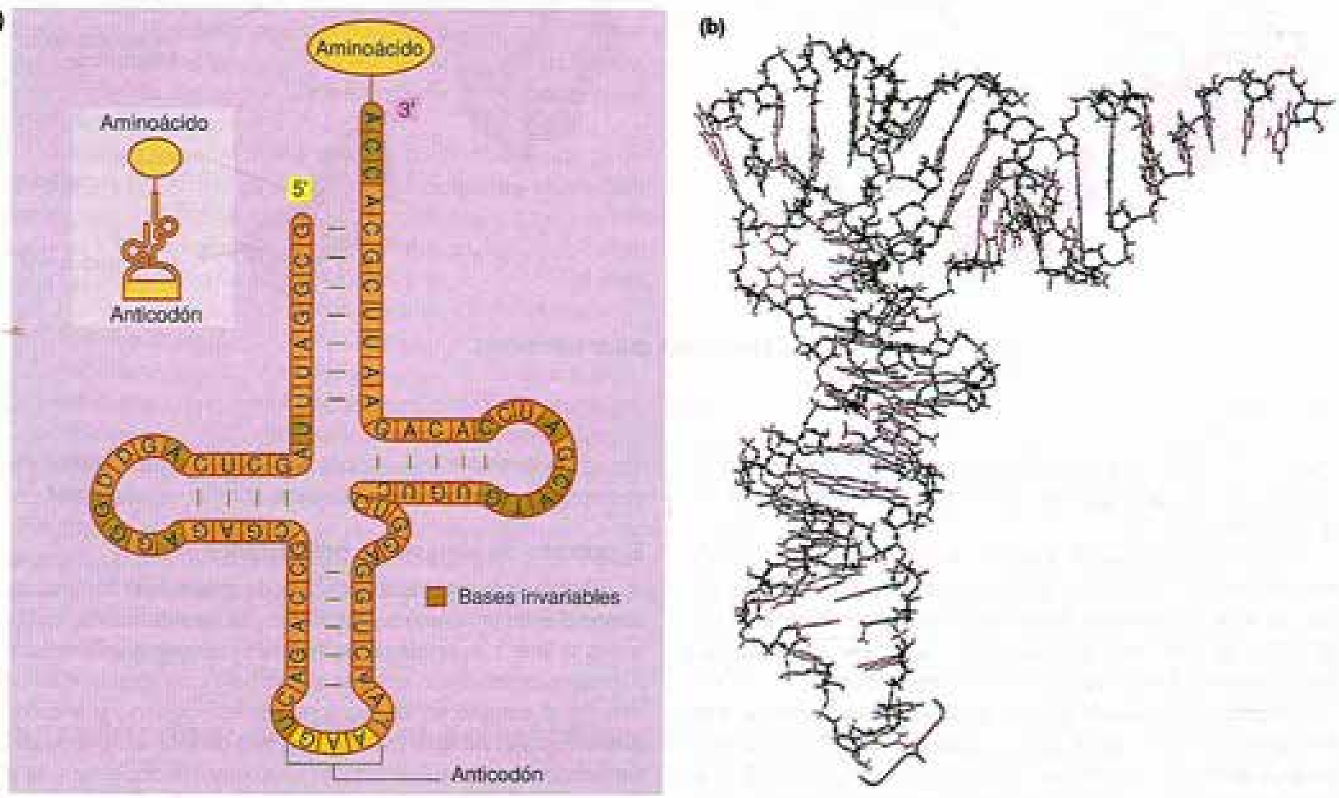


Fig. 10-12. ESTRUCTURA TRIDIMENSIONAL DEL tRNA. (a) *Modelo de la estructura de una molécula de tRNA basado en un análisis de difracción de rayos X. Cada tRNA consiste en aproximadamente 80 nucleótidos unidos en una cadena única. La cadena siempre termina en una secuencia (5')-CCA-(3'), extremo en el que se une el aminoácido específico para este tRNA. Algunos nucleótidos son comunes a todos los tRNA. Los otros nucleótidos varían de acuerdo con cada tRNA particular. Los símbolos D, γ, ψ y T representan nucleótidos no habituales, característicos de las moléculas de tRNA. Estos nucleótidos son derivados de nucleótidos corrientes que, luego de la transcripción de los tRNA a partir del DNA, sufren modificaciones en sus bases nitrogenadas. Algunos de los nucleótidos están unidos entre sí por puentes de hidrógeno, según se indica con guiones. En algunas regiones, los nucleótidos no apareados forman asas o bucles. Tres de los nucleótidos en el asa de la parte inferior del diagrama forman el anticodón que se aparea con un codón de la molécula de mRNA.* ***(b)*** *La molécula se pliega sobre sí misma y produce esta estructura tridimensional.*

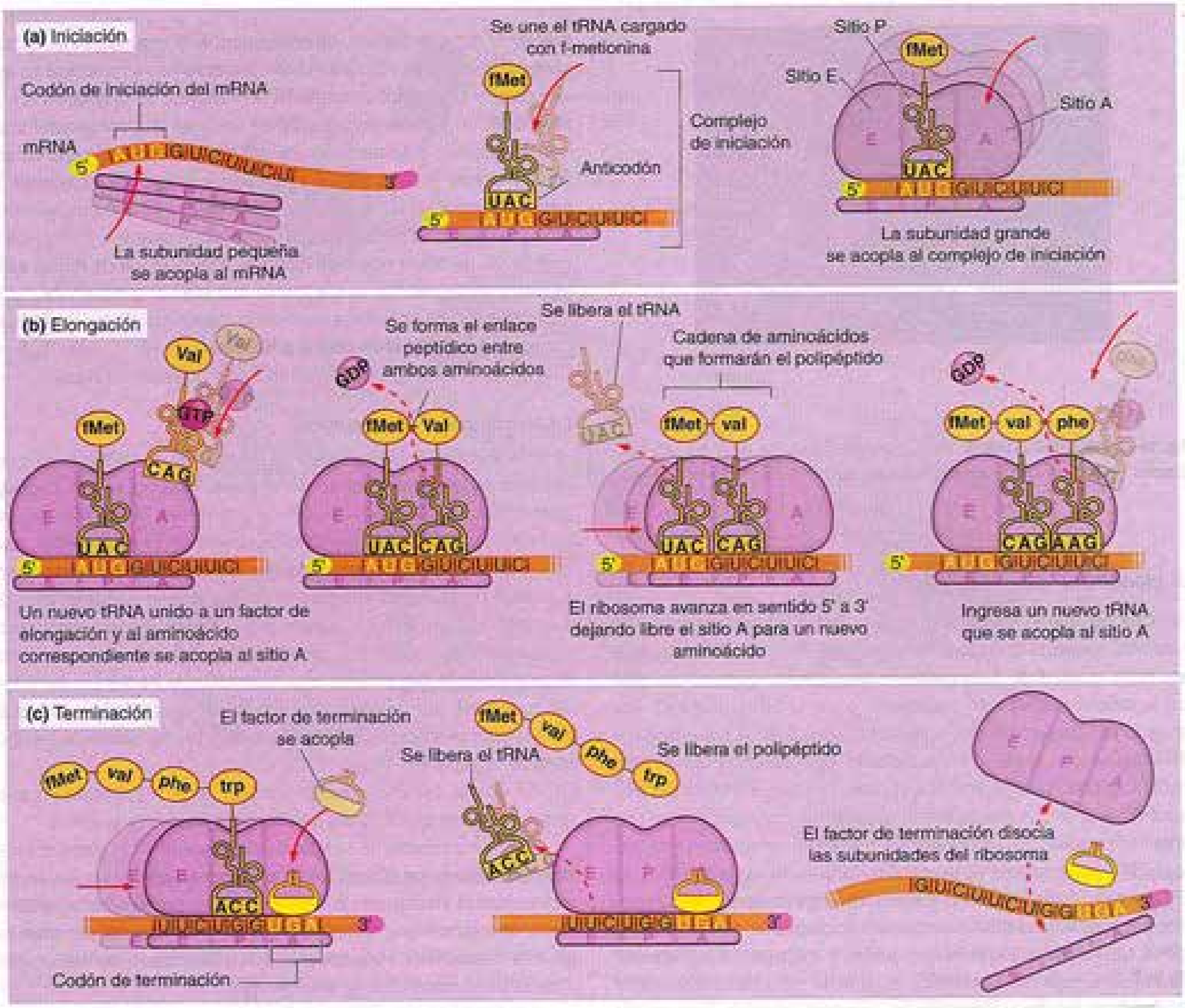


Fig. 10-13. SÍNTESIS DE UN POLIPÉPTIDO EN PROCARIONTES. (a) *Iniciación. La subunidad ribosómica más pequeña (menor) se une al extremo 5' de una molécula de mRNA. La primera molécula de tRNA, que lleva el aminoácido modificado fMet, se acopla con el codón iniciador AUG de la molécula de mRNA. La subunidad ribosómica más grande (mayor) se ubica en su lugar, el complejo tRNA-fMet ocupa el sitio P (peptídico). El complejo de iniciación ahora está completo.* **(b)** *Elongación. Un segundo tRNA, cargando su aminoácido correspondiente, valina en este caso, se coloca en el sitio A y su anticodón se acopla con el mRNA. Para que el aminoacil-tRNA ingrese en el sitio A debe unirse antes a una proteína llamada factor de elongación, que en su forma activa está unido al GTP. Al aparearse el tRNA con el mRNA, se dispara la hidrólisis del GTP por parte del factor de elongación, que luego se disocia, lo cual permite que el aminoacil-tRNA permanezca unido por un período corto al mRNA. A continuación se forma un enlace peptídico entre los dos aminoácidos reunidos en el ribosoma. Al mismo tiempo, el enlace entre el primer aminoácido y su tRNA se rompe. El ribosoma se mueve entonces a lo largo de la cadena de mRNA en dirección 5' a 3'. El segundo tRNA, con el dipéptido unido, se mueve desde el sitio A al sitio P y el primer tRNA pasa al sitio E y luego se desprende del ribosoma. Un tercer aminoacil-tRNA, que en este caso porta el aminoácido fenilalanina, se coloca en el sitio A y se forma otro enlace peptídico. La cadena peptídica naciente siempre está unida al tRNA que se está moviendo del sitio A al sitio P y el tRNA entrante que lleva el siguiente aminoácido siempre ocupa el sitio A. Este paso se repite una y otra vez hasta que se completa el polipéptido.* **(c)** *Terminación. Cuando el ribosoma alcanza un codón de terminación (en este ejemplo, UGA), el sitio A es ocupado por factores de liberación que hacen que la cadena polipeptídica se escinda del último tRNA y que las dos subunidades del ribosoma se disocien.*

Figura animada

plejo de iniciación, que consta de la subunidad ribosómica pequeña, el mRNA y el tRNA iniciador (fig. 10-13a). La subunidad ribosómica menor se acopla a una cadena de mRNA cerca de su extremo 5'. Luego, el primer tRNA (tRNA iniciador) aparea su anticodón con el primer codón del mRNA (codón iniciador). La formación del complejo de iniciación requiere proteínas adicionales, los *factores de iniciación*, que se encuentran en la subunidad menor del ribosoma.

La energía para este paso la suministra la hidrólisis del trifosfato de guanosina (GTP).

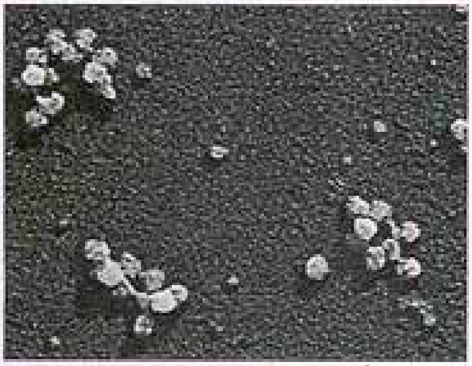


Fig. 10-14. POLIRRIBOSOMAS. *Microfotografía electrónica que muestra grupos de ribosomas –llamados o polirribosomas o polisomas– que leen la misma cadena de mRNA.*

La elongación del polipéptido

Una vez que el ribosoma completo se ensambló en el codón de iniciación, comienza la etapa de *elongación* (fig. 10-13b). Durante esta etapa, el sitio A del ribosoma (cuyo sitio P está ocupado por un tRNA con la cadena peptídica en crecimiento o por el tRNA iniciador), será ocupado transitoriamente por sucesivos aminoacil-tRNA. Los aminoacil-tRNA que ocupen el sitio A serán aquellos cuyo anticodón sea complementario al codón que queda expuesto en ese sitio. La entrada del aminoacil-tRNA al sitio A del ribosoma requiere su unión previa con una proteína llamada *factor de elongación*, que en su forma activa está unida al GTP. Al aparearse el tRNA con el mRNA, se dispara la hidrólisis del GTP por parte del factor de elongación que luego se disocia, lo cual permite que el aminoacil-tRNA permanezca unido por un período corto al mRNA. Cuando tanto los sitios A como los P están ocupados, la peptidiltransferasa, cuya actividad reside en el rRNA de la subunidad mayor del ribosoma, cataliza la formación de un enlace peptídico entre los dos aminoácidos acoplando el primero al segundo. Esto significa que el ribosoma es en realidad una gran ribozima.

El primer tRNA se desplaza hacia el sitio de salida E y luego se libera. El ribosoma se mueve un codón a lo largo de la cadena de mRNA, es decir, se trasloca; en consecuencia, el segundo tRNA, al cual ahora se encuentran acoplados la formil-metionina (o metionina en eucariontes) y el segundo aminoácido, se transfiere de la posición A a la posición P. Un tercer aminoacil-tRNA se ubica en la ahora vacante posición A, apareado al tercer codón del mRNA, y se repite el paso. La posición P acepta al tRNA que porta la cadena polipeptídica creciente; la posición A acepta al tRNA que porta el nuevo aminoácido que será añadido a la cadena. A medida que el ribosoma se mueve a lo largo de la cadena del mRNA, la porción iniciadora de la molécula de mRNA es liberada y otro ribosoma puede formar con ella un complejo de iniciación. Un grupo de ribosomas que leen la misma molécula de mRNA se conoce como **polirribosoma** o **polisoma** (fig. 10-14) (recuadro 10-4, *Un ataque a la síntesis proteica: los antibióticos*).

La terminación de la síntesis

Hacia el final de la secuencia de la molécula de mRNA, hay un codón que actúa como *señal de terminación*. Se conocen tres codones de terminación –UAG, UAA y UGA– y con frecuencia hay más de uno presente hacia el final de un mRNA dado. No existe ningún tRNA cuyo anticodón se aparee con estos codones, de manera que no entrará ningún tRNA al sitio A para aparearse con ellos. Existen ciertos factores de liberación que se unen a cualquier codón de terminación que alcanza el sitio A del ribosoma. Estas proteínas alteran la actividad de la peptidiltransferasa, lo que provoca que el polipéptido se separe del tRNA. Así, cuando se alcanza un codón de terminación, se detiene la traducción, la cadena polipeptídica se desprende y las dos subunidades ribosómicas se separan (fig. 10-13c).

Se estima que *E. coli* puede sintetizar hasta 3.000 proteínas diferentes, cada una de las cuales se ensambla de la misma forma.

En los eucariontes, la síntesis de proteínas se inicia siempre en el citosol, en ribosomas "libres". Las proteínas destinadas al núcleo, las mitocondrias, los cloroplastos o los peroxisomas poseen ciertas secuencias aminoacídicas que funcionan como "señales" que les permiten llegar a su destino final, a través de los poros nucleares o por traslocación a través de la membrana de las organelas.

Las proteínas que forman parte del sistema de endomembranas (RE, Golgi, lisosomas), de la membrana plasmática o las que van a ser secretadas fuera de la célula son sintetizadas por ribosomas asociados con el retículo endoplasmático rugoso. Todas estas proteínas comienzan a sintetizarse en los ribosomas libres y tienen una misma secuen-

Recuadro 10-4

Un ataque a la síntesis proteica: los antibióticos

Los antibióticos son sustancias que producen ciertos microorganismos, hongos y bacterias, que operan como defensa contra otros microorganismos. Desde el hallazgo de la penicilina en 1929 por el médico inglés Alexander Fleming (1881-1955) (véase cap. 24, ensayo 24-3), investigadores de todo el mundo se han dedicado a la búsqueda de nuevos antibióticos más eficientes, cuyo modo de acción se aprovecha de las diferencias entre la fisiología bacteriana y animal, de modo de afectar diferencialmente solo a las células bacterianas.

Algunos inhiben la síntesis de una nueva pared bacteriana de manera que las bacterias no pueden reproducirse. Otros se unen de manera específica a proteínas ribosómicas bacterianas e inhiben ciertos pasos de la síntesis de proteínas. Así, por ejemplo, la estreptomicina inhibe la iniciación de la traducción, la tetraciclina, la unión del tRNA al ribosoma y el cloranfenicol, la formación de enlaces peptídicos.

Los antibióticos que actúan sobre los ribosomas son específicos, ya sea para organismos procariontes o para organismos eucariontes. Esto se debe a las diferencias que, como vimos en la figura 10-11, existen entre ambos tipos de ribosomas. Justamente por eso es posible tratar con estos antibióticos una infección bacteriana sin alterar la síntesis proteica del organismo hospedador.

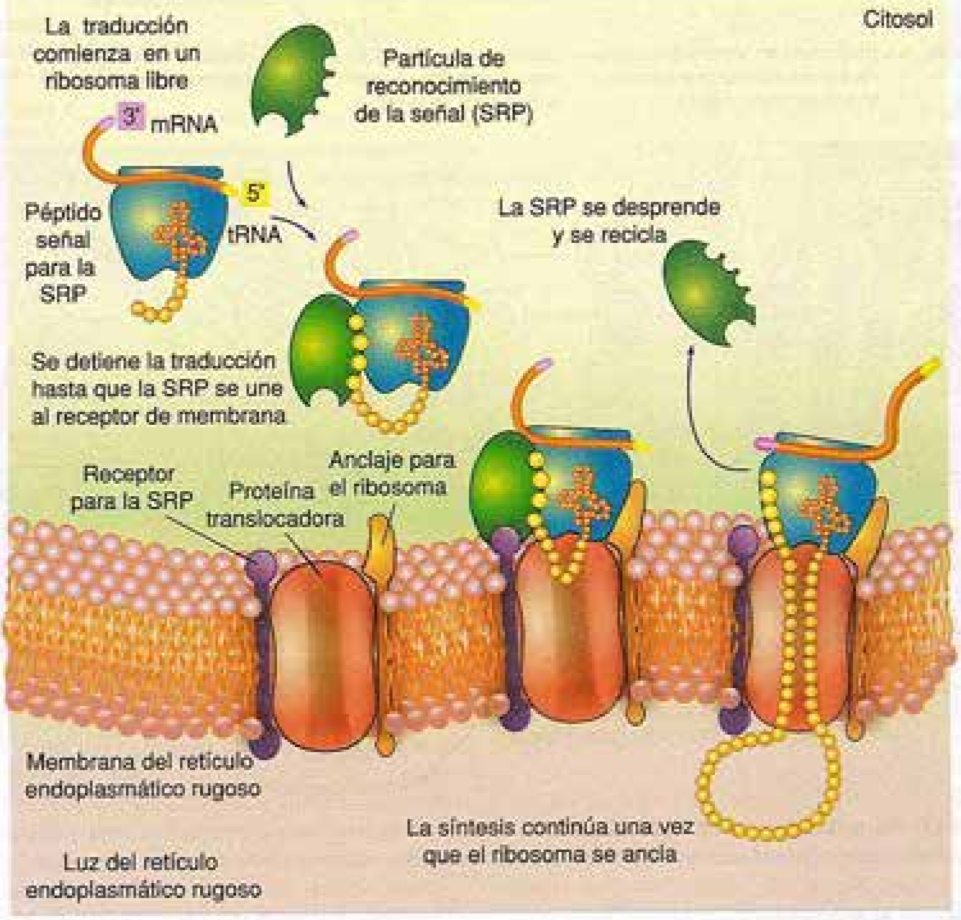


Figura animada

Fig. 10-15. SÍNTESIS DE PROTEÍNAS EN EL RETÍCULO ENDOPLASMÁTICO RUGOSO. *Cuando se inicia la traducción de proteínas que formarán parte del sistema de endomembranas, o de la membrana plasmática, o bien proteínas que serán exportadas, el péptido señal, apenas sintetizado, es reconocido por un complejo llamado SRP (partícula de reconocimiento de la señal). Este complejo está formado por un RNA asociado con proteínas. La unión de la SRP al péptido naciente frena la síntesis de esa proteína y conduce al ribosoma hasta la membrana del RER, donde queda anclado hasta que finaliza la traducción. Entonces, la síntesis se reinicia y la proteína es traslocada en forma simultánea al interior del RER a través de un canal hidrófilo. Una vez traslocada, la proteína sufre varias modificaciones: el péptido señal es eliminado y la proteína es glucosilada, es decir, se le añade una cadena compleja de hidratos de carbono; luego se pliega para tomar su conformación final. La proteína es transportada luego a través de vesículas al complejo de Golgi, donde se completa y modifica su glucosilación y es empaquetada en vesículas que la transportan, de acuerdo con otras señales en su secuencia, a su destino final: lisosomas, membrana plasmática, medio externo o sistema de endomembranas.*

cia señal que las dirige al retículo endoplasmático. Una vez allí se traslocan a su interior, el lumen (figs. 10-15 y 10-16).

Durante la síntesis, las cadenas polipeptídicas comienzan a plegarse. En muchos casos, un grupo de proteínas denominadas *chaperonas* –nombre que se da a las damas de compañía– ayudan al plegamiento correcto. Existen dos tipos de chaperonas: un grupo denominado *chaperonas moleculares* que, con gasto de energía, se unen y estabilizan las proteínas en formación, e impiden además su degradación; otro grupo, denominado *chaperoninas*, facilita el plegamiento.

Una vez completada la síntesis, las proteínas viajan desde el lumen hacia el medio extracelular o bien hacia los diferentes compartimientos del sistema de endomembranas si disponen de las señales o las "etiquetas" correspondientes. Por sus investigaciones sobre las señales que dirigen las proteínas, el biólogo celular alemán Günter Blobel recibió el Premio Nobel de Medicina en 1999.

La vida media de las proteínas intracelulares varía desde unos minutos, como las ciclinas que intervienen en la mitosis, hasta toda la vida del organismo, como es el caso de las proteínas que forman el cristalino del ojo. Las células poseen varias vías para degradar proteínas mal plegadas o desnaturalizadas, proteínas en exceso o proteínas extrañas. Como vimos en el capítulo 2, una de las vías de degradación es la que ocurre dentro de los lisosomas. Otra vía, que ocurre en el citosol, es la mediada por *ubiquitina*, un polipéptido que recibe ese nombre porque tiene la cualidad de encontrarse en todas partes. En esta vía citosólica, ante una secuencia señal que posee la proteína que se ha de degradar, se adicionan enzimáticamente varias moléculas de ubiquitina, que forman una cadena. Esta cadena dirige a la proteína hacia un complejo voluminoso y cilíndrico denominado *proteasoma*, donde la proteína se escinde en numerosos fragmentos peptídicos (fig. 10-17).

Es sorprendente pensar que, en este mismo momento, el preciso y armonioso proceso de traducción, plegamiento y degradación está ocurriendo en todas las células de nuestro organismo.

Como ya mencionamos, el DNA tiene la información para la síntesis de proteínas y las proteínas, a su vez, como enzimas, participan en

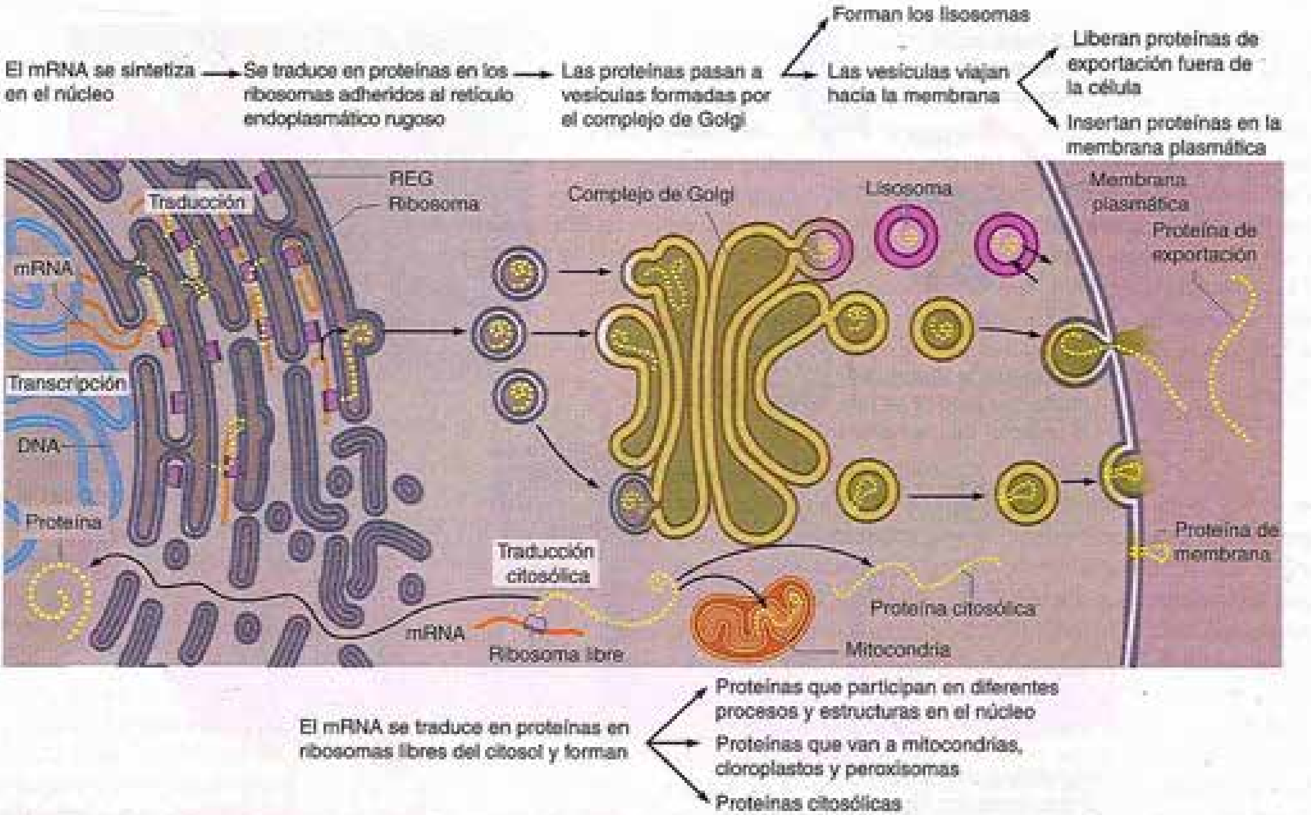


Fig. 10-16. CAMINO DE LAS PROTEÍNAS DENTRO DE LA CÉLULA. *Resumen del camino de las proteínas que se sintetizan en el retículo endoplasmático rugoso o en ribosomas libres. En esta figura, los ribosomas en los que se están sintetizando proteínas no están dibujados a escala. En realidad, son mucho más pequeños.*

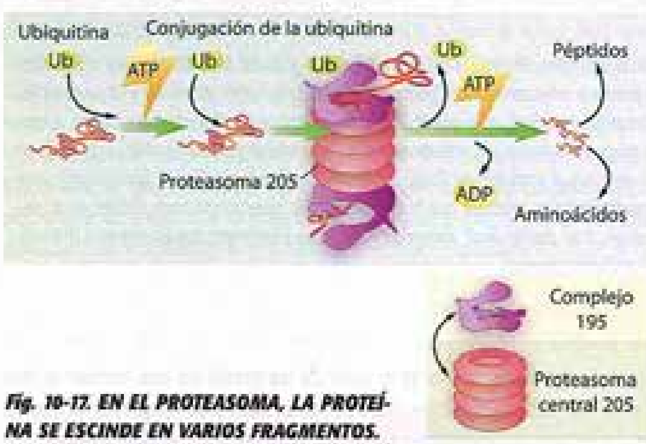


Fig. 10-17. EN EL PROTEASOMA, LA PROTEÍNA SE ESCINDE EN VARIOS FRAGMENTOS.

la síntesis de DNA y de RNA. Parece poco probable que puedan existir unos sin los otros. Sin embargo, como vimos en el capítulo 1, en épocas prebióticas habría existido un "mundo de RNA" en el cual los RNA habrían tenido capacidad catalítica, conservada hoy en las ribozimas, y habrían llevado a cabo su propia duplicación.

Una redefinición de las mutaciones

Con el proceso de la síntesis de proteínas en mente, volvamos al código genético y consideremos algunas de las grandes implicaciones de este código y de su traducción.

Un ejemplo interesante lo provee la anemia falciforme. En esta enfermedad, la hemoglobina, proteína que forma los glóbulos rojos, es defectuosa. La hemoglobina normal contiene ácido glutámico en una posición determinada de la secuencia de la proteína; la hemoglobina presente en la anemia falciforme contiene valina en esa misma posición. La diferencia entre los codones de mRNA para el ácido glutámico y la valina es un único nucleótido: en el mRNA, GAA o GAG especifican el ácido glutámico (glu) y GUU, GUC, GUA o GUG especifican la valina (val) (véase fig. 10-4). Por lo tanto, la diferencia entre los dos aminoácidos se debe al reemplazo de una adenina por un uracilo.

Como vimos en el capítulo 8, de Vries, hace más de 100 años, definió la mutación en función de características que aparecen en el fenotipo. A la luz del conocimiento actual, la definición es algo diferente:

Una mutación es un cambio en la secuencia o en el número de nucleótidos en el DNA de una célula.

Las mutaciones que ocurren en los gametos –o en las células que originan gametos– se transmiten a generaciones futuras. Las mutaciones que ocurren en las células somáticas sólo se transmiten a las células hijas que se originan por mitosis y citocinesis.

La mayoría de las mutaciones implican solamente la sustitución de nucleótidos y reciben el nombre de *mutaciones puntuales*. Como ocurre en la anemia falciforme, una mutación puntual puede producir cambios en la secuencia de aminoácidos de la proteína resultante. Otros cambios en una proteína son el resultado de la sustracción (deleción) o la adición de nucleótidos dentro del gen que la codifica. Cuando es-

Ensayo 10-2

La diversidad de conceptos de gen

En los sistemas biológicos, como en otros sistemas complejos, debido a la multiplicidad de conexiones, la delimitación de las unidades de estudio sólo se puede hacer una vez definido apropiadamente el "todo". Sin embargo, en el estudio de los sistemas vivos, a veces es posible separar las partes y otras veces, no. Se podría decir que no existen reglas universales para segmentar a los organismos.

En diciembre de 2001, la revista francesa *La Recherche* publicó un artículo en el que expone las diferentes concepciones de gen que los científicos tienen en la actualidad. Entre ellas se pueden encontrar las siguientes:

- "En los años 1970, cuando empecé a enseñar genética, teníamos aproximadamente 11 conceptos de gen. En esa época, habíamos tratado de nombrar el objeto correspondiente a cada una de estas definiciones: la unidad de transcripción (el cistrón), la unidad de recombinación, de mutación... Era una tarea desesperada. Como diría el físico Richard Feymann: 'Estoy decidido a continuar explorando la naturaleza sin darle una definición'. Sin embargo, retengo aquello que puede unificar el concepto: una unidad de información, transmitida de generación en generación." André Langaney, genetista.
- "Clásicamente se decía que un gen es un segmento de DNA que codifica una proteína. Pero sabemos que esta definición no es del todo cierta. Por una parte, hay segmentos del genoma que pueden ser trancritos en varios RNA diferentes y a partir de ellos se sintetizan diferentes proteínas. Por otra parte, las dos cadenas de un mismo fragmento pueden codificar proteínas distintas... Por último, la transcripción de una región puede estar bajo el control de regiones reguladoras situadas muy lejos en el genoma. ¿Cómo establecer entonces los límites del gen? La definición del RNA, en cambio, no tiene ambigüedades. Creo que la individualidad está en el RNA. Va a ser necesario revisar todos los datos sobre el polimorfismo del DNA. Además, se encuentran cada vez más a menudo regiones de polimorfismo funcional importantes situadas fuera de las regiones codificantes, en regiones reguladoras. Pero no se sabe qué regiones codifican esos genes." Daniel Cohen, biólogo molecular.
- "Yo propondría dos definiciones: la primera es la de la unidad de información transmitida de generación en generación. El punto importante es que esta unidad —o su expresión— está sujeta a la selección natural, sabiendo que una parte de la selección no ocurre sobre el genotipo sino sobre el fenotipo. Se debe matizar la idea del gen como 'unidad de información' porque se sabe que los genes no funcionan en forma independiente. Se puede, por ejemplo, suponer que un fenotipo depende de un gran número de genes y que la relación fenotipo-genotipo debe relacionarse con leyes estadísticas incluso si la formulación matemática es en extremo ardua. La segunda definición proviene de la genética de poblaciones: el gen puede definirse en términos estadísticos como un conjunto de variantes que se han establecido aleatoriamente. El gen presenta numerosos estados, los alelos, y la transmisión de estos últimos a través de las generaciones puede analizarse con métodos estadísticos. En estas dos definiciones no se busca hacer del gen un objeto con límites definidos. Esto no quiere decir que la estructura molecular del gen no sea importante. De hecho, los biólogos evolutivos sacan partido de todos esos conocimientos para comprender mejor qué regiones de la secuencia son importantes en la evolución de los genes." Philippe Jarne, biólogo evolutivo.
- "La noción de gen varía porque los problemas son diferentes. Cada biólogo elige el modelo que le conviene." François Rechenmann, bioinformática.

Esta diversidad de ideas muestra que para cada concepto o para cada fenómeno biológico que se desea interpretar existen muchas descripciones legítimas posibles. Todo depende de los fines de la explicación y del marco en que se realice la pregunta. En los sistemas vivos, las descripciones y las explicaciones de determinados fenómenos son múltiples y se pueden enunciar desde diferentes niveles partiendo de distintos marcos de interpretación. A su vez, los conceptos siempre son complejos y poseen una gran riqueza de interconexiones.

¿Cuál es el enfoque correcto? Todos lo son en cierto modo. El mundo material constituye una unidad, pero nos acercamos a él desde una diversidad de concepciones y de enfoques epistemológicos.

---

to ocurre, el marco de lectura del gen suele desplazarse y el resultado es la síntesis de una proteína completamente nueva (fig. 10-18). Los corrimientos del marco de lectura casi invariablemente llevan a proteínas defectuosas o por lo general más cortas si aparece un codón de terminación en la fase nueva de lectura.

Por otra parte, ciertas mutaciones afectan secuencias en regiones no codificantes del gen. Por ejemplo, una mutación en la caja TATA del promotor impedirá la transcripción del gen; una mutación en la secuencia donde se produce el *splicing* de un intrón provocará una falla en este procesamiento, por ejemplo, la inclusión errónea de un intrón. Esto muy probablemente alterará el marco de lectura o incorporará una secuencia de aminoácidos no relacionados con la proteína original.

Una revisión del concepto de gen

Después del largo recorrido a través de la historia del concepto de gen y sus sucesivas redefiniciones, en la actualidad se cuenta con nuevos elementos que permiten precisar algunas definiciones, lo cual no significa que estos conceptos sean únicos y definitivos, ni que estas concepciones sean las únicas imperantes (ensayo 10-2, *La diversidad de conceptos de gen*).

Los genes tienen diferente longitud y no están ubicados en forma equidistante. Cada gen es una porción de una molécula de DNA y no tiene extremos físicos. Los extremos están dados por cambios en la calidad de la información. Como veremos en el capítulo 11, los genes no son contiguos, sino que están separados por regiones no codificantes de DNA. Algunos están agrupados y otros aislados en diferentes regiones del cromosoma.

Una de las posibles definiciones de gen es la siguiente:

Un gen es todo segmento de DNA que se encuentra luego de un promotor y que puede ser transcrito por una RNA polimerasa y originar un RNA funcional (mRNA, rRNA, tRNA, snRNA, ribozima u otros tipos de RNA).

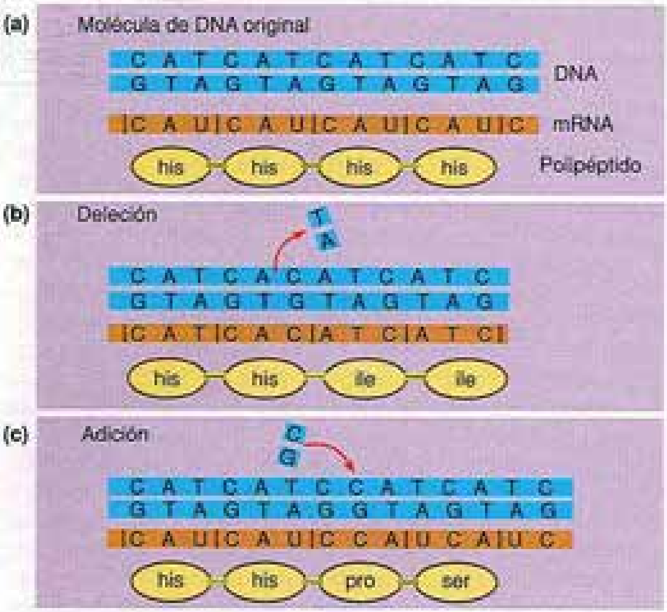


FIG 10-18. DELECIONES Y ADICIONES. *La deleción o la adición de nucleótidos dentro de un gen llevan a cambios en la proteína producida.* ***(a)*** *Molécula de DNA original, mRNA transcrito a partir de ella y el polipéptido resultante.* ***(b)*** *La deleción de un par de nucleótidos complementarios (T–A) altera el marco de lectura del gen y aparece una secuencia diferente de aminoácidos en el polipéptido.* ***(c)*** *La adición de un par de nucleótidos complementarios (C–G) altera el marco de lectura de una manera diferente y da un polipéptido distinto.*

Como vimos, muchos genes codifican RNA que nunca se traducen en proteínas, como los tRNA, los rRNA y los RNA que forman parte de los snRNP. Así, las definiciones clásicas no se ajustan a los conocimientos actuales.

Los nuevos procedimientos y modelos de la biología molecular nos llevan a revisar constantemente los conceptos y definiciones que alguna vez resultaron útiles. Esto demuestra, una vez más, que la biología molecular, tanto como las otras ramas de la biología, es una ciencia que se construye por medio de un proceso de cuestionamiento permanente, formulando modelos que siempre serán perfectibles. A su vez, es importante considerar que la biología molecular brinda un nivel de aproximación a los fenómenos biológicos, pero que existen otros niveles de organización que influyen y son influidos por los fenómenos que ocurren a nivel de las bases moleculares de vida. En ese sentido, una compresión significativa del mundo biológico requiere la articulación y la integración de modelos explicativos sobre esos diversos niveles y sus complejas interacciones.

En síntesis

La evolución del concepto de gen

1. A partir de la década de 1940, el concepto de gen evolucionó desde la formulación "un gen: una enzima" a "un gen: una cadena polipeptídica". Sin embargo, ninguna de estas definiciones se ajusta por completo al concepto actual de gen.

El flujo de información dentro de la célula

2. El "dogma central de la biología", definido en 1957 por Francis Crick, establece que la información genética fluye en el siguiente sentido: DNA → RNA → proteínas. Esto es verdad en la mayoría de los casos; sin embargo, el material genético de algunos virus está formado por RNA que luego es usado como molde para producir DNA.

El código genético

3. El código genético consiste en la asignación de tripletes de nucleótidos (codones) en el RNA mensajero (mRNA) a cada uno de los aminoácidos que formarán una cadena polipeptídica.
4. Existen 64 combinaciones posibles de codones. El código es redundante, porque los 20 aminoácidos habitualmente presentes en los seres vivos son codificados por 61 de estas combinaciones. Los tres codones restantes actúan como señales de terminación de la traducción.
5. Con muy pocas excepciones, el código genético es el mismo en casi todos los seres vivos.

La transcripción: del DNA al RNA

6. La transcripción es el proceso de síntesis de RNA a partir de DNA. Sigue el mismo principio de apareamiento de bases que la replicación del DNA, pero se reemplaza la timina por el uracilo. En cada transcripción, sólo una de las cadenas del DNA se transcribe. La RNA polimerasa cataliza la adición de ribonucleótidos al extremo 3' de la cadena de RNA, de modo que esta última es antiparalela a la cadena molde de DNA.
7. La RNA polimerasa no necesita un cebador para iniciar la síntesis. Se une al DNA en una secuencia específica, el promotor, que define el punto de inicio de la transcripción y su dirección.
8. En los procariontes, el proceso de transcripción continúa hasta que la polimerasa encuentra una secuencia que constituye la señal de terminación. En los eucariontes, el proceso termina cuando el RNA es cortado en una secuencia específica. Al finalizar la transcripción, la RNA polimerasa se detiene y libera la cadena molde de DNA y el mRNA sintetizado.
9. En los eucariontes, los transcritos primarios sufren diversas modificaciones durante la transcripción. Entre ellas se encuentran la adición del CAP, la poliadenilación y el *splicing*. Este último proceso consiste en el corte y la eliminación de ciertas secuencias, los intrones, y el posterior empalme de las secuencias restantes, los exones. Sólo los exones forman parte del mRNA maduro. Un mismo transcrito primario puede ser procesado por *splicing* de

En síntesis *(Cont.)*

distintas maneras. Este empalme alternativo permite que una molécula de mRNA inmadura pueda originar diferentes moléculas de mRNA maduro.

10. En el ciliado de agua dulce *Tetrahymena*, el intrón inmaduro actúa como catalizador de la escisión, produciendo un empalme autocatalítico. A este RNA con función de enzima se lo llama ribozima.

La traducción: del RNA al polipéptido

11. La traducción es la conversión de la secuencia de nucleótidos del RNA en la secuencia de aminoácidos de un polipéptido. En este proceso participan los mRNA, los RNA ribosómicos (rRNA) y los RNA de transferencia (tRNA).
12. Los ribosomas están formados por rRNA y proteínas. Cada uno está formado por dos subunidades de diferente tamaño que, además, en los procariontes son más pequeñas que en los eucariontes.
13. El mRNA y el tRNA iniciador se unen a la subunidad ribosómica menor. Luego se les une la subunidad mayor y cataliza la unión peptídica entre aminoácidos. En la subunidad mayor existen tres sitios a los que se une el tRNA: el sitio A (aminoacílico), el sitio P (peptidílico) y el sitio E (de salida).
14. Los tRNA son moléculas pequeñas, con una estructura secundaria semejante a la hoja de un trébol, que presentan dos sitios de unión. Uno de ellos es el anticodón, que se aparea con el codón del mRNA. El otro sitio, ubicado en el extremo 3', se acopla a un aminoácido particular en forma muy específica. Así, los tRNA permiten la alineación de los aminoácidos de acuerdo con la secuencia de nucleótidos del mRNA.
15. El grupo de enzimas aminoacil-tRNA sintetasas catalizan la unión entre el aminoácido y el tRNA y forman el complejo aminoacil-tRNA. Este complejo se une a la molécula de mRNA, apareando el anticodón con el codón del mRNA en forma antiparalela. Así, el tRNA coloca al aminoácido específico en su lugar. El enlace entre el aminoácido y el tRNA se rompe cuando se forma el enlace entre el aminoácido recién llegado y el último de la cadena polipeptídica en crecimiento.
16. En los procariontes, el proceso de traducción comienza antes de que haya finalizado el de transcripción. En los eucariontes, ambos procesos están separados en el tiempo y en el espacio: la transcripción ocurre en el núcleo y la traducción, en el citoplasma.
17. Tanto en procariontes como en eucariontes, la síntesis de polipéptidos ocurre en tres etapas: iniciación, elongación y terminación.
18. Hacia el final del mRNA hay un codón que actúa como señal de terminación. No existe ningún tRNA que tenga un anticodón que se aparee con este codón. Hay, en cambio, factores de liberación que se unen al codón de terminación y provocan la separación del polipéptido y el tRNA. Finalmente, las dos subunidades ribosómicas también se separan.
19. Las proteínas "chaperonas" ayudan a las cadenas polipeptídicas a plegarse. Finalizado este proceso, las nuevas proteínas viajan al medio extracelular o a los distintos compartimentos celulares, según el tipo de señales que posean.

Una redefinición de las mutaciones

20. Una mutación es un cambio en la secuencia o en el número de nucleótidos en el DNA de una célula. Sólo las mutaciones que ocurren en los gametos se transmiten a la descendencia. Las mutaciones puntuales implican la sustitución de un nucleótido por otro. La adición o la sustracción (deleción) de nucleótidos provoca el corrimiento del marco de lectura y, por consiguiente, la aparición de una proteína nueva que casi siempre resulta defectuosa.

Una revisión del concepto de gen

21. Actualmente se considera que un gen es un segmento de DNA que se encuentra a continuación de un promotor y que puede ser transcrito por una RNA polimerasa, originando un RNA funcional.

Cuestionario

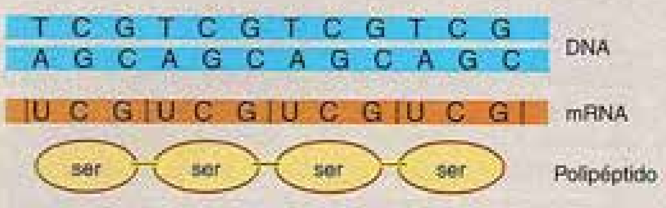
1. La mayor parte del DNA bacteriano se transcribe a mRNA. Sin embargo, los análisis indican que las proporciones típicas de RNA en una bacteria son las siguientes: rRNA: 80%; mRNA: 2%; tRNA: casi todo el resto. ¿Qué explicación funcional podría darle a este hallazgo?
2. Peter Parker (famoso personaje de historieta, conocido también como el Hombre Araña) fue picado por una araña radiactiva. A partir de ese acontecimiento experimentó mutaciones en su material genético que le confirieron habilidades arácnidas. Una de esas habilidades le permite trasladarse por la ciudad utilizando la telaraña que él mismo produce. Si bien la aparición de caracteres arácnidos debidos a modificaciones genéticas inducidas por radiactividad es inverosímil, no es descabellado esperar que la maquinaria de transcripción y traducción de una célula humana sea capaz de sintetizar proteínas a partir de un gen de araña.
   - **a.** ¿Qué característica del código genético posibilitaría tal hecho?
   - **b.** ¿Qué indica esta característica acerca del origen del código?
3. ¿Por qué el descubrimiento de las ribozimas fue importante para los estudios sobre el origen de la vida?
4. Las moléculas de tRNA para sintetizar el péptido arg-lis-pro-met contienen los siguientes anticodones:

   (3')-GCU-(5')
   (3')-UUU-(5')
   (3')-GGU-(5')
   (3')-UAC-(5')

   ¿Cuál es la secuencia de nucleótidos que codifica este péptido en la molécula de DNA (cadena codificante)?

Cuestionario *(Cont.)*

5. La deleción o la adición de nucleótidos dentro de un gen modifican la proteína producida. La molécula original de DNA, el mRNA transcrito de ella y el polipéptido resultante son:

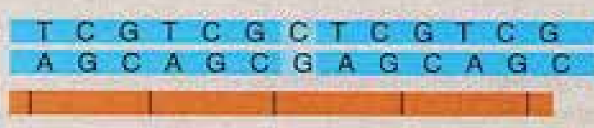


Eliminando el segundo par T-A se produce la siguiente molécula de DNA:



a. ¿De qué manera se altera la secuencia de aminoácidos resultante?

b. ¿De qué manera la adición de un par C-G a la molécula original afecta la secuencia de aminoácidos?



6. Se quiere obtener una bacteria que fabrique insulina humana. Para ello se aísla el segmento de DNA correspondiente al gen de la insulina y se incorpora tal cual al cromosoma de una bacteria. ¿Se obtendrá la proteína buscada? Justifique.

Capítulo 11



La regulación de la expresión génica

Sección 3
Los genes en acción: estructura, expresión y control de la información genética

La totalidad de los sistemas vivientes, desde los virus hasta el hombre, deben su origen, propiedades y desarrollo a dos clases de macromoléculas: los ácidos nucleicos y las proteínas; los primeros proyectan y dirigen la formación de las segundas. Toda la biosfera, con sus millones de variedades, está pues formada por los cuatro tipos de nucleótidos de los primeros y los veinte aminoácidos de las segundas. Las ciencias de la vida no han logrado, en toda su historia, conclusión alguna que fuese más universal ni más impresionante.

JACQUES MONOD

En el capítulo anterior vimos que el código genético –el conjunto de tripletes de nucleótidos específicos que codifican los aminoácidos– es virtualmente universal. Con contadas excepciones, es el mismo en bacterias, mohos, guisantes, moscas de la fruta, gatos y humanos, lo cual constituye una evidencia muy fuerte de que todos los seres vivos descienden de un único antecesor. Existen muchas otras similitudes entre procariontes y eucariontes. Sin embargo, la genética molecular ha revelado también diferencias profundas en la estructura cromosómica y en los mecanismos de "encendido" y "apagado" de genes, es decir, en la regulación de la expresión génica. En este capítulo examinaremos algunas de estas diferencias y profundizaremos en el análisis de los mecanismos de regulación que permiten que la enorme cantidad de información genética contenida en un genoma se exprese en el momento y en el lugar adecuados.

Historia de la biología
Biología molecular

El genoma procarionte

Sabemos que el genoma procarionte consiste en un único cromosoma, una molécula circular de DNA (véase cap. 9, fig. 9-11). Si se desenrollara el cromosoma de la bacteria *E. coli* y se extendiera completamente, mediría 1 mm de largo. Sin embargo, la molécula de DNA bacteriano está tan compactada que cabe cómodamente dentro de la célula (fig. 11-1). Esta compactación se debe a la unión de pequeñas moléculas de carga positiva que neutralizan las cargas negativas del DNA y evitan la repulsión entre distintas partes de la molécula, y a pequeñas proteínas, que se unen al DNA y facilitan su plegamiento. Además, el DNA se enrolla sobre sí mismo gracias a la actividad de la enzima *girasa*, que agrega "vueltas" a la molécula y promueve su superenrollamiento.

Con frecuencia, las regiones que codifican polipéptidos con funciones relacionadas se presentan juntas formando una sucesión en el cromosoma bacteriano. Estos grupos funcionales llamados **cistrones** pueden codificar, por ejemplo, dos cadenas polipeptídicas que formarán una única enzima, o tres enzimas que trabajarán en una misma vía meta-



Fig. 11-1. EL CROMOSOMA CIRCULAR DE LA BACTERIA ESCHERICHIA COLI. *Luego de ser lisada, esta célula de E. coli liberó su cromosoma circular. En esta imagen, obtenida con un microscopio electrónico, el cromosoma, que se encuentra disperso fuera de la célula, se ve como una estructura altamente plegada y con muchas curvaturas.*

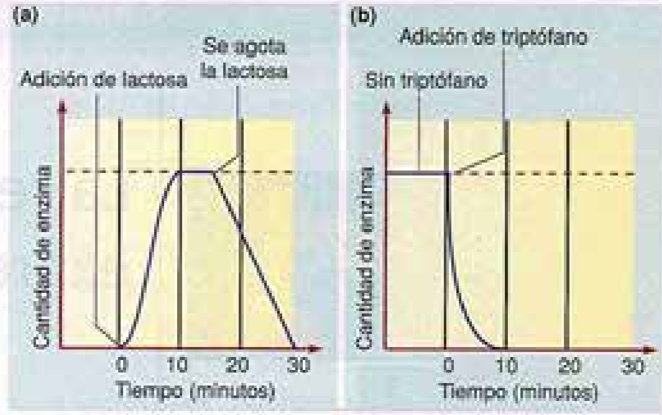


FIG. 11-2. ENZIMAS INDUCIBLES Y REPRESIBLES. ***(a)*** *La betagalactosidasa, una enzima inducible producida por E. coli, se incrementa considerablemente cuando se añade lactosa al medio de crecimiento circundante. Sin embargo, cuando se elimina la lactosa del medio (o se agota porque fue consumida por la bacteria), la cantidad de betagalactosidasa cae inmediatamente.* ***(b)*** *En ausencia de un sustrato esencial, como el aminoácido triptófano, se produce una gran cantidad de enzimas necesarias para su síntesis. Sin embargo, si se añade triptófano al medio, la síntesis de estas enzimas se reprime con rapidez.*

bólica. Los cistrones suelen transcribirse en moléculas únicas llamadas *mRNA policistrónicos*, en contraste con los *mRNA monocistrónicos* que poseen información para un único polipéptido. La síntesis de grupos de polipéptidos que trabajan juntos constituye una manera simple y eficiente de controlar su aparición simultánea cuando la bacteria los necesita.

Además del cromosoma circular característico, los procariontes suelen tener pequeñas moléculas circulares de DNA llamadas **plásmidos** que son capaces de replicarse en forma autónoma (véase cap. 13, figs. 13-1 y 13-2). Como veremos en el capítulo 14, los plásmidos son una herramienta fundamental en los experimentos de ingeniería genética, en los que se modifica la información genética de un organismo.

Regulación de la expresión génica en procariontes

En el curso de su larga historia evolutiva, *E. coli* y otros procariontes adquirieron la capacidad de utilizar una inmensa variedad de moléculas para su crecimiento. El éxito de *E. coli* se basa en su versatilidad en el uso de nutrientes: puede fabricar alrededor de 1.700 enzimas y otras proteínas diferentes, y así aprovechar casi cualquier dieta.

A diferencia de los organismos eucariontes como los humanos, *E. coli* puede sintetizar cada uno de sus aminoácidos a partir de amoníaco y una fuente de carbono.

En términos energéticos, *E. coli* es también altamente eficiente en sus actividades de síntesis, ya que no produce todas las proteínas posibles al mismo tiempo, sino sólo cuando las precisa y en las cantidades necesarias. Por ejemplo, la presencia de un alimento como el disacárido lactosa induce la producción de la enzima betagalactosidasa, necesaria para desdoblar la lactosa en glucosa y galactosa (dos monosacáridos) y utilizarlos como fuente de carbono y energía (fig. 11-2a).

Las enzimas cuya concentración aumenta en respuesta a señales ambientales se denominan inducibles.

Por otra parte, la presencia de ciertos metabolitos puede inhibir la transcripción de un grupo de genes. Éste es el caso del aminoácido triptófano en *E. coli*. Los genes que codifican las enzimas necesarias para la biosíntesis de triptófano están agrupados y se transcriben en una única molécula de mRNA que se produce continuamente cuando el triptófano no está presente. Pero, en presencia de triptófano, la producción de las enzimas se detiene (fig. 11-2b).

Las enzimas cuya síntesis se reprime en presencia de los productos de las reacciones que ellas mismas catalizan se denominan reprimibles.

Es oportuno aquí distinguir entre *inducción* y *activación* enzimáticas. La **inducción** implica la fabricación de una cantidad mayor de moléculas de enzima, mientras que la **activación** implica que las enzimas ya presentes en la célula aumenten su actividad catalítica al unirse a otra molécula facilitadora (véase cap. 4).

La regulación de la síntesis de proteínas podría ocurrir en muchos puntos dentro del proceso de flujo de la información genética. Sin embargo, en los procariontes, la regulación ocurre principalmente a nivel de la transcripción, lo que resulta muy eficiente porque evita la síntesis in-



Fig. 11-3. FRANÇOIS JACOB, ANDRÉ LWOFF Y JACQUES MONOD EN PARÍS, EN 1966. *Esta fotografía fue tomada poco después de que estos investigadores recibieran el Premio Nobel por sus descubrimientos concernientes a la genética de los procariontes. Jacob y Monod fueron honrados por su trabajo sobre el modelo de regulación genética –el operón– y Lwoff, por su trabajo en un fenómeno conocido como lisogenia (véase cap. 15, Los virus como vectores). La mayor parte de las investigaciones de estos tres científicos fue llevada a cabo en el Instituto Pasteur de París y comenzó en la época de la Segunda Guerra Mundial. Durante esta guerra, Jacob sirvió en el ejército francés de liberación contra la ocupación nazi mientras que Lwoff y, más notablemente, Monod fueron miembros activos de la Resistencia Francesa.*

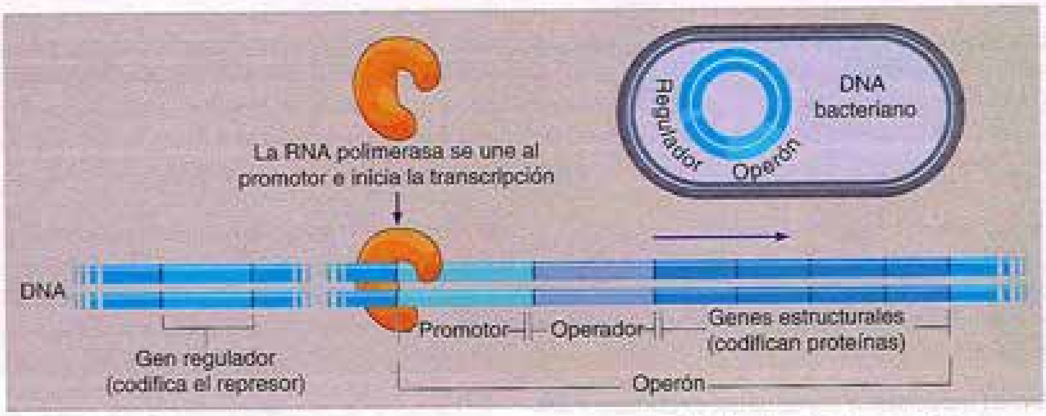


Fig. 11-4. EL MODELO DEL OPERÓN. *Un operón está formado por un promotor, un operador y "genes" estructurales o cistrones (regiones que codifican proteínas –con frecuencia, enzimas– que trabajan en forma secuencial en una vía metabólica determinada). El promotor, que precede al operador, es el sitio de unión para la RNA polimerasa. El operador es el sitio al cual puede unirse una proteína represora. Otro gen involucrado en la función del operón es el regulador, que codifica la proteína represora (represor). Aunque el regulador puede estar adyacente al operón, en muchos casos está ubicado en otro lugar del cromosoma bacteriano.*

necesaria de polipéptidos. La regulación implica interacciones entre el ambiente químico de la célula y ciertas proteínas codificadas por **genes reguladores**. Estas proteínas reguladoras pueden funcionar como controles negativos, al reprimir la transcripción del mRNA, o como controles positivos, al intensificarla. El hecho de que en procariontes el mRNA se traduzca en proteínas en forma tan inmediata (aun antes de que se haya completado la transcripción) y se degrade tan rápido incrementa aún más la eficiencia de esta estrategia de regulación.

El modelo del operón

El conocimiento actual acerca de la regulación de la transcripción en los procariontes se basa en el **modelo del operón**, propuesto por los investigadores franceses François Jacob y Jacques Monod, quienes compartieron el Premio Nobel en 1965 con el microbiólogo André Lwoff (1902-1994) (fig. 11-3). De acuerdo con este modelo, los grupos de genes que codifican proteínas con funciones relacionadas se disponen en unidades, los **operones**, de manera que se transcriben todos o no se transcriben.

Un operón (fig. 11-4) comprende el promotor, los "genes" estructurales o cistrones* y el **operador**. El operador es una secuencia de nucleótidos situada entre el promotor y el o los genes estructurales. La transcripción de los genes estructurales depende de la acti-

**Por razones históricas, los genes estructurales se denominan cistrones. Pero en realidad, por encontrarse bajo las órdenes de un mismo promotor, los cistrones son marcos de lectura abiertos que forman parte de un único gen policistrónico.*

Figura animada

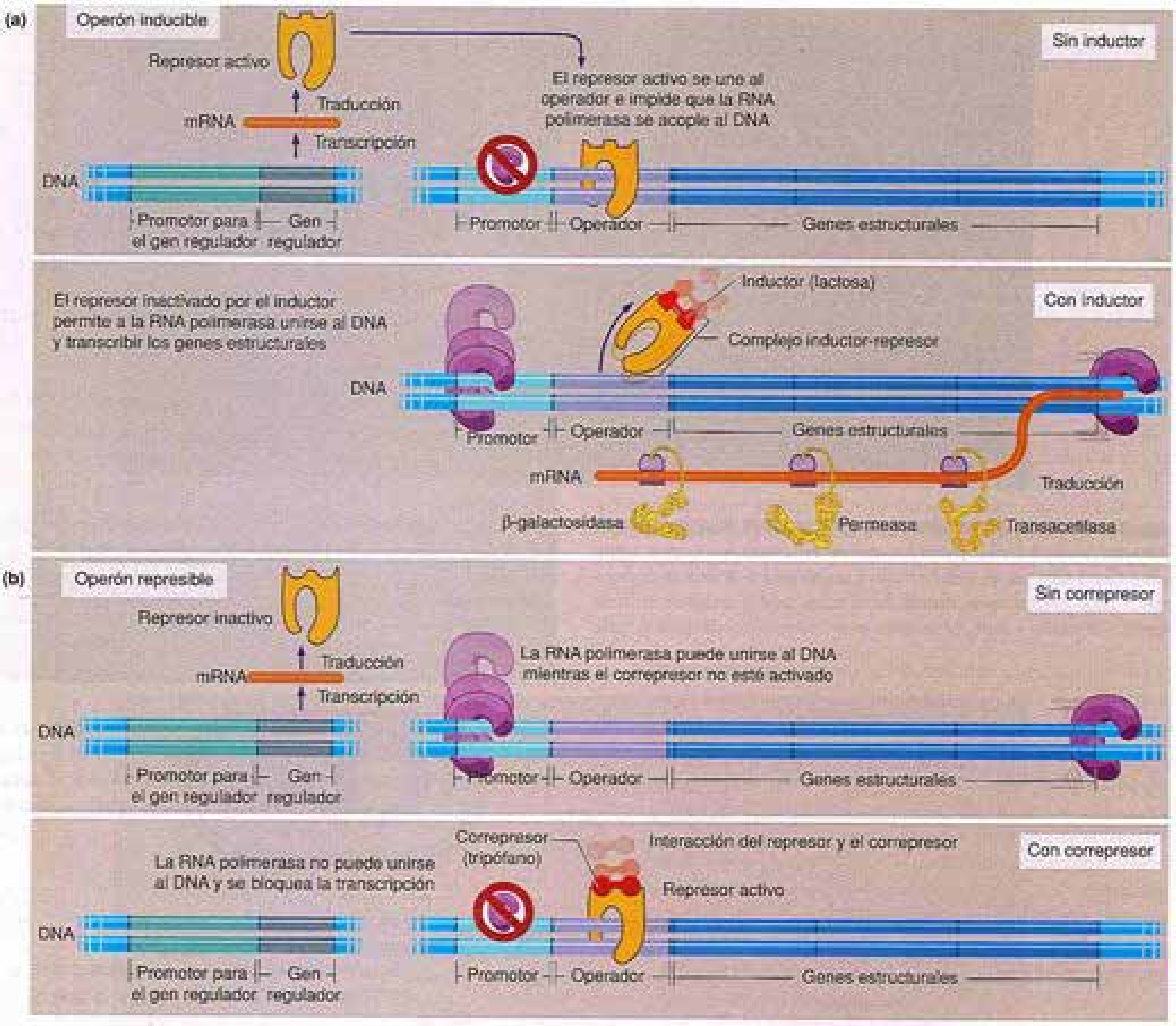


Fig. 11-5. OPERONES INDUCIBLES Y REPRIMIBLES: ENCENDIDO Y APAGADO DEL OPERÓN. *Los operones inducibles y reprimibles son desconectados por proteínas represoras codificadas por genes reguladores. El represor se une al DNA en el operador y evita, de esta forma, que la RNA polimerasa inicie la transcripción.* ***(a)*** *En los operones inducibles, el inductor contrarresta el efecto del represor uniéndose a él y manteniéndolo en una forma inactiva. Así, cuando el inductor está presente, el represor ya no puede unirse al operador y pueden proseguir la transcripción y la traducción, en este caso, de las tres enzimas involucradas en el transporte de la lactosa al interior de la célula y su posterior degradación.* ***(b)*** *En los operones reprimibles, en ausencia de la molécula que actúa como correpresor, el represor se encuentra inactivo. En este estado, la transcripción y la traducción ocurren permanentemente. En presencia de un correpresor, se forma un complejo represor–correpresor y el represor se activa. Así, puede unirse al operador bloqueando la transcripción.*

vidad de otro gen, el regulador, que puede estar localizado en cualquier lugar del cromosoma bacteriano. Este gen codifica un **represor**, una proteína que se une al operador. Cuando un represor está unido al operador, obstruye al promotor. En consecuencia, la RNA polimerasa no puede unirse al DNA o, si se une, no transcribe ningún gen. El resultado, en cualquier caso, es el mismo: no hay transcripción. Sin embargo, cuando se elimina el represor, la transcripción puede comenzar. La capacidad del represor para unirse al operador y así bloquear la síntesis de RNA (y por lo tanto de proteínas) depende, a su vez, de otra molécula que funciona como un *efector*. Según el tipo de operón, el efector puede activar o bien inactivar el represor para ese operón en particular.

El operón *lac* es un ejemplo en el que el efector funciona inactivando al represor. Cuando hay lactosa en el medio de cultivo, el primer paso en su metabolismo es la producción de un azúcar íntimamente relacionado –un isómero de la lactosa, denominado alolactosa– que se une al represor y lo inactiva, separándolo del operador del operón *lac*. La alolactosa actúa como inductor, uniéndose a la proteína represora, al producirle un cambio conformacional que la inactiva. Como consecuencia, la RNA polimerasa puede comenzar su movimiento a lo largo de la molécula de DNA y transcribir los genes estructurales del operón en moléculas de mRNA que luego serán traducidas en las enzimas involucradas en la degradación de la lactosa (fig. 11-5a). En el caso de un operón reprimible, como el del triptófano, la presencia del aminoácido

activa al represor correspondiente. El represor luego se une al operador y así bloquea la síntesis de las enzimas que ya no son necesarias, dado que el aminoácido se encuentra en el medio (fig. 11-5b). Los represores de los operones lactosa y triptófano, así como las proteínas reguladoras de otros operones, son proteínas alostéricas, es decir, capaces de cambiar su conformación tridimensional cuando interactúan con moléculas pequeñas que se unen a ellas específicamente, tales como la lactosa y el triptófano (véase cap. 4, Interacciones alostéricas). La revolucionaria hipótesis de Jacob y Monod fue confirmada años después de que los investigadores la postularan, cuando se aislaron en el laboratorio las proteínas represoras.

En *E. coli* se han identificado 4.400 genes, de los cuales alrededor de 500 están organizados como operones policistrónicos. La habilidad para manipular los operones es de extrema utilidad porque permite, por ejemplo, que las bacterias produzcan proteínas de importancia médica como la hormona del crecimiento humana (véase cap. 14, fig. 14-19).

El genoma eucarionte

El genoma de los eucariontes está contenido en el núcleo celular. Esta organela está delimitada por una doble membrana porosa sostenida en su lado interno por una malla de láminas proteicas o filamentos que forman el *nucleoesqueleto* o *jaula nuclear*. En el lado citoplasmático, la membrana nuclear externa se continúa con las membranas del retículo endoplasmático (véase cap. 2, fig. 2-14). Los poros nucleares dejan pasar macromoléculas de gran tamaño, como los largos mRNA y diversas proteínas, en forma selectiva. Cuando las células entran en mitosis o en meiosis, la membrana nuclear se desintegra y el nucleoesqueleto se desarma (véase cap. 7, fig. 7-8a).

*El **genoma** eucarionte se define como todo el DNA presente en los cromosomas, incluidos los genes y las regiones no codificantes.*

El DNA de los eucariontes está distribuido en varios cromosomas, a diferencia de lo que ocurre en los procariontes, que llevan la información en un único cromosoma circular o, en ocasiones, también en plásmidos. Pero las diferencias no terminan ahí. Comparado con el genoma procarionte, el genoma eucarionte tiene:

- Mayor cantidad de DNA.
- Genes interrumpidos por intrones.
- Gran proporción de DNA intergénico rico en secuencias repetitivas.
- Cromosomas cuyo DNA está íntimamente asociado con proteínas.
- Organización compleja de las secuencias codificadoras y reguladoras del DNA.

La organización del genoma eucarionte está estrechamente relacionada con la regulación de su expresión.

Cantidad de DNA

Los eucariontes tienen más DNA que los procariontes. En una misma especie, con unas pocas excepciones, los individuos tienen la misma cantidad de DNA en cada una de sus células diploides. En contraste, las variaciones entre diferentes especies son enormes. Por ejemplo, cada célula de la mosca de la fruta *D. melanogaster* tiene alrededor de 180 millones de pares de bases (Mpb) por genoma haploide, sólo unas 40 veces más que *E. coli*. Los seres humanos, con cerca de 3.500 Mpb por célula, tenemos casi la misma cantidad que un sapo, poco más que un ratón y 20 veces más que la mosca de la fruta. La planta favorita de los genetistas vegetales, *Arabidopsis thaliana*, tiene 125 Mpb, lo cual la convierte en la planta con el genoma más pequeño que se conoce hasta el momento.

Además de diferir en la cantidad de DNA, las distintas especies difieren en el número de genes. Como se vio en el capítulo 10, el concepto de gen fue cambiando a lo largo de la historia. Hoy sabemos que no todos los genes codifican proteínas. La definición aceptada en la actualidad indica que un gen es una secuencia de DNA que codifica una molécula de RNA funcional, ya sea ésta una molécula con función estructural, reguladora o un RNA mensajero, intermediario en la síntesis de un polipéptido (véase cap. 10, ensayo 10-2).

*El conjunto de RNA expresados por los genes de un organismo se denomina **transcriptoma**. El conjunto de polipéptidos producidos por la traducción del transcriptoma constituye el **proteoma**.*

Genes interrumpidos por intrones

Como vimos en el capítulo 10, en el DNA de los eucariontes existen secuencias llamadas intrones que interrumpen los exones. Los intrones se transcriben a moléculas de RNA pero se escinden antes de la traducción en proteínas por medio del proceso de corte y empalme (véase cap. 10, fig. 10-9); los exones, por el contrario, persisten en los RNA maduros. El número y el tamaño de los intrones por gen varía considerablemente: por ejemplo, el gen que codifica la ovoalbúmina, una proteína muy abundante en los huevos de las aves, tiene siete largos intrones (fig. 11-6), mientras que el gen para una de las subunidades de la hemoglobina en mamíferos, la *globina beta*, tiene sólo dos intrones. También se han encontrado intrones en los genes que codifican tRNA y rRNA e incluso en ciertos virus.

En algunos casos, diferentes exones codifican distintos segmentos que constituyen *dominios proteicos*, unidades estructurales y/o funcionales discretas de una misma proteína (fig. 11-7). Por ejemplo, el exón central del gen de la globina beta codifica un dominio que se une al grupo hemo; los otros dos exones codifican dos dominios que se pliegan alrededor de la porción central de la molécula.

No hay certeza acerca de qué surgió primero en la historia evolutiva, si los genes continuos o los discontinuos. Se piensa que los primeros genes fueron los interrumpidos por intrones. Se especula que en bacterias y otros microorganismos que tienen una tasa de reproducción alta (y que por ende tienen una tasa de cambio también alta) todo el DNA innecesario podría haber sido eliminado en el curso de la evolución.

Gran proporción de DNA intergénico

Mientras que en los compactos genomas de procariontes prácticamente todo el DNA se expresa, los genomas de eucariontes superiores (animales, plantas y hongos pluricelulares) contienen muchas secuencias no codificantes que no se transcriben en moléculas de mRNA. Estas secuencias alcanzan hasta un 67% en el genoma humano (recuadro 11-1, Los curiosos números ... de nuestro genoma). La función de gran parte del DNA eucarionte intergénico todavía es un misterio cuyo significado aún es muy discutido (ensayo 11-1, *Genomas: genes y regiones intergénicas*).

Como vimos, el DNA puede encontrarse condensado en los cromosomas, pero desespiralizado consiste en largas y ligeras hebras. Si se

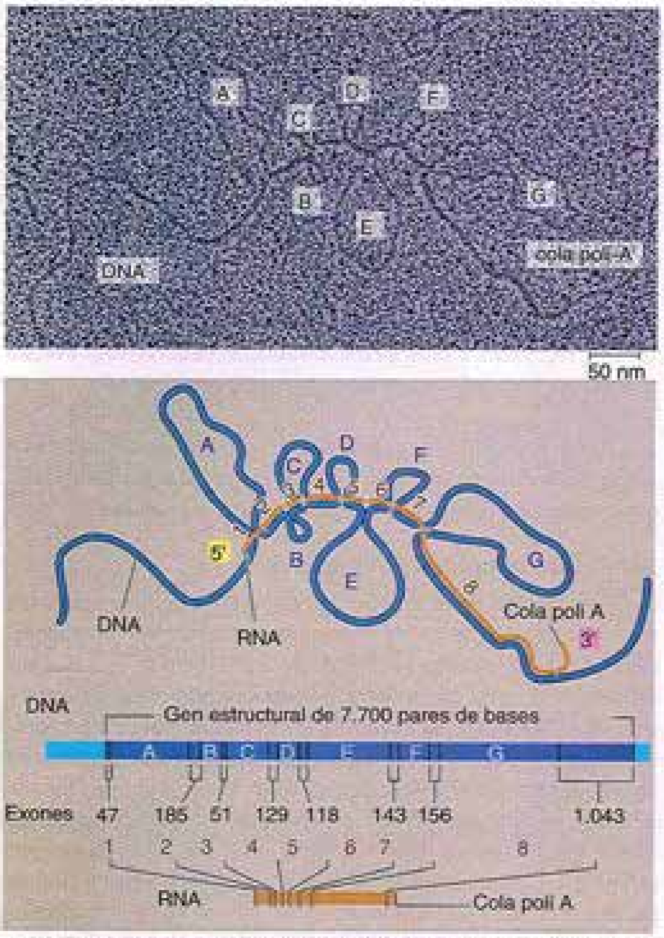


Fig. 11-6. HIBRIDACIÓN DE UN FRAGMENTO DE DNA CON SU RNA MENSAJERO MADURO. *Esta fotografía obtenida por microscopía electrónica muestra los resultados de un experimento en el cual una sola cadena de DNA –la cadena molde– que contiene el gen que codifica la ovoalbúmina (componente principal de la clara de huevo) se hibridó con el mRNA de la ovoalbúmina (véase cap. 10, ensayo 10-1). Las secuencias complementarias de DNA y mRNA se mantienen unidas por puentes de hidrógeno. En el esquema se pueden observar ocho regiones apareadas de este modo, que corresponden a los exones marcados con los números 1 a 8. Algunos segmentos del DNA no tienen segmentos correspondientes de mRNA y, así, se extienden en forma de bucles hacia afuera del híbrido: ellos son los siete intrones, marcados con las letras A hasta G. Sólo los exones se traducen en regiones o dominios proteicos.*

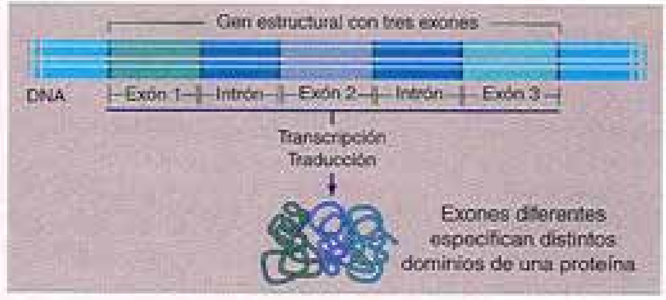


Fig. 11-7. LOS EXONES CODIFICAN DOMINIOS. *Los dominios son regiones estructurales y/o funcionales discretas de una misma proteína.*

estirase completamente el DNA de cada cromosoma humano, éste tendría unos 3 a 4 centímetros de largo. Por lo tanto, cada célula diploide, con sus 46 cromosomas, aportaría unos 2 metros de DNA en esa situación artificial. Es difícil imaginar la enorme longitud de todo el DNA proveniente de las numerosísimas células del cuerpo humano (unos 2×10^{11} kilómetros, unas 30 veces la distancia que separa a Plutón del Sol).

Secuencias repetidas

Casi la mitad del DNA de la célula eucarionte consiste en secuencias de nucleótidos que se repiten centenares o hasta millones de veces. Las secuencias repetidas se presentan en distintas formas, número y ubicación y se han clasificado de acuerdo con estas características. Por ejemplo, hay secuencias no codificantes que se repiten en tándem, es decir, las copias aparecen una después de la otra, en ocasiones formando grandes bloques. Un ejemplo de este tipo de repetición es la secuencia GTTAC.

En los centrómeros y los telómeros de los cromosomas (véase cap. 7, recuadro 7-2), existen largas regiones que alojan a este tipo de secuencias cortas, repetidas muchas veces.

Por otra parte, alrededor del 25-50% de los genes que codifican proteínas en organismos multicelulares están presentes una sola vez en el genoma haploide, mientras que otros genes se encuentran duplica-

Recuadro 11-1

Los curiosos números ... de nuestro genoma

La secuenciación completa del genoma humano y la de muchos otros organismos nos permite –entre otras cosas– analizar o comparar la variabilidad que poseen nuestros genes entre sí y con otras especies.

Por ejemplo, el 67% del genoma humano corresponde a secuencias intergénicas. Si sólo tomamos en cuenta los exones de todos los genes, éstos representan el 1,5% del genoma. Es decir que poco más del 98,5% de todo el DNA humano no codifica ninguna proteína. Más del 50% del genoma está constituido por secuencias repetidas y la mayoría de ellas son producto de elementos transponibles (véase cap. 13).

Existe una gran variabilidad tanto en el tamaño de los genes como en el número de intrones y exones. El largo promedio de un gen es de 30.000 bases, mientras que el de un exón es de sólo 150 bases. Los intrones tienen una media de 3.300 bases de longitud, aunque muchos exceden las 10.000 bases. El número promedio de exones por gen es de sólo 8,8. Sin embargo, se han encontrado grandes desviaciones de estos promedios. Por ejemplo, muchos genes presentan un tamaño superior a las 100.000 bases y el gen de la distrofina es el que lleva el récord absoluto con sus notables 2,4 millones de bases. Por otro lado, el gen que codifica la titina, una proteína presente en los músculos estriados (véase cap. 30, fig. 30-11), presenta la secuencia codificante más larga que se conoce (80.780 bases), el mayor número de exones (178) y el exón más largo (17.106 bases).

ENSAYO 11-1

Genomas: genes y regiones intergénicas

La función de las regiones intergénicas aún es motivo de intensa discusión. Se sabe que algunas regulan la expresión de los genes, ya que contienen secuencias que funcionan como "blanco" para la unión de factores de transcripción (véase cap. 10, La transcripción en procariontes y eucariontes). La mayor parte del DNA intergénico humano está formado por secuencias repetidas originadas por la acción de transposones y otros elementos de origen viral. Como se verá en el capítulo 13, es probable que estas secuencias hayan ingresado en los genomas de las plantas y los animales por transferencia horizontal de DNA en estadios relativamente recientes de su evolución.

Es muy probable que la gran abundancia de DNA intergénico haya cumplido un papel clave en la evolución de organismos complejos como los vertebrados y las plantas. Su presencia parece haber contribuido a la aparición de nuevos reordenamientos y reagrupamientos de genes en los cromosomas. Si bien estas secuencias pueden haber sido importantes en la filogenia –la historia evolutiva–, no parecen estar relacionadas con ninguna función definida en la ontogenia, el desarrollo de un individuo. Más aún, es posible que gran parte del DNA intergénico sea totalmente prescindible para el desarrollo normal del organismo que lo posee. Investigaciones realizadas en el genoma del pez globo (*Fugu rubripes*) y la comparación del genoma de este pez con el humano apoyan esta idea. Si bien ambos son vertebrados con un grado similar de complejidad de tejidos y sistemas de órganos, el genoma del pez globo es más pequeño y compacto que el humano. Esto no se debe a que tiene menos genes, sino a que sus regiones intergénicas y no codificantes son más cortas. De hecho, investigaciones recientes en ratones demostraron que la eliminación de algunas regiones intergénicas no parece introducir alteraciones en el fenotipo del animal.

En los últimos años se ha logrado develar la secuencia de una gran cantidad de genomas, incluido el humano (véase cuadro). La secuenciación del genoma humano se completó en 2003, en el marco del Proyecto Genoma Humano. Durante poco más de una década, cientos de investigadores de diferentes países lograron descifrar la secuencia completa de los 3.000 millones de pares de bases de DNA de las células humanas.

El número de genes y la complejidad

Se estima que en los humanos, y muy probablemente en todos los mamíferos, hay alrededor de 25.000 genes. De éstos, unos 700 codifican RNA que no son mensajeros e incluyen tRNA, rRNA, ribozimas y otros RNA pequeños que no codifican proteínas.

Dado que la longitud promedio de los exones humanos (150 pares de bases) es mucho menor que la de los intrones (3.300 pares de bases), las secuencias codificantes que darán proteínas constituyen el 1,5% de nuestro genoma.

Uno de los hallazgos más sorprendentes de la secuenciación del genoma humano es que tenemos un número de genes no muy diferente del de otras especies, como puede observarse en el cuadro. Como ya mencionamos, la cantidad de DNA que portamos no difiere mucho de la de algunos otros organismos menos complejos. Recientemente se ha demostrado que tenemos menos del doble de genes que el gusano *Caenorhabditis elegans* y sólo cinco veces más genes que una levadura. La respuesta a esta paradoja parece estar dada por el *splicing* alternativo (véase cap. 10, fig. 10-10). Mientras que en *C. elegans* sólo el 22% de los genes experimentan *splicing* alternativo, que aumenta la variedad de proteínas codificadas por un único gen, esta variante de *splicing* ocurre en el 60% de los genes humanos.

En los mamíferos, muchas proteínas formadas por dominios tienen secuencias conservadas en el curso de la evolución. Aunque el 90% de estos dominios se encuentran también en *C. elegans* y en *Drosophila*, en el linaje de los mamíferos se han incorporado nuevas arquitecturas proteicas, es decir, nuevos ordenamientos lineales de dominios preexistentes.

De esta manera, gracias a un número mayor de transcritos producidos por *splicing* alternativo y a la aparición de polipéptidos con nuevas combinaciones de dominios, en las células de los mamíferos se genera una inmensa variedad proteica responsable de la complejidad fisiológica, morfológica y de comportamiento que nos caracteriza.

Organismo		Tamaño del genoma	Número estimado de genes	Tiempo transcurrido desde el último ancestro común
Nombre científico	Nombre común y ubicación taxonómica	Millones de pares de bases		Millones de años
Homo sapiens	Hombre (mamífero)	3.000	25.000	-
Mus musculus	Ratón (mamífero)	2.900	30.000	75
Drosophila melanogaster	Mosca del vinagre (insecto)	180	13.600	550
Caenorhabditis elegans	Gusano microscópico (nematodo)	97	1.900	600
Saccharomyces cerevisiae	Levadura de cerveza (hongo unicelular)	12	6.000	9.50
Arabidopsis thaliana	Mostaza salvaje (planta angiosperma)	125	25.000	1.200

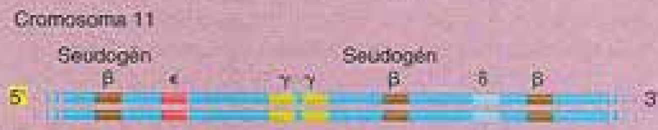
Algunos de los organismos cuyos genomas se han sido secuenciado.

Recuadro 11-2

Familias de genes

Algunos genes funcionales pertenecen a familias génicas constituidas por dos o más genes similares, aunque no idénticos. Es el caso de la familia de la globina, constituyente de la hemoglobina, una proteína abundante en los glóbulos rojos (véase cap. 36). En los seres humanos, esta familia cuenta con cinco genes similares que codifican distintas cadenas tipo β: la globina ε, $^{G}\gamma$, $^{A}\gamma$, δ y β. Los distintos genes están distribuidos a lo largo del cromosoma 11 y se van expresando sucesivamente a lo largo del desarrollo del organismo. Las distintas versiones de la hemoglobina del feto tienen afinidades mayores por el oxígeno que la hemoglobina de la madre y le permiten arrebatar moléculas de O_2 del torrente sanguíneo materno.

Otras secuencias de nucleótidos se asemejan mucho a los miembros de la familia de genes de la globina pero no se expresan. Estos genes no funcionales se llaman *seudogenes*. Su falta de funcionalidad se debe a que carecen de regiones promotoras o a que acumularon demasiadas mutaciones. Como no son deletéreos, los seudogenes se pudieron mantener silenciosos en el genoma pues, al no tener ninguna influencia en el fenotipo de los individuos, pudieron acumular mutaciones sin la presión de la selección natural.



Genes de la familia de la globina beta en el cromosoma 11 humano. El gen épsilon (ε) se expresa temprano en el desarrollo, gamma (γ), el gen que codifica proteínas que forman parte de la hemoglobina fetal, se expresa más tarde, seguido de delta (δ) y beta (β) que se expresa en la vida adulta. Esta familia de genes también incluye dos seudogenes.

Recuadro 11-3

Genómica comparada

La comparación de las secuencias de dos genes es importante desde el punto de vista evolutivo, ya que permite establecer grados de similitud entre esos genes y, en consecuencia, entre los organismos que los portan. Sin embargo, la similitud en la secuencia no indica necesariamente un origen común. No obstante, cuanto más alto es el porcentaje de identidad entre dos genes, más alta es la probabilidad de que ambos se hayan originado a partir de un mismo gen ancestral.

Los genes se pueden clasificar de acuerdo con estos criterios:

- Dos genes son *homólogos* cuando se originaron de un gen ancestral común. La homología entre genes no es un parámetro cuantitativo: dos genes son homólogos o bien no lo son. No pueden ser, por ejemplo, "85% homólogos". En todo caso, por ser 85% similares se postula que son homólogos.
- Dos genes son *ortólogos* cuando, siendo homólogos, se encuentran en distintas especies y sus productos son equivalentes. Por ejemplo, los genes que codifican la insulina en el conejo y en el ser humano son ortólogos.
- Dos genes son *parálogos* cuando, siendo homólogos, se encuentran en la misma especie y provienen de un proceso de duplicación génica. Por ejemplo, el gen de la cadena α de la hemoglobina humana es parálogo del gen de la cadena β de la hemoglobina humana, ubicado en otro cromosoma.

Muchos genes que al sufrir mutaciones provocan enfermedades en los humanos tienen sus ortólogos en otras especies. Esto permite generar de manera controlada una mutación equivalente a la que causa una enfermedad hereditaria en humanos en otra especie distinta, por ejemplo, el ratón. Se han obtenido cepas mutantes de ratones que sirven como modelos experimentales para el estudio de una enfermedad humana en particular.

dos. Eventos ancestrales de duplicación habrían permitido la posterior divergencia de los genes a lo largo del tiempo. Este mecanismo permitiría interpretar el surgimiento de nuevos genes con funciones diferentes. Ésta es una hipótesis del origen evolutivo de las familias de genes funcionales y de seudogenes (recuadro 11-2, *Familia de genes* y recuadro 11-3, *Genómica comparada*).

Estructura cromosómica: una asociación íntima entre DNA y proteínas

En el núcleo de la célula eucarionte, el DNA se encuentra asociado con dos tipos de proteínas llamadas *histónicas* y *no histónicas*. El complejo formado por el DNA y las proteínas histónicas conforma la cromatina, que literalmente significa "hebras teñidas" (se la ha llamado así porque se tiñe fuertemente con ciertos colorantes). Más de la mitad de la cromatina consiste en histonas, que se sintetizan en grandes cantidades durante la fase S del ciclo celular (véase cap. 7, fig. 7-3). Las histonas son las principales responsables del plegamiento y del empaquetamiento del DNA. La cromatina a su vez está asociada con las láminas del nucleoesqueleto (véase cap. 2, Un sistema de andamiaje interno: el citoesqueleto) que están en contacto con la membrana nuclear interna.

Hay cinco tipos de histonas, H1, H2A, H2B, H3 y H4, que empaquetan la cromatina en unidades denominadas **nucleosomas** (fig. 11-8), semejantes a las cuentas de un collar. Cada nucleosoma consiste en un núcleo de ocho moléculas de histona, alrededor de las cuales el filamento de DNA se enrolla dos veces, como el hilo alre-

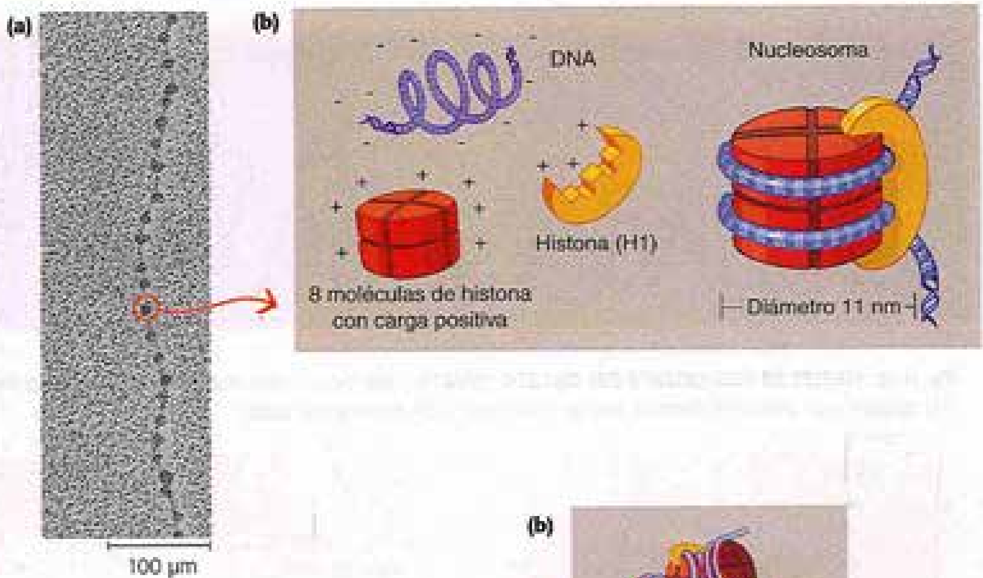


Fig. 11-8. ESTRUCTURA DE UN NUCLEOSOMA. ***(a)*** *Cromatina descondensada en la que se ven los nucleosomas a modo de cuentas de un collar. El diámetro de cada cuenta es de aproximadamente 11 nanómetros. Cada nucleosoma está compuesto por alrededor de 140 pares de bases de DNA y un conjunto de ocho moléculas de histona. Los eslabones que unen los nucleosomas vecinos entre sí contienen otros 30 a 60 pares de bases desnudas.* ***(b)*** *El DNA con carga negativa se enrolla dos veces alrededor de un complejo de proteínas con carga positiva. Una molécula de histona H1 de forma tubular (también cargada positivamente) se une a la superficie externa del nucleosoma.*

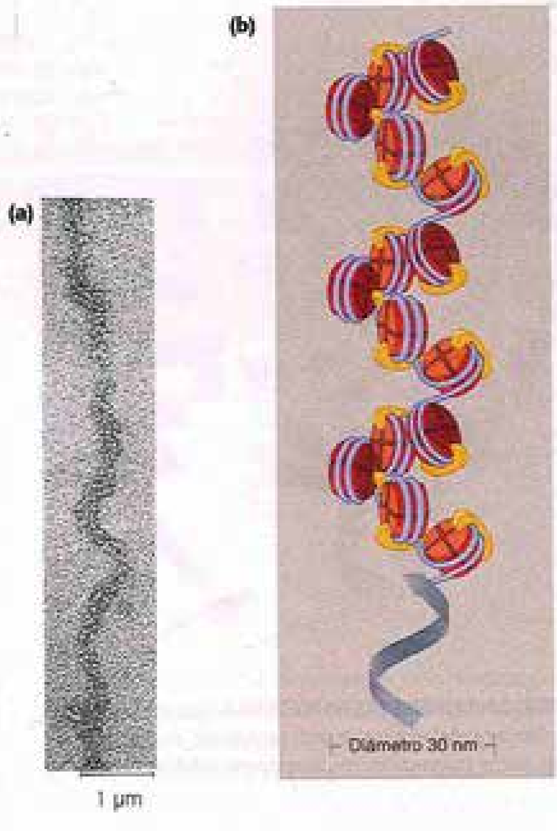


Fig. 11-9. FIBRAS DE 30 NANÓMETROS. ***(a)*** *Fotografía obtenida por microscopía electrónica de una porción de cromatina que se encuentra en un siguiente nivel de empaquetamiento que el mostrado en la figura 11–8a. Dado su diámetro, esta estructura de cromatina se conoce como fibra de 30 nanómetros.* ***(b)*** *Modelo propuesto para la estructura mostrada en (a).*

dedor de un carretel. Otra molécula de histona se extiende sobre la molécula de DNA, fuera de la parte central del nucleosoma. Cuando un fragmento de DNA está bien enrollado en el nucleosoma, su longitud se reduce en una sexta parte.

En el siguiente nivel de condensación de la cromatina, los nucleosomas se empaquetan unos sobre otros en disposiciones regulares en las que la cromatina forma fibras de 30 nanómetros (fig. 11-9). Este nivel de condensación se encuentra tanto en la cromatina de células en interfase como en los cromosomas durante la mitosis. Una condensación ulterior ocurre cuando la fibra de 30 nanómetros forma una serie de bucles. Cada bucle se enrolla hasta que, finalmente, ramilletes de bucles vecinos se condensan para formar los cromosomas compactos que pueden visualizarse durante la mitosis y la meiosis (fig. 11-10).

Cuando se transcribe el DNA, la cromatina experimenta ciertas modificaciones químicas covalentes. Una de estas modificaciones es la acetilación (agregado de grupos acetilo), que reduce la carga positiva de las histonas del nucleosoma. Este cambio hace que disminuya la afinidad de las histonas por el DNA, que está cargado negativamente. En consecuencia, el nucleosoma se relaja y la RNA polimerasa y los factores de transcripción pueden acceder al DNA. De este modo, se favorece la transcripción.

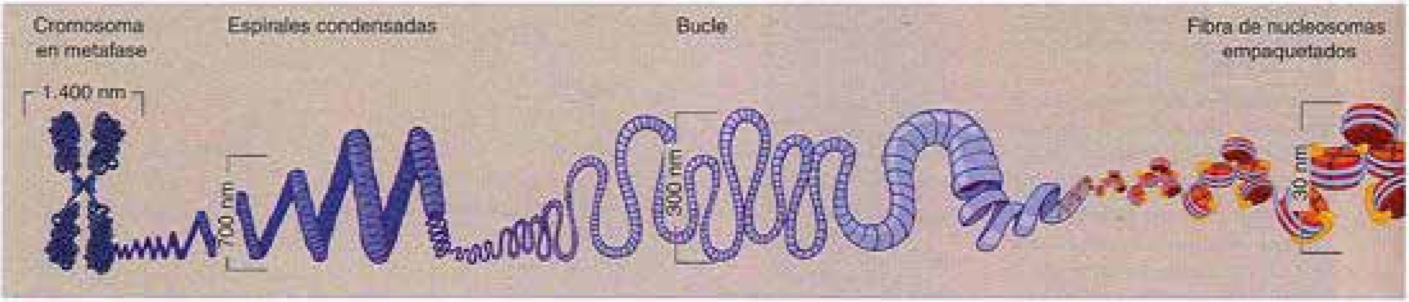


Fig. 11-10. NIVELES DE PLEGAMIENTO DEL DNA EUCARIONTE. *Desde la doble hélice imaginada por Watson y Crick (invisible al poderoso microscopio electrónico) hasta la estructura de un cromosoma formando parte de la cromatina (visible al microscopio óptico).*

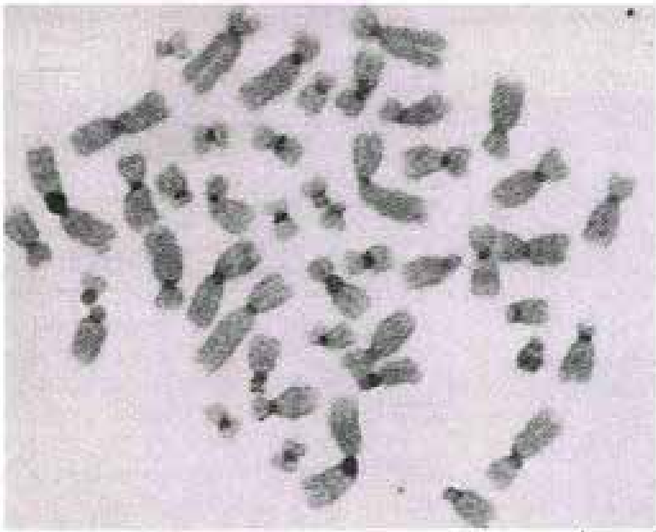


Fig. 11-11. CROMOSOMAS HUMANOS EN METAFASE. *Estos cromosomas fueron teñidos para distinguir la heterocromatina, más condensada, de la eucromatina, menos condensada. Nótese la heterocromatina intensamente teñida en la región del centrómero.*

Otras proteínas asociadas con los cromosomas son las enzimas vinculadas con la síntesis de DNA y RNA, y las proteínas reguladoras de la transcripción. A diferencia de las histonas, las proteínas reguladoras varían de un tipo celular a otro, tanto en su identidad como en abundancia.

Estructura compacta y relajada de la cromatina

La tinción revela dos tipos de cromatina: la **eucromatina**, que se tiñe débilmente, y la **heterocromatina**, que se tiñe más intensamente (fig. 11-11). Durante la interfase, la heterocromatina está fuertemente condensada y la eucromatina se encuentra más laxa. Es justamente en esta etapa, en la que el DNA está más accesible a la RNA polimerasa, que se produce la transcripción de DNA a RNA.

Algunas regiones de heterocromatina son constantes en todas las células y nunca se expresan en ningún tejido. Un ejemplo es la cromatina altamente condensada característica de la zona del centrómero del cromosoma. Esta región, que no codifica ninguna proteína, desempeña un papel estructural en el movimiento de los cromosomas durante la mitosis y la meiosis.

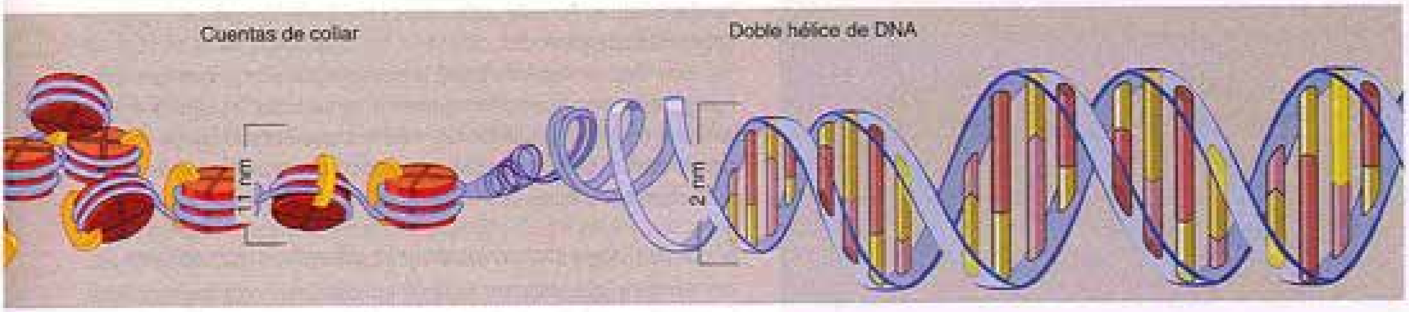
El grado de condensación de otras regiones de la cromatina varía de una célula a otra dentro de un mismo individuo. Esto se debe a que las diferentes clases de células sintetizan proteínas diferentes que se transcriben a partir de distintas porciones de DNA. A medida que las células se diferencian durante el desarrollo embrionario, las proporciones de heterocromatina y de eucromatina van variando. Los segmentos de DNA cuya expresión no es necesaria en una célula diferenciada se encuentran eficazmente "silenciados".

El genoma eucarionte: una organización compleja

La organización de un gen eucarionte es evidentemente mucho más compleja que la de un gen procarionte. Cada gen eucarionte funcional tiene no sólo un promotor –la secuencia de DNA que recluta a la RNA polimerasa–, sino también otras secuencias importantes llamadas *elementos de control* o *de regulación*. Estas secuencias, la clave de los altos niveles de transcripción observados en los genes eucariontes, aumentan altamente la eficiencia de los promotores, es decir, son amplificadores (en inglés, *enhancers*) de la transcripción. Estos elementos de control suelen estar ubicados hacia el extremo 5' de la cadena codificante del gen que controlan, algunos muy cerca del promotor y otros a distancias mayores "río arriba" de él. En la figura 11-12 se muestra un gen eucarionte típico y sus elementos de regulación (fig. 11-12).

La regulación de la expresión génica en los eucariontes

La expresión de los genes en eucariontes puede ser regulada en varias de las etapas que conducen desde el DNA a las proteínas. Una célula eucarionte regula las proteínas que sintetiza controlando:



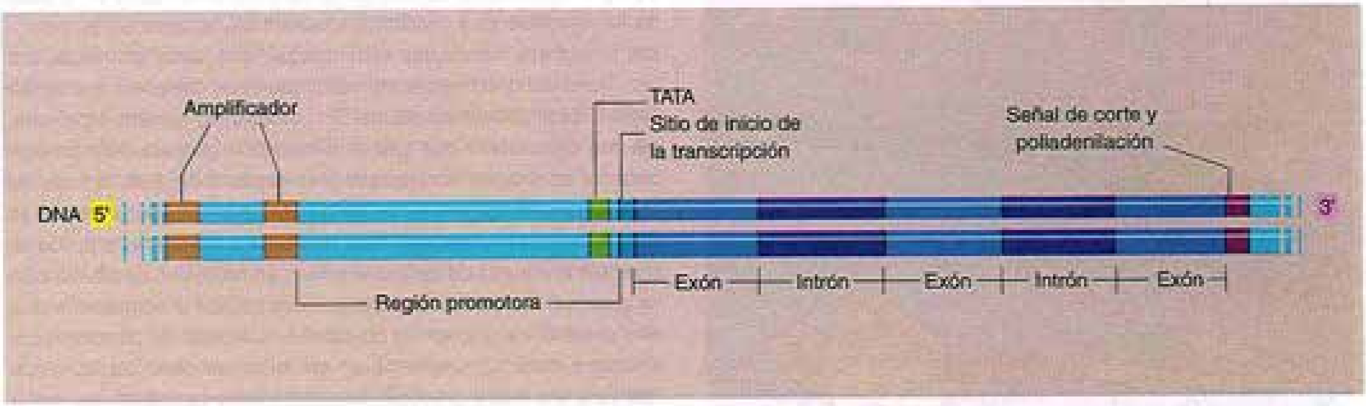


Fig. 11-12. UN GEN EUCARIONTE Y SU TRANSCRIPCIÓN. *Un gen eucarionte funcional tiene un promotor, una secuencia de DNA a la que, con la ayuda de factores de transcripción, se une la RNA polimerasa. El inicio de la transcripción está regulado por varios elementos de control que son secuencias de DNA, algunas localizadas cerca y otras lejos del promotor.*

- La transcripción (el momento y la frecuencia con que un determinado gen es transcrito).
- El procesamiento del mRNA transcrito.
- El transporte del mRNA del núcleo al citoplasma.
- La traducción de los mRNA a proteínas en el citoplasma.
- La degradación del mRNA (control de la vida media del mRNA).
- La actividad de las proteínas a través de su activación e inactivación.

Algunos de estos procesos se describieron en el capítulo 10. De todas estas etapas de regulación, la primera es la que resulta más eficiente para la célula. Por otra parte, el transcrito primario puede ser procesado en más de una forma; este procesamiento alternativo con frecuencia suele estar regulado de un modo específico, según el tipo celular en el que ocurre (véase cap. 10, fig. 10-6). A continuación analizaremos los distintos puntos de control de la regulación de la expresión génica en eucariontes.

El control de la transcripción

La regulación de la transcripción en eucariontes es un fenómeno complejo. A diferencia de lo que ocurre en procariontes, la RNA polimerasa no puede iniciar la transcripción simplemente uniéndose al promotor del gen que va a transcribir, sino que requiere un grupo de proteínas, los *factores basales de la transcripción*. En un primer paso, el primer factor se une a la caja TATA promotora, una secuencia rica en nucleótidos de adenina y timina que se encuentra a unos 25 pares de bases "río arriba" del sitio de inicio de la transcripción (véase cap. 10, El mecanismo de transcripción: síntesis del RNA mensajero). Luego se van uniendo otros factores que forman el denominado *complejo basal de la transcripción*, junto con la RNA polimerasa II. Sólo una vez que se formó el complejo basal puede comenzar la transcripción. Sin embargo, también es necesaria la participación de otros factores reguladores de la transcripción, un grupo de proteínas que se unen a los *enhancers* y a la maquinaria transcripcional. Si esto no ocurre, el nivel de transcripción es muy bajo.

Algunos *enhancers* están cerca del sitio de inicio y otros se encuentran a miles de pares de bases, lo cual implica que el DNA debe torcerse y formar un lazo o bucle para acercar las regiones promotoras y los *enhancers* entre sí. Los factores reguladores de la transcripción, que no forman parte del aparato basal, son proteínas diméricas (es decir, formadas por dos subunidades polipeptídicas iguales) que suelen

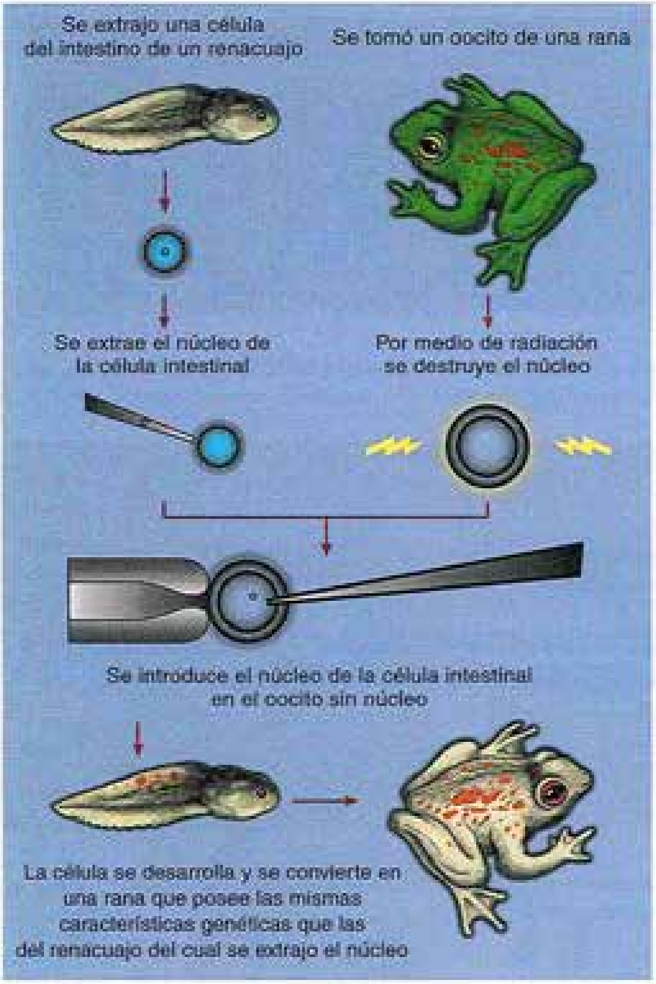


Fig. 11-13. IMPLANTACIÓN DE NÚCLEOS. *Varios experimentos demostraron que la diferenciación celular no va acompañada necesariamente de una inactivación irreversible de genes o de una pérdida del DNA funcional. En los experimentos hechos por J. B. Gurdon, que se ilustran en esta figura, se extrajeron núcleos de las células intestinales de un renacuajo y se implantaron en óvulos cuyo núcleo se había destruido. En algunos casos, el cigoto se desarrolló normalmente, lo cual pone en evidencia que el núcleo de la célula intestinal del renacuajo contenía toda la información necesaria para todas las células del organismo. Se han realizado ensayos similares con mamíferos, que resultaron exitosos.*

tener un dominio de fijación al DNA *enhancers* y un dominio de activación que se une a la maquinaria transcripcional.

Existe otro tipo de control que involucra cambios covalentes en el propio DNA genómico. Se trata del *imprinting* o la *impronta genómica*. Ciertas enzimas son capaces de introducir "marcas" en el DNA que no modifican su información genética almacenada pero que cambian el grado de expresión de los genes. Tal es el caso de la incorporación de grupos metilo en las citosinas de ciertos genes, lo cual actúa como una señal inhibitoria de su expresión porque modifican indirectamente la estructura de los nucleosomas, compactándolos. Estas marcas de *metilación* con frecuencia son heredadas por las células hijas durante la mitosis y la meiosis, pero también pueden aparecer o desaparecer durante el desarrollo embrionario o durante la diferenciación celular (véase cap. 15). Incluso pueden ser generadas por ciertas hormonas y sustancias externas. Por esta razón, estos cambios se consideran "epigenéticos", más que genéticos.

Los factores reguladores de la transcripción determinan que algunos genes se expresen permanentemente en todas las células del organismo (expresión constitutiva), mientras que otros lo hacen sólo en ciertos tejidos u obedeciendo a la aparición de señales externas, como hormonas, luz o estrés.

El control de la transcripción y la diferenciación celular

En los eucariontes, en especial en los eucariontes multicelulares, los problemas de regulación son muy diferentes de los de los procariontes. Generalmente, un organismo multicelular inicia su vida como un cigoto, que luego se divide en forma repetida por mitosis y citocinesis y produce muchas células. Como veremos en el capítulo 15, estas células se diferencian transformándose en células musculares, nerviosas, sanguíneas, intestinales, entre muchas otras. Cada tipo celular, una vez diferenciado, comienza a producir proteínas diferentes que lo distinguen de otros tipos de células. Sin embargo, numerosos experimentos han demostrado que toda la información genética originalmente presente en el cigoto también está presente en cada célula diploide del organismo (fig. 11-13). Se ha comprobado que, por ejemplo, en ciertas condiciones, una sola célula diferenciada de zanahoria puede reconstituir una planta de zanahoria entera, sin necesidad de intervención de gametos. Del mismo modo, el gen que codifica la hormona insulina está presente no sólo en las células especializadas del páncreas (que sintetizan insulina), sino también en todas las otras células. Dado que cada tipo celular produce sólo sus proteínas características y no las proteínas características de otros tipos celulares, resulta claro que la diferenciación de las células de un organismo multicelular depende de la inactivación de ciertos grupos de genes y de la activación de otros.

Si bien todas las células de un mismo individuo poseen la misma información genética, no todos los genes se expresan en todos los tejidos. De hecho, los numerosos tipos celulares son distintos entre sí porque cada uno expresa una batería determinada de genes. La expresión diferencial de estos genes es causa directa de sus secuencias promotoras y reguladoras, regiones del DNA que literalmente gobiernan su expresión.

La expresión génica y la diferenciación de tejidos

Un organismo adulto puede entenderse como una disposición ordenada de tipos celulares específicos que aparecieron durante el desarrollo a través de procesos de diferenciación celular. La diferenciación es el resultado de la expresión diferencial de genes específicos en cada tipo celular. Inicialmente se observó que ciertos genes, entre ellos *myoD*, si bien estaban presentes en todas las células, sólo se encontraban activos en células musculares. Cuando se forzó experimentalmente la expresión de estos genes en células de origen no muscular, estas células se diferenciaron en musculares.

Otro ejemplo en este sentido es el gen *eyeless* de moscas (o su equivalente *Pax* de mamíferos), que determina la formación del ojo durante el desarrollo embrionario. El biólogo alemán Walter Gehring logró expresar este gen en estructuras embrionarias de los insectos que dan lugar a las alas o las patas, que luego originó moscas adultas con ojos en las alas o en las patas.

Por medio de estos estudios se comprobó que estos genes codifican factores de transcripción que actúan sobre otros genes por inducción de la diferenciación celular mediante la regulación de una segun-

da línea de genes específicos. Por esta razón, esos factores de transcripción reguladores se identifican como "reguladores maestros" y los genes que los codifican, como "genes maestros". Tal como una llave maestra de una cañería cierra el paso a muchas otras válvulas subsidiarias, los reguladores maestros controlan la expresión de numerosos genes subalternos. Cabe preguntarse entonces, ¿quién regula a estos genes maestros? Aparentemente, la expresión de los genes que codifican estos factores maestros está controlada por estos mismos factores (autorregulación) o bien por factores "más maestros aún" ya presentes en disposición asimétrica en el cigoto y en el embrión temprano. Volveremos sobre estos temas en el capítulo 15.

El transporte del mRNA del núcleo al citoplasma

El mRNA transcrito primario es procesado y se convierte en un mRNA maduro (véase cap. 10, fig. 10-8) que sale del núcleo hacia el citoplasma. Este proceso se denomina *exportación del mRNA*.

Como vimos en el capítulo 2, en las células eucariontes el núcleo está separado del citoplasma por la doble membrana nuclear y el pasaje de macromoléculas, tanto hacia el núcleo como desde él, se realiza exclusivamente a través del complejo del poro nuclear. Las proteínas con un peso molecular menor de 40 kDa* ingresan o egresan del núcleo por difusión simple. Todas aquellas proteínas con un peso mayor y muchos tipos de RNA recién sintetizados (rRNA, tRNA, etc.) que salen del núcleo se transportan a través de este poro por difusión facilitada –proceso mediado por receptores llamados exportinas e importinas–. Sin embargo, la exportación del RNA mensajero parece ocurrir por un mecanismo totalmente diferente, en el que estarían involucrados otros factores proteicos solubles. Pese a que todavía se desconocen muchos de los detalles de este proceso, existen evidencias que sugieren que para que la exportación pueda llevarse a cabo es necesario que se produzca un procesamiento correcto de los mensajeros (adición del CAP, *splicing* y poliadenilación).

Control de calidad

Recientemente se encontró un mecanismo por el cual se destruyen los mRNA que contienen codones de terminación prematuros. Estos codones en forma ocasional se producen por errores de la RNA polimerasa –RNA polimerasa II– durante la transcripción. La traducción de estos mensajeros provocaría la producción de polipéptidos que probablemente no tendrían actividad biológica. Este proceso se denomina *nonsense-mediated mRNA decay* (NMD), que significa *degeneración o decaimiento del mRNA mediado por codones sin sentido*.

Existen muchas controversias respecto del funcionamiento de este mecanismo; el modelo más aceptado puede observarse en la figura 11-14. Para comprender cómo ocurre este mecanismo, debemos recordar, como vimos en el capítulo anterior, que a medida que un gen se transcribe, el mRNA sufre una serie de modificaciones, entre las que se incluyen la adición del CAP en el extremo 5', la eliminación de los intrones (o *splicing*) y la poliadenilación en su extremo 3'. Como puede verse en la figura 11-14, al finalizar cada eliminación de un intrón durante el *splicing*, una serie de proteínas se unen al mRNA a unas 25 bases "río arriba" de la unión exón-exón del transcrito maduro. Cuando se produce la primera ronda de traducción, es decir, la primera vez que un ribosoma traduce un mRNA determinado, las proteínas que se encontraban unidas cerca de la unión exón-exón son eliminadas por el propio ribosoma (fig. 11-14a). En el caso de que un mRNA presente un codón de terminación prematuro, el ribosoma se detendrá en ese lugar y no podrá liberar las proteínas que se encuentren en los últimos exones (fig. 11-14b). En esta situación, la persistencia de estas proteínas induce la pérdida del CAP, lo que provoca la rápida degradación de ese mRNA.

Han surgido controversias acerca del lugar en el que tiene lugar este proceso. En levaduras como *Saccharomyces cerevisiae*, el NMD ocurre exclusivamente en el citoplasma, mientras que en mamíferos, si bien se ha detectado este proceso en ese compartimiento, existen evidencias que sugieren que también sucede en el núcleo. Esto implica que al menos una ronda de traducción –la primera– debe ocurrir dentro del núcleo y, en el caso de confirmarse, se estaría quebrando otro de los "dogmas" de la biología: la traducción ocurriría también en el núcleo de una célula eucarionte. Futuras investigaciones aportarán nuevas evidencias sobre este problema.

La traducción de los mRNA en proteínas en el citoplasma

La regulación de la expresión génica en eucariontes depende de numerosos procesos que operan de manera coordinada tanto espacial como temporalmente. Uno de los puntos clave en la regulación de la expresión génica es el control postranscripcional de los mRNA. Básicamente, esta regulación reside tanto en la estabilidad del mensajero como en su localización, controlando temporal y espacialmente la traducción de las proteínas que codifica. Como vimos en el capítulo anterior, sólo las secuencias de mRNA maduro ubicadas entre el codón de iniciación y el codón de terminación se traducen en proteína, y dejan en ambos extremos del mensajero secuencias no traducibles, denominadas extremos 5'UTR (región no traducible que abarca desde el CAP hasta el codón de iniciación) y extremos 3'UTR (región no traducible que abarca desde el codón de terminación hasta la cola de Poli-A) (véase cap. 10, fig. 10-8). En el citoplasma, los extremos 5'UTR y 3'UTR de la mayoría de los mRNA se encuentran unidos a proteínas denominadas RBP (*RNA binding proteins* o proteínas de unión al RNA) que controlan el destino de cada mRNA.

Recientemente se han descrito estructuras granulares en el citoplasma de muchos tipos celulares (fibroblastos, oocitos, neuronas y levaduras, entre otros) compuestas por ciertos RNA y proteínas. Estas estructuras estarían involucradas en el destino de los mRNA. Entre ellas se encuentran los "cuerpos P", que contienen enzimas que eliminan el CAP de los RNA mensajeros y exonucleasas, enzimas involucradas en la degradación de los mRNA. Otra estructura presente en células del tejido conectivo, los fibroblastos, son los *gránulos de transporte*, en los que el mRNA de la proteína actina, cuya traducción está reprimida, es transportado hacia una zona celular específica donde se traduce. En neuronas ocurre algo similar; los "gránulos neuronales" transportan diversos mensajeros hacia las dendritas, donde ocurrirá la traducción.

Los gránulos de estrés

Se ha observado que en ciertas condiciones ambientales atípicas se forman estructuras granulares compuestas por RNA y proteínas denominadas gránulos de estrés (SG). En respuesta a situaciones de es-

---

** 1 dalton (Da) es la unidad de masa atómica (uma); 1kDa = 1.000 Da.*

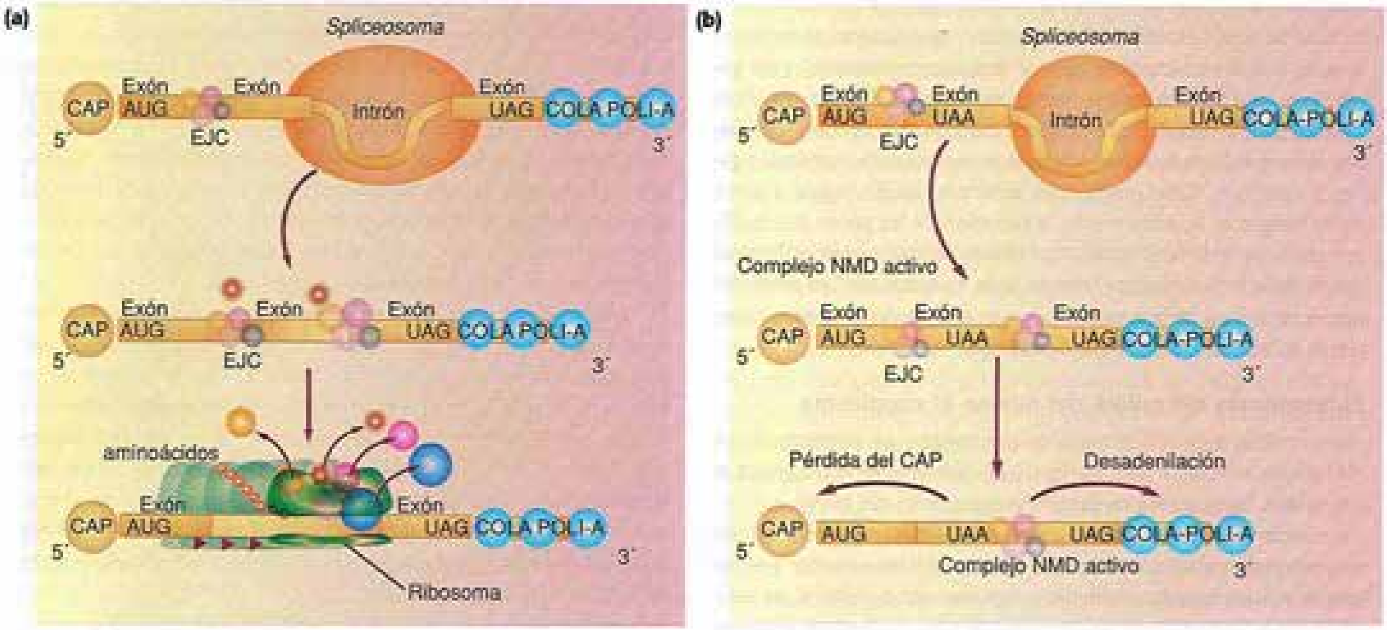


Fig. 11-14. MECANISMO DEL NMD. *Durante el procesamiento del mRNA, diversas proteínas se unen cerca de cada unión exón-exón conformando un complejo EJC (exon junction complex o complejos de unión a exones).* ***(a)*** *Si el mRNA no contiene codones de terminación prematuros, esas proteínas son desplazadas por el ribosoma en la primera ronda de traducción.* ***(b)*** *Por el contrario, si existen codones de terminación prematuros, por ejemplo UAA, el ribosoma no podrá desplazar esas proteínas. Esto activa el mecanismo de NMD (nonsense-mediated mRNA decay) y provoca la pérdida del CAP y la desadenilación (pérdida de la cola poli-A), lo que produce la degradación del mRNA.*

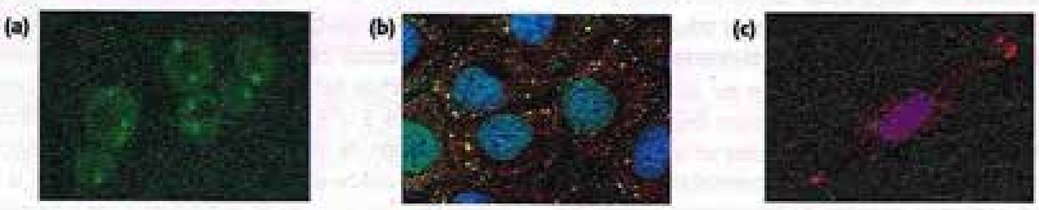


Fig. 11-15. EL "PURGATORIO" DE LOS mRNA. *Muchas de las estructuras granulares citoplasmáticas son responsables de la degradación de los mRNA.* ***(a)*** *En células de levadura se pueden observar los "cuerpos P" (en verde), mientras que en un cultivo de células humanas* ***(b)*** *pueden visualizarse los gránulos de estrés (en amarillo).* ***(c)*** *En fibroblastos de pollo, el mRNA de actina (rojo) es transportado en los gránulos de transporte a través del citoplasma.*

trés producidas por factores ambientales (calor, hiperosmolaridad o condiciones oxidantes), las células eucariontes inducen la expresión de ciertos genes cuyos productos les permiten adecuarse a algunos de estos ambientes inhóspitos. Asimismo, frente al estrés, las células también son capaces de disminuir la síntesis de algunas proteínas, llamadas *de mantenimiento*, ya que permiten a la célula realizar sus funciones básicas; en condiciones "normales", estas proteínas se expresan constitutivamente. La disminución en la concentración de proteínas de mantenimiento no se debe a una inhibición de la expresión de los genes correspondientes, sino a una *represión traduccional* de los mRNA que codifican esas proteínas.

Durante el estrés, las células exhiben cambios morfológicos tanto en el núcleo como en el citoplasma. En la periferia nuclear se observan gránulos de estrés (SG), compuestos por RNA y proteínas que forman las denominadas ribonucleopartículas o RNP (fig. 11-15).

Sorprendentemente, estos SG contienen mRNA de genes de mantenimiento, mientras que de manera selectiva excluyen los mensajeros pertenecientes a los genes inducidos por estrés. Estas observaciones sugieren que los SG podrían ser los responsables de la *represión traduccional selectiva* de los mRNA que codifican las proteínas de mantenimiento durante el estrés celular. Más aún, el hecho de que los mRNA reprimidos en los gránulos puedan ser traducidos *in vitro* (una vez que las células se recuperan del estrés) sugiere que el proceso es reversible.

La degradación del mRNA

Como vimos, no sólo es importante el control de la transcripción de ciertos genes, es decir, cuándo y dónde un gen determinado se transcribe, sino también el control sobre la degradación de los mRNA que ya han participado de varias rondas de traducción. Si estos mRNA no se degradaran, la traducción de las proteínas que codifican nunca se detendría. Hemos visto algunos ejemplos de este tipo de control, como por ejemplo la formación de gránulos de estrés y el mecanismo conocido como NMD. En las células eucariontes, un mRNA se encuentra protegido de la degradación gracias a su extremo 5' modificado (la adición del CAP) y a su cola de poliadeninas en su extremo 3'. El proceso de degradación implica la eliminación ordenada de estas modificaciones. En primer lugar, se eliminan ribonucleótidos de adenina dejando un corto tramo de poli-A. El mecanismo completo se desconoce, pero se sabe que intervienen enzimas como las exonucleasas. La eliminación del poli-A provoca que una enzima "destapadora" elimine el CAP. Esto se debe a que otra proteína llamada PABP (proteína de unión a poliA) –que impide que la enzima "destapadora" se una al extremo 5'– se libera del mensajero cuando la longitud del poli-A cae por debajo de los 10-15 nucleótidos. En esta situación, se elimina el extremo 5' y el mRNA se degrada con rapidez por acción de exonucleasas. Además, los mRNA pueden ser degradados desde su extremo 3' por los *exosomas*, un complejo de más de cinco exonucleasas.

Otro ejemplo de regulación de la expresión génica a través de la degradación de mRNA es el llamado *silenciamiento génico postranscripcional*. Este proceso ocurre cuando los organismos eucariontes son invadidos por virus o transformados genéticamente en el laboratorio por transgenes que se transcriben de un modo muy eficiente. En estas situaciones, las células suelen sintetizar un RNA "antisentido", es decir, con una secuencia de nucleótidos complementaria a la del mRNA normal. Ambos RNA complementarios hibridan entre sí, y la molécula híbrida resultante es degradada por una ribonucleasa especial. De esta manera, el gen invasor es neutralizado, pero el organismo paga un alto precio por esa protección: es incapaz de expresar su propio gen que tiene la misma secuencia que la del gen invasor. Esa incapacidad se manifiesta porque la degradación de la molécula híbrida genera ribooligonucleótidos cortos, los cuales provocan el direccionamiento de otra ribonucleasa hacia el mRNA normal de la misma secuencia, destruyéndolo.

Un mecanismo similar parece operar constantemente silenciando a los elementos genéticos móviles endógenos –los transposones– (véase cap. 13, Genes móviles: los transposones), cuya alta actividad de movimiento podría afectar la integridad del genoma. La hipótesis acerca de la ocurrencia de este mecanismo se sustenta en evidencias que sugieren la existencia de genes naturales que codifican RNA cortos "antisentido". (recuadro 11-4, *El descubrimiento del silenciamiento génico*).

La expresión génica en animales: transgénicos y clones

Durante la década de 1980, la idea de introducir genes en animales se convirtió en realidad. Un animal que incorpora información genética nueva, por agregado de DNA ajeno, se denomina **transgénico** y el gen incorporado se denomina **transgén**. El experimento pionero se remonta a principios de la década de 1980, cuando Jon W. Gordon y Frank H. Ruddle de la Universidad de Yale, Estados Unidos, insertaron con éxito el gen que codifica la globina en conejos en óvulos fecundados de ratón. Los ratones desarrollados a partir de los cigotos modificados incorporaron el gen extraño en un sitio al azar en todas las células de su genoma y el gen luego pasó a las generaciones siguientes según una distribución mendeliana. Los ratones que habían recibido el gen de conejo produjeron la globina de conejo (fig. 11-16). El hecho de que el transgén se expresara sólo en los glóbulos rojos y no en otros tejidos de ratón indicaba que había traído consigo las regiones reguladoras de la transcripción y que, por lo tanto, estaba bajo los mismos mecanismos de control celular que el gen de globina endógeno de ratón. Durante esos años también se consiguió crear ratones transgénicos portadores del gen de la hormona del crecimiento humana. En este caso, el gen introducido se puso bajo el control de un promotor de modo que se expresara en casi todos los tejidos del adulto (a diferencia de lo que ocurre en el ratón salvaje en el que el gen propio de la especie sólo se expresa en la hipófisis). Los ratones transgénicos alcanzaron tamaños mucho mayores que sus congéneres normales.

Más recientemente se ha desarrollado una metodología que permite obtener clones de animales, es decir, copias genéticas idénticas, con el empleo de células sexuales pero sin la necesidad de cruzas sexuales convencionales. Este procedimiento se basa en la transferencia del núcleo de una célula diploide diferenciada a un óvulo no fecundado (oocito) al cual previamente se le extrajo el núcleo que albergaba su propio material genético. Unos pocos de los oocitos así manipulados comienzan a desarrollarse como embriones normales. En mamíferos, estos embriones son implantados en madres sustitutas.

En los primeros ensayos realizados en ranas (véase fig. 11-13), los óvulos que recibieron un núcleo ajeno se desarrollaron y dieron lugar a embriones que llegaron a formar individuos completos, e incluso alcanzaron el estado adulto. En 1996, un grupo liderado por los investigadores escoceses Keith Campbell y Ian Wilmut del Roslin Institute de Edimburgo, Escocia, realizaron con éxito el mismo tipo de procedimiento partiendo de células somáticas en cultivo de una oveja adulta. De este experimento nació Dolly, el primer mamífero clonado a partir de un in-

Recuadro 11-4

El descubrimiento del silenciamiento génico

El silenciamiento génico fue descubierto a partir de un "fracaso", cuando científicos holandeses pretendieron intensificar el color de las flores de petunia mediante experimentos de modificación genética en los que introdujeron genes responsables de la formación de pigmentos coloreados. Las plantas transgénicas obtenidas no sólo no mostraron el esperado color más intenso, sino que ¡las flores resultaron blancas! Este resultado desalentador fue aprovechado por científicos muy observadores, quienes lejos de frustrarse por el "fracaso" comenzaron a estudiar los apasionantes mecanismos moleculares del silenciamiento génico.

(a)





Figura interactiva

Fig. 11-17. CLONACIÓN DE DOLLY. *Esquema del proceso que permitió clonar un mamífero a partir de una célula totalmente diferenciada.*

(b)

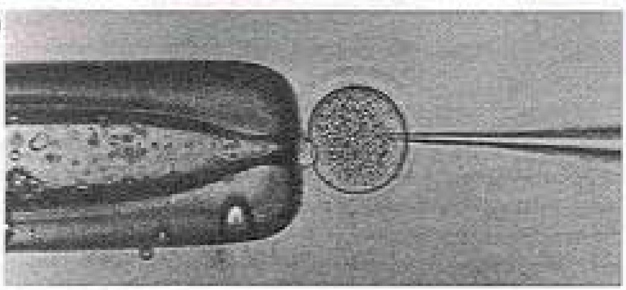


Fig. 11-16. OBTENCIÓN DE UN ANIMAL TRANSGÉNICO. ***(a)*** *Esquema del procedimiento por el cual Gordon y Ruddle insertaron en ratones el gen de globina beta de conejo. El gen fue introducido en plásmidos (véase cap. 14), que luego se inyectaron en óvulos fecundados justo antes de que se fusionaran los núcleos del óvulo y del espermatozoide. Después de la inyección, los óvulos fecundados se implantaron en un ratón hembra, que parió varias crías al cabo de 21 días de gestación. El polipéptido de globina beta del conejo estaba presente en los glóbulos rojos de los hijos y las técnicas de hibridación mostraron que el transgén se había incorporado establemente a su DNA.* ***(b)*** *Foto que muestra la inyección de una suspensión de plásmidos en un óvulo fecundado. El diámetro de la punta de la micropipeta es de alrededor de 0,5 micrómetros pero, para la escala de tamaños de los elementos que se manipulan, este procedimiento, como dijera Gordon, "equivale a que una persona fuese golpeada por un poste de cables de teléfono". Sin embargo, suele sobrevivir un número significativo de óvulos.*

dividuo adulto (fig. 11-17). El éxito de esta metodología se debió a la coordinación de los ciclos de replicación del DNA de las células mamarias y los de producción de mRNA del oocito. En general se busca que durante las primeras divisiones del embrión en desarrollo se expresen únicamente las proteínas codificadas por el mRNA presente en el citoplasma del oocito. Esto permite una reprogramación de la expresión genética del núcleo diferenciado de las células mamarias. La reversión de la diferenciación, o *desdiferenciación*, se logra mediante la interacción con las moléculas presentes en el oocito receptor. Tal sincronía todavía es difícil de lograr y eso explica el bajísimo número de nacimientos en estos experimentos de clonado somático. Además, los animales clonados hasta ahora han sufrido patologías, algunas de ellas letales. No obstante, el clonado de animales es una técnica en pleno auge y su utilización es objeto de muchos debates, como se verá en el capítulo 41 (véase ensayo 41-2).

La técnica de clonado se realizó ya en varios países, entre los que se encuentran Gran Bretaña, Estados Unidos, Canadá, Francia, Alemania, Australia, Nueva Zelanda, Japón y Corea. En Latinoamérica se está comenzando a realizar. En marzo de 2001, un equipo de investigación de Brasilia clonó una vaca, Victoria, a partir de tejido de un animal re-

ción muerto en un accidente. En agosto de 2002, la compañía argentina de biotecnología Biosidus anunció el nacimiento de su primer ternero clonado en un campo en Buenos Aires, Argentina. La vaca clonada pertenece a la raza Jersey y fue bautizada "Pampa" (fig. 11-18). Esta clonación es parte de un proyecto que apunta a producir medicamentos mediante la introducción de transgenes específicos en animales genéticamente homogéneos. En los meses siguientes nacieron otras terneras clonadas, a algunas de las cuales se les había insertado un gen humano, es decir que eran transgénicas. En octubre de 2003, Biosidus anunció que una de las terneras, Pampa Mansa, estaba produciendo leche con buena cantidad de hormona del crecimiento humana. Esto demostró que el gen que codifica la hormona se insertó en forma adecuada en el genoma de la ternera. Otros mamíferos clonados en experimentos de investigación en el mundo incluyen el ratón, el conejo, el cerdo y la rata.

En este capítulo hemos recorrido los mecanismos de regulación de la expresión génica en organismos procariontes y eucariontes. Al comprender el funcionamiento de los relativamente simples genomas procariontes se pudo comenzar a dilucidar procesos similares en los más complejos y vastos genomas eucariontes (recuadro 11-5, *Microchips de DNA*). En los próximos capítulos estudiaremos fenómenos sorprendentes, como los movimientos de genes dentro y fuera del cromosoma, y analizaremos cómo los biólogos moleculares aprendieron a utilizarlos en sus manipulaciones genéticas.



Fig. 11-18. PAMPA MANSA, UNA VACA CLONADA.

Recuadro 11-5

Microchips de DNA

En los últimos años se desarrolló una técnica que promete generar un salto cualitativo en los estudios de la expresión génica. Se trata de los *microchips* de DNA. En contraste con las aproximaciones experimentales clásicas al problema de la expresión, que buscan identificar una secuencia conocida determinada de mRNA –o, a lo sumo, unas pocas en forma simultánea–, los *chips* permiten monitorizar la expresión simultánea de muchos genes de un genoma en un único experimento. Los *chips* de DNA tomaron su nombre de los *chips* en los que se basa el procesamiento de la información en las computadoras –unas pequeñas piezas de material semiconductor, entre las que se encuentran los transistores, dispuestas en un circuito electrónico–. En los *chips* de DNA, en lugar de transistores hay secuencias de DNA depositadas en una grilla cuadriculada sobre un soporte sólido del tamaño de un cubreobjetos como los que se usan en los preparados de microscopia. La base de la técnica es simplemente la hibridación de esas secuencias con sus complementarias de mRNA obtenidas en distintas situaciones (véase cap. 10, ensayo 10-1). De este modo, es posible comparar la expresión de genes activados de manera específica en células provenientes de un tejido determinado, en células tumorales o en células de un mismo tejido antes del tratamiento con un medicamento y después de éste. Las secuencias de mRNA presentes en la preparación indican qué genes se expresaron.

Los patrones de hibridación del *chip* se analizan cualitativa y cuantitativamente por medio de programas de computadora y reflejan el patrón de expresión de cada uno de los genes analizados. Cada patrón de expresión del genoma en forma global recibe el nombre de transcriptoma. De manera análoga, los científicos se proponen contar, en un futuro cercano, con un inventario de todas las proteínas presentes en cada tipo celular de los organismos más estudiados o proteoma. Por ejemplo, el análisis preliminar del proteoma del gusano *Caenorhabditis elegans* predice unas 20.000 proteínas diferentes y el del proteoma humano, más de 100.000. La aparente falta de concordancia entre el número total de proteínas diferentes en los humanos con respecto al número estimado de genes (unos 25.000) se resuelve si se considera que un gen puede dar origen a varios polipéptidos diferentes, debido al *splicing* alternativo.

La tecnología de los *microchips* provee un procedimiento revolucionario para explorar la expresión génica rápidamente y a gran escala y promete tener gran repercusión tanto en la investigación básica como en la aplicada.



Microchip de DNA que muestra genes activos o encendidos (en amarillo) e inactivos o apagados (en rojo).

En síntesis

El genoma procarionte

1. El genoma de los procariontes consiste en una sola molécula circular de DNA: el cromosoma bacteriano.
2. Las regiones que codifican polipéptidos con funciones relacionadas suelen encontrarse juntas formando grupos funcionales llamados cistrones, que se transcriben en una sola molécula de mRNA policistrónico.
3. Los procariontes también suelen tener plásmidos, pequeñas moléculas circulares de DNA que se replican en forma autónoma.

Regulación de la expresión génica en procariontes

4. La bacteria *Escherichia coli* presenta enzimas inducibles, que son sintetizadas cuando hacen falta y en respuesta a estímulos ambientales. También posee enzimas reprimibles, cuya síntesis se interrumpe ante la presencia de los productos de las reacciones que catalizan.
5. La regulación de la síntesis de proteínas ocurre a nivel de la transcripción y es una consecuencia de la interacción entre el ambiente químico de la bacteria y proteínas codificadas por genes reguladores. Estas proteínas pueden funcionar como controles negativos, reprimiendo la transcripción del mRNA, o como controles positivos, intensificándola.
6. Los operones están formados por un promotor, un operador y un cistrón. La transcripción del cistrón depende de una proteína represora que se une al operador. Esta acción obstruye al promotor, lo cual impide la transcripción. La capacidad del represor para unirse al operador depende de una molécula efectora. Según el tipo de operón, el efector activa o inactiva al represor.

El genoma eucarionte

7. El genoma de los eucariontes se define como todo el DNA presente en los cromosomas, incluidos los genes y las regiones no codificantes. Está distribuido en varios cromosomas que se encuentran dentro del núcleo celular.
8. Comparado con el genoma procarionte, el eucariótico presenta:
   - Mayor cantidad de DNA.
   - Genes interrumpidos por intrones.
   - Gran proporción de DNA intergénico.
   - Una gran cantidad de secuencias repetidas.
   - Cromosomas formados por DNA y proteínas histónicas y no histónicas.
   - Una organización compleja de las secuencias codificadoras y reguladoras del DNA, en la que cada gen tiene, además del promotor, elementos de regulación que amplifican la transcripción (*enhancers*).

La regulación de la expresión génica en los eucariontes

9. La expresión de los genes eucariontes puede estar regulada en diferentes etapas:
   - La transcripción.
   - El procesamiento del mRNA transcrito.
   - El transporte del mRNA del núcleo al citoplasma.
   - La degradación del mRNA.
   - La actividad de las proteínas (activación e inactivación).
10. Los factores basales de la transcripción son un grupo de proteínas necesarias en la transcripción. Los factores reguladores de la transcripción son otro grupo de proteínas que se unen a los *enhancers* y a la maquinaria transcripcional. La expresión génica diferencial desempeña un papel fundamental en el proceso de diferenciación celular.
11. El mRNA transcrito primario es procesado y se convierte en un mRNA maduro que es transportado al citoplasma, donde es traducido en proteínas. Los mRNA que debido a errores cometidos por la RNA polimerasa contienen codones de terminación prematuros son destruidos mediante un mecanismo llamado degeneración o decaimiento del mRNA.
12. El control postranscripcional de los mRNA es clave en la regulación de la expresión génica. Regula tanto la estabilidad del mensajero como su localización, controlando temporal y espacialmente la traducción de las proteínas codificadas.
13. En el citoplasma de muchos tipos celulares se forman estructuras granulares, compuestas por ciertos RNA y proteínas. Estas estructuras estarían involucradas en el destino de los mRNA.
14. Los gránulos de estrés son estructuras constituidas también por RNA y proteínas, que se forman en condiciones ambientales atípicas y disminuyen la síntesis de las proteínas de mantenimiento.
15. La degradación de los mRNA impide la síntesis permanente de proteínas. El proceso implica la eliminación del poli-A y del CAP, seguido por la acción de exonucleasas. La invasión por virus suele disparar la síntesis de RNA "antisentido", que hibrida con el mRNA normal e impide su traducción.
16. Los organismos transgénicos son aquellos que incorporaron información genética nueva, por agregado de DNA ajeno. El gen incorporado se denomina transgén.
17. Los clones son individuos genéticamente idénticos a otros que se obtienen con células sexuales, pero sin la necesidad de cruzas sexuales convencionales, por transferencia del núcleo de una célula diploide diferenciada a un oocito no fecundado.

Cuestionario

1. ¿Cuál es la ventaja adaptativa de que los genes de las enzimas que intervienen en una misma vía metabólica se encuentren juntos y se transcriban en una sola molécula de mRNA?
2. ¿Por qué no resultaría ventajoso desde el punto de vista adaptativo poseer enzimas que son sintetizadas todo el tiempo?
3. Relacione el siguiente fragmento con alguno de los temas abordados en este capítulo: "Un libro que mi padre vio en un hexágono del circuito quince noventa y cuatro constaba de las letras MCV perversamente repetidas desde el renglón primero hasta el último" (extraído del cuento *La Biblioteca de Babel*, de Jorge Luis Borges).
4. La expresión genética puede estar regulada a nivel de la transcripción, la traducción o la activación de las proteínas. En el último caso, el polipéptido producido es una forma inactiva, que sufre alguna modificación estructural (catalizada por enzimas) antes de que pueda desempeñar su función en la célula.
   - **a.** ¿Cuáles serían las ventajas (mayor valor adaptativo) de cada tipo de regulación desde el punto de vista de la célula?
   - **b.** ¿En qué circunstancias podría un tipo tener mayor valor adaptativo que el otro?
5. En el sistema del operón lac de *E. coli*, el gen Y+ codifica la producción de permeasa, una enzima esencial en el transporte de galactósidos del medio ambiente al interior de la célula. Su alelo Y- no produce permeasa. El galactósido lactosa debe entrar en la célula e inducir al gen Z+ a producir la enzima betagalactosidasa. El alelo Z- produce una proteína relacionada, pero enzimáticamente inactiva, llamada Cz. En presencia de un sistema operón funcional, ¿qué cree que ocurrirá en un organismo cuyo genotipo es Y-/Z+?

Sección 3 / Situación problemática 1
Jurassic Park

Capítulo 12



Comunicación celular

Los mensajeros moleculares recorrían los vasos sanguíneos como autos en una autopista. Atravesaban tibios paisajes iluminados por un resplandor difuso y ondulante, avanzaban por túneles oscuros que latían rítmicamente, se internaban por callejuelas cada vez más estrechas. Cuando por fin llegaban a las profundidades de los tejidos, se acercaban a las delicadas formas que emergían de las membranas celulares y ejecutaban en torno a ellas una sensual danza exploratoria. Danzaban hasta encontrar a sus parejas perfectas. Entonces se producía un reconocimiento íntimo y los mensajeros susurraban sus mensajes al interior de las células. De inmediato se desencadenaba una avalancha de reacciones y las células despertaban, del mismo modo que despierta el durmiente cuando la luz del sol se derrama sobre su rostro.

RAÚL A. ALZOGARAY

En organismos multicelulares, las células que conforman tejidos especializados funcionan en forma armónica y coordinada por medio de numerosos mecanismos finamente regulados. Muchos de estos mecanismos dependen de la comunicación entre células. Esta comunicación se produce cuando ciertas células emiten un *mensaje* a través de *señales químicas* que ejercen su efecto en otras células y éstas, como consecuencia, inician una *respuesta biológica*. Las respuestas son muy variadas: transformaciones morfológicas, modificación en rutas metabólicas o cambios en la expresión de ciertos genes que llevan a la división, a la diferenciación e incluso a la muerte celular.

Existen similitudes en estos mecanismos de comunicación intercelular entre distintos grupos de eucariontes multicelulares y también entre bacterias. Esas similitudes sugieren que es probable que el ancestro común a todos esos grupos ya tenía esas características. En organismos unicelulares hay mecanismos de comunicación entre individuos. Evolutivamente, cuando se adquirió la multicelularidad, estos mecanismos ya existentes en organismos unicelulares se habrían cooptado (véase cap. 19, Aptación, adaptación, exaptación) haciendo más eficiente la coordinación de funciones del organismo.

Mecanismos generales de comunicación celular

Para analizar el tipo de comunicación que existe entre células de los distintos tejidos de un organismo se establece una clasificación, según la distancia que recorre la molécu-

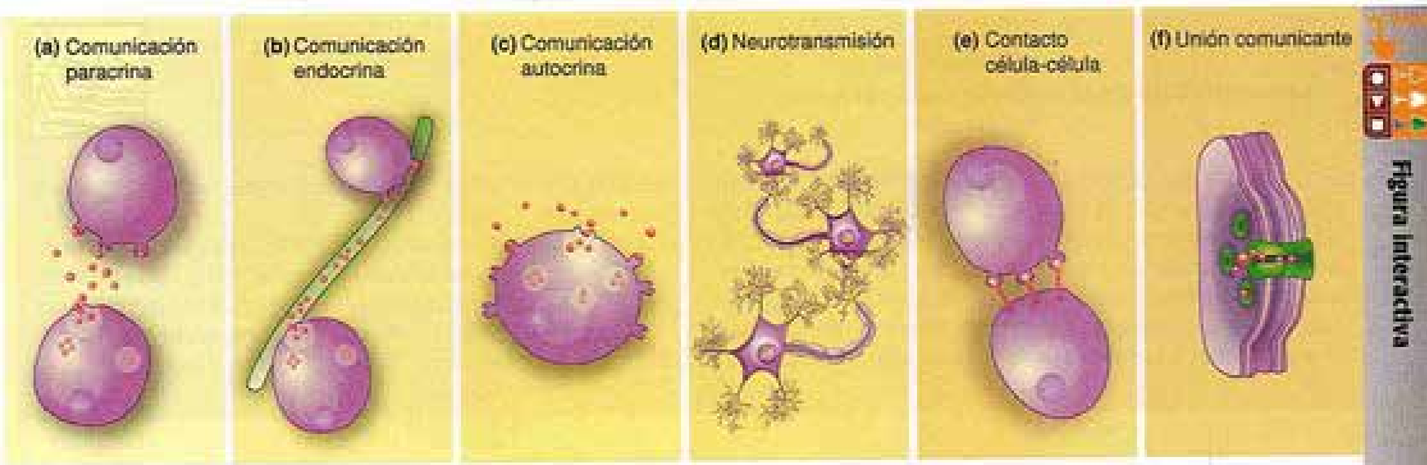


Fig. 12-1. TIPOS DE COMUNICACIÓN CELULAR. *La comunicación celular puede establecerse de distintas formas que incluyen:* ***(a)*** *la comunicación paracrina: la señal actúa sobre células vecinas;* ***(b)*** *endocrina: la molécula señal viaja por el torrente sanguíneo y alcanza células lejanas;* ***(c)*** *autocrina: la molécula señal llega a la misma célula de la cual salió;* ***(d)*** *neurotransmisión: la señal eléctrica viaja por la célula emisora (la neurona) hasta la terminal sináptica donde se produce la liberación de una molécula señal al espacio sináptico desde donde es captada por la célula receptora;* ***(e)*** *contactos célula-célula: la molécula señal permanece anclada a la membrana de la célula emisora mientras interactúa con la célula receptora y* ***(f)*** *en células de mamíferos, mediante uniones comunicantes o gap function, la molécula señal pasa desde la célula emisora a la célula receptora por difusión dentro del citoplasma.*

la señal hasta alcanzar a la célula receptora. Si la molécula señal afecta sólo a células receptoras que se encuentran en las cercanías de la célula emisora, el mecanismo se denomina **comunicación paracrina**. También puede suceder que la célula receptora sea a su vez la célula emisora, en cuyo caso el proceso se denomina **comunicación autocrina**.

La comunicación entre células muy distantes en el organismo, en la que participan señales liberadas por ciertas células animales que viajan por el torrente sanguíneo hasta alcanzar a la célula receptora –como ocurre con las hormonas–, se denomina **comunicación endocrina** (véase cap. 34). La señal también puede recorrer largas distancias dentro de la célula emisora, como es el caso de la señalización nerviosa. La estimulación de las neuronas produce impulsos eléctricos que llegan hasta la terminal del axón y causen la liberación de neurotransmisores (moléculas señal) al espacio sináptico donde interactúan con la célula receptora (véase cap. 31).

También puede haber comunicación por **contacto directo entre células**. En estos casos, la molécula que actúa como señal puede permanecer unida a la célula emisora durante su interacción con la célula receptora (en algunos tipos de respuesta inmunitaria) o desplazarse desde el citoplasma de la célula emisora al de una célula receptora vecina a través de verdaderos canales generados entre ambas (en mamíferos, llamadas **uniones comunicantes** de tipo ***gap*** o **brecha**) (fig. 12-1) (véase cap. 30, cuadro 30-1).

El conocimiento actual sobre estos mecanismos es incompleto. Las clasificaciones que emplearemos se proponen sobre la base de aquellos procesos que se han descrito hasta el momento. Sin duda, muchos otros mecanismos y sobre todo la complejidad de sus interacciones aún no se comprenden. Pese a ello, los conceptos y los modelos que presentaremos a lo largo de este capítulo ponen en evidencia la importancia que tiene no sólo el flujo de información del DNA hacia las proteínas, sino también aquella información que es transmitida a través de señales químicas, entre células, tejidos, y entre el organismo y su ambiente, en la expresión del fenotipo y en la continuidad de la vida.

El reconocimiento de la señal

En un organismo hay distintos tipos de señales; ciertas señales pueden disparar la división celular, mientras que otras pueden causar la liberación de una enzima para la digestión o llevar a la contracción de un músculo. Las señales son moléculas de diverso tipo. Pueden ser proteínas, péptidos pequeños, aminoácidos, nucleótidos, esteroides, vitaminas, derivados de ácidos grasos y gases disueltos como el monóxido de carbono y el óxido nítrico. La interacción entre la señal y una molécula que actúa como **receptor** da lugar a un complejo en el que la señal se denomina **ligando**; de este modo, cuando la señal alcanza la célula *blanco*, se forma un *complejo ligando-receptor*. No todas las células son sensibles a las mismas señales; las interacciones son específicas de ciertos tejidos y están asociadas con funciones particulares.

A su vez, las células no responden a un único tipo de señal, sino a un conjunto de señales. Es posible, a pesar de los grandes avances en este campo de investigación, que existan formas de respuesta a la enorme cantidad de señales químicas existentes que aún se desconocen.

¿Por qué una molécula señal interactúa con un tipo de células en particular y no con otro? ¿Pueden diferentes moléculas señal transmitir su mensaje a la misma célula receptora? ¿Qué pasa con la molécula señal luego de la recepción del mensaje? Para contestar este tipo de preguntas debemos concentrar la atención en los dispositivos y en los procesos que ocurren en la célula receptora de la señal.

La interacción de la molécula señal con su receptor

Una molécula actúa como señal cuando la célula receptora puede reconocer ese mensaje. Ese reconocimiento se produce por medio de los receptores, que son macromoléculas de estructura proteica localizados ya sea en la membrana plasmática o en el interior de la célula (fig. 12-2).

Recuadro 12-1

Características de la unión ligando-receptor

Si bien hay una gran cantidad de moléculas en el medio, los receptores sólo se unen a una molécula señal determinada. La unión de la molécula señal con el receptor es *específica* (los receptores sólo se unen al tipo de moléculas que actúan como señal a pesar de que hay una enorme diversidad de moléculas en el medio), *reversible* (el ligando se une, transmite la señal y después se despega del receptor) y *altamente afín* (la afinidad es una medida de la fuerza de la unión no covalente entre el ligando y su receptor). La unión del receptor a la molécula señal se produce mediante uniones químicas débiles.

Existen dos clases de moléculas químicamente semejantes a los ligandos: los *agonistas*, que reproducen la función del ligando uniéndose a su receptor y causando la respuesta normal, y los *antagonistas*, que se unen al receptor pero no reproducen la función del ligando; actúan como un inhibidor, ya que compiten con el ligando por la unión al receptor.

El complejo ligando-receptor, que sólo existe durante un tiempo muy corto, transmite el mensaje al interior de la célula. Así, la interacción de los receptores con la molécula señal inicia un camino de señalización intracelular que lleva a la ejecución de una respuesta biológica específica (recuadro 12-1, *Características de la unión ligando-receptor*).

Ciertas moléculas pequeñas y/o hidrófobas pueden atravesar la membrana plasmática y actuar como señales en el interior de la célula cuando encuentran un receptor adecuado. Cuando un ligando interactúa con un receptor intracelular, éste se activa y el complejo formado, en muchos casos, se une al DNA y actúa como un factor de transcripción (véase cap. 10, La terminación de la síntesis). Ello opera como un mecanismo de regulación de la expresión de ciertos genes.

Cuando el complejo ligando-receptor se encuentra anclado en la membrana, se ponen en marcha otros procesos; el proceso en su totalidad, desde que el mensaje extracelular es detectado por la célula hasta la o las respuestas finales, se conoce como **transducción de la señal**.

Como veremos, los receptores de membrana son variados. Algunos forman parte de canales iónicos, otros presentan alguna actividad enzimática o están asociados con una enzima y, finalmente, hay receptores que pueden activar una proteína adaptadora (llamada proteína G). La proteína adaptadora transmite el mensaje al siguiente intermediario, que puede ser una enzima o un canal iónico, también localizado en la membrana plasmática.

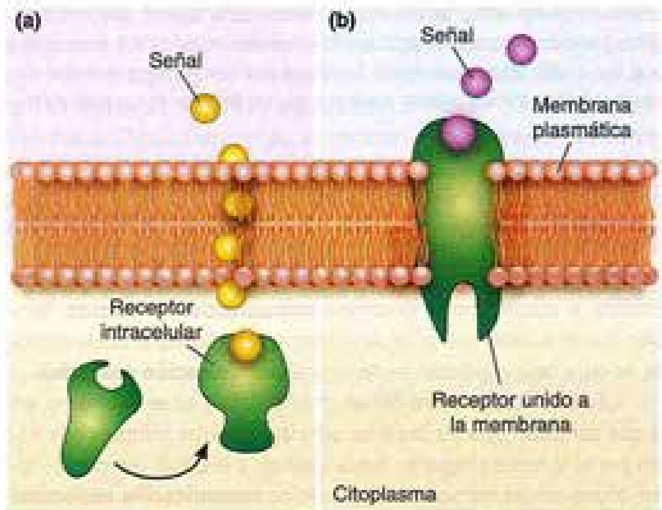


Fig. 12-2. UBICACIÓN DE LOS RECEPTORES. *Los receptores pueden encontrarse en el interior de la célula o bien anclados en la membrana plasmática.* ***(a)*** *Receptor intracelular;* ***(b)*** *receptor de membrana.*

Galería de imágenes

Los receptores intracelulares

Como vimos, en algunos casos, el complejo ligando-receptor actúa como un factor de transcripción, es decir que regula la expresión de determinados genes. Éste es el caso de los receptores intracelulares de ciertas hormonas, como las esteroideas. Algunos ejemplos de este tipo de receptores son los que reconocen glucocorticoides (que regulan la respuesta al estrés), mineralocorticoides (que controlan el equilibrio de agua y sales), las hormonas sexuales (como la progesterona, los estrógenos y los andrógenos) y las hormonas tiroideas (véanse caps. 34 y 41). Esto también ocurre en el caso del receptor de la vitamina D y del ácido retinoico o vitamina A.

Se han identificado proteínas con estructuras homólogas a las de los receptores nucleares, pero para las que aún no se conoce el correspondiente ligando; estas proteínas se denomina receptores huérfanos.

Antes de la llegada de la molécula señal, algunos receptores (como los de glucocorticoides y de mineralocorticoides) se encuentran en el citoplasma unidos a otro tipo de proteínas, las proteínas chaperonas (véase cap. 10, La terminación de la síntesis). Estas chaperonas mantienen el plegamiento específico de las proteínas receptoras, lo cual es particularmente importante porque es esta conformación la que interactúa con el ligando en el momento del reconocimiento. Todos estos receptores tienen una estructura similar, dado que en todos ellos hay una zona mediante la cual se unirán al DNA y otra que reconoce al ligando.

Luego de la unión de la hormona al receptor, este complejo se trasloca al núcleo y se transforma, desprendiéndose de las chaperonas y asociándose con otro complejo similar y como resultado de ello se forma un dímero. Son estos complejos diméricos los que interactúan con secuencias específicas del DNA (fig. 12-3).

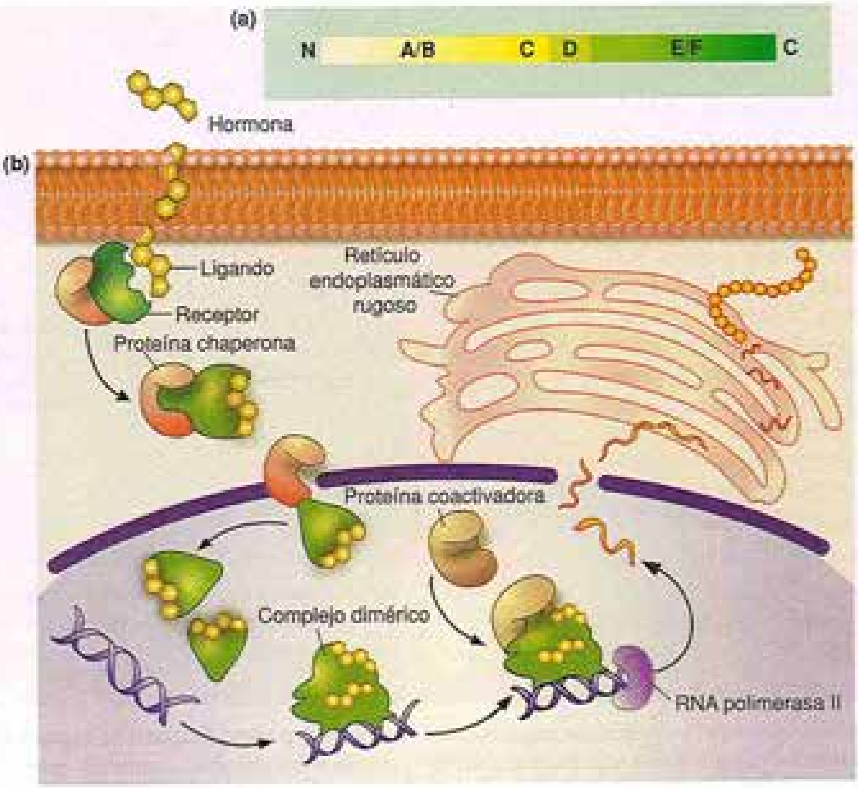


Fig. 12-3. RECEPTORES CON ACTIVIDAD DE FACTOR DE TRANSCRIPCIÓN. *Este tipo de receptores pertenece a la familia de factores de transcripción activados por ligando.* ***(a)*** *Desde su extremo amino hasta el carboxilo se ubican los dominios funcionales en el siguiente orden: A/B: dominio que interactúa con coactivadores de la transcripción; C: dominio de unión al DNA; D: señal de localización nuclear y E/F: dominios de unión al ligando, de interacción con coactivadores de la transcripción, de unión a las chaperonas y de dimerización.* ***(b)*** *Mecanismo de activación del receptor de esteroides. La llegada del ligando provoca la transformación del receptor que se encuentra unido a proteínas chaperonas. Este complejo se trasloca al núcleo y se asocia con otro complejo similar que se une a secuencias específicas del DNA presentes en los promotores de los genes blanco. Cuando los complejos diméricos interactúan con el DNA, participan otras proteínas coactivadoras que, entre otras funciones, facilitan la transcripción del gen por la RNA polimerasa II.*

Cuando estos complejos diméricos interactúan con las secuencias específicas del DNA, reclutan a otras proteínas coactivadoras que, entre otras funciones, facilitan el acceso de la RNA polimerasa II, responsable de la transcripción del gen (véase cap. 10, cuadro 10-1). Si bien muchas células tienen los mismos receptores intracelulares, la combinación correcta de proteínas coactivadoras y complejos ligando-receptor es la que hace que en cada célula se activen determinados genes y no otros.

En algunos casos, como en el de las hormonas tiroideas o el de los retinoides, los receptores no se encuentran en el citoplasma, sino unidos al DNA pero, en ausencia del ligando, no presentan actividad transcripcional. Cuando interactúan con la hormona, se producen cambios conformacionales que provocan su activación.

Los receptores de membrana

Receptores de membrana asociados con canales iónicos

Algunos receptores de membrana permiten el pasaje de iones al interior o el exterior de la célula. Estos receptores, denominados *ionotrópicos*, forman parte de canales iónicos (véase cap. 3, Los canales). En general, los receptores asociados con canales iónicos responden a neurotransmisores y están involucrados en el control de la contracción muscular y en la transferencia neuronal de información que ocurre en los procesos de memoria y de excitabilidad neuronal.

En ausencia de estímulo, los canales iónicos se abren y se cierran con una frecuencia determinada y permiten el pasaje de determinados iones. La unión del ligando con su receptor específico produce cambios en la estructura del canal que alteran su frecuencia de apertura, lo cual modifica transitoriamente la permeabilidad de la membrana a determinado ion y de esa forma altera el potencial eléctrico de la membrana y la excitabilidad de la célula (véase cap. 31). Esta variación de potencial eléctrico induce la respuesta biológica.

Un ejemplo de receptor con función de canal iónico para el Na^+ es el receptor de acetilcolina. La unión de acetilcolina aumenta la frecuencia de apertura del canal y así permite un ingreso mayor de iones Na^+ en la célula. La entrada de especies cargadas positivamente produce la despolarización de la membrana de la célula receptora (fig. 12-4) (recuadro 12-2, *Patch clamp*).

Recuadro 12-2

Patch clamp

La introducción de la técnica de *patch clamp* por Edwin Neher y Bert Sakmanna hizo posible el estudio individual de canales iónicos en la membrana. Ambos investigadores recibieron el Premio Nobel de Fisiología en 1991 por su contribución al conocimiento en esta área.

La técnica de *patch clamp* se basa en la utilización de una pipeta de vidrio de borde muy liso cuya punta, de entre 1 y 5 micrómetros de diámetro, se apoya sobre el exterior de una célula. Al aplicar una succión muy leve, se forma un sello muy firme entre la punta de la pipeta y la membrana. Dentro de la punta de la pipeta queda entonces una porción de la membrana que sólo tiene unos pocos canales. Si se dispone de un dispositivo de medida de potencial eléctrico, se puede entonces determinar el potencial de la membrana en distintas condiciones experimentales y analizar la apertura y el cierre de canales individuales.



Técnica de patch clamp. La figura muestra una fotomicrografía en la que se aprecia la pipeta apoyada sobre la membrana plasmática de una célula donde puede observarse un canal iónico.

Receptores de membrana asociados con enzimas

Dentro de este grupo de receptores asociados con enzimas se distinguen dos tipos: los que se activan y funcionan directamente como enzimas y los que interactúan con enzimas que se encuentran en el lado interno de la membrana plasmática, activándolas. Todos estos receptores son proteínas que atraviesan la membrana plasmática. En todos los casos tienen un sitio de unión para el ligando fuera de la célula y desarrollan actividad catalítica o presentan un sitio de unión para las enzimas en el lado interno. La actividad enzimática asociada con la gran mayoría de estos receptores es de proteincinasa (véase cap. 4, El ATP en acción), ya que catalizan la transferencia de grupos fosfato del ATP al grupo hidroxilo de ciertos aminoácidos (tirosina, serina o treonina) de determinadas proteínas receptoras. Como vimos, la fosforilación de una proteína provoca cambios en su conformación que influyen directamente sobre su función.

Los receptores con actividad de proteincinasa participan en vías de transducción, es decir, en cascadas de señalización, cuyas respuestas biológicas se relacionan con la regulación de la proliferación, la diferenciación, la producción de la matriz extracelular, la reparación de tejidos y la regulación inmunitaria. También participan en mecanismos que modulan el metabolismo y la migración celular. ¿Cómo es la cascada de señalización que se origina en estos receptores? Luego de la interacción del ligando con su receptor se produce la unión de varios complejos ligando-receptor en la membrana, lo que provoca la yuxtaposición de sus dominios catalíticos que permite su fosforilación recíproca en tirosina (receptores con actividad de tirosina cinasa) o en serina o treonina (receptores con actividad de serina/treonina-cinasa). La autofosforilación de los receptores incrementa aún más su actividad de cinasa y permite el reclutamiento de proteínas señalizadoras citosólicas que interactúan con los dominios catalíticos de los receptores y transmiten el mensaje al interior de la célula (fig. 12-5).

En la actualidad se conocen más de 50 miembros de la familia de receptores con actividad de tirosina cinasa. Entre ellos se encuentran re-

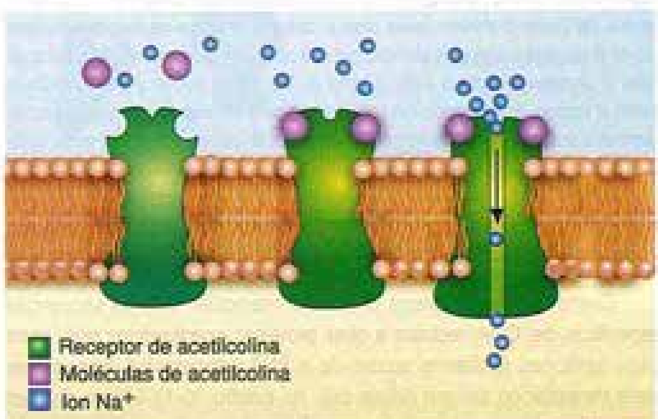


Fig. 12-4. RECEPTORES CON ACTIVIDAD DE CANALES IÓNICOS. *El receptor de acetilcolina atraviesa la membrana plasmática de lado a lado. En su centro se abre un canal que permite la entrada del ion Na^+. En este caso, la unión de dos moléculas de acetilcolina produce cambios en la estructura del canal que alteran su frecuencia de apertura y así permite la entrada de Na^+ en la célula. De esta manera, se altera el potencial eléctrico de la membrana de la célula receptora, lo cual provoca su despolarización.*

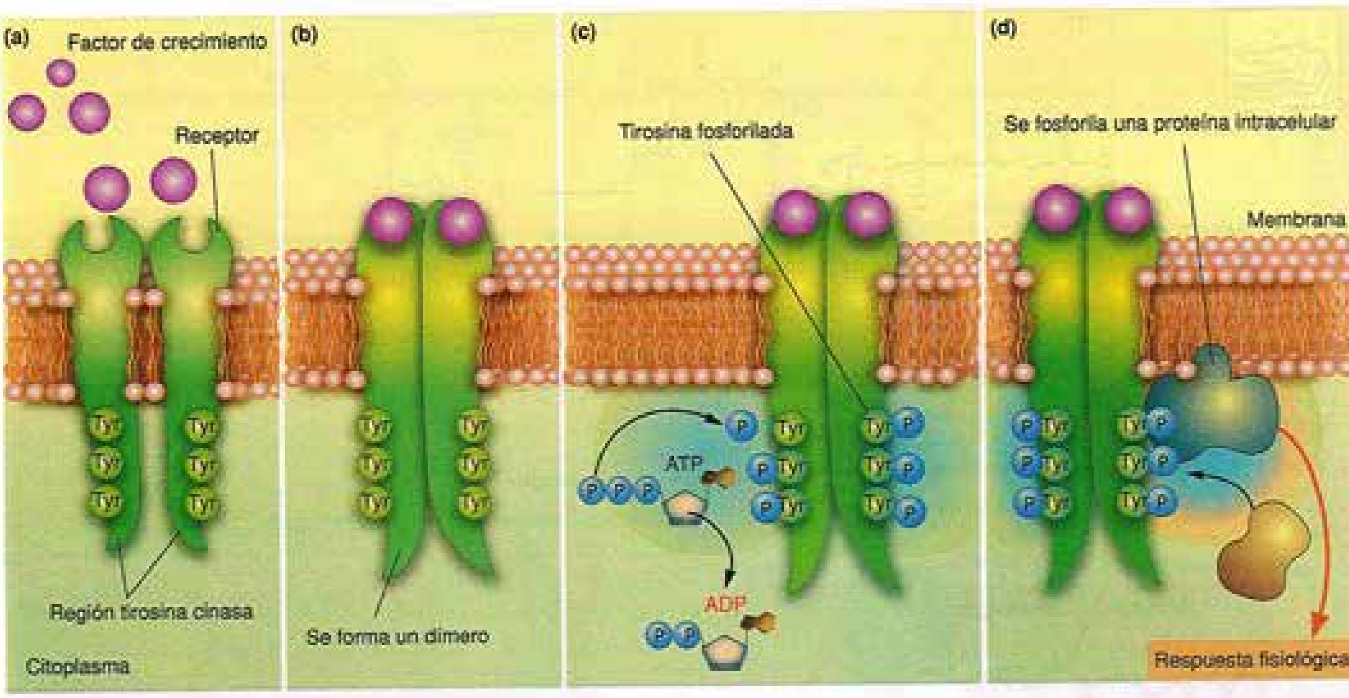


Fig. 12-5. ***RECEPTORES CON ACTIVIDAD DE TIROSINA CINASA.*** ***(a)*** *Antes de que se una la molécula señal, los receptores existen como polipéptidos individuales. La parte intracelular de estos receptores contiene múltiples tirosinas.* ***(b)*** *Cuando se une la molécula señal, por ejemplo un factor de crecimiento, se produce la asociación de dos receptores y se forma un dímero.* ***(c)*** *La dimerización activa la región del receptor con función de enzima, la tirosina cinasa (que no estaba fosforilada y por lo tanto, inactiva). Las tirosinas de la tirosina cinasa adicionan grupos fosfato que provienen del ATP.* ***(d)*** *Ahora el receptor está activado y puede fosforilar proteínas intracelulares. La fosforilación de la tirosina de estas proteínas modifica su conformación. Cuando se trata de enzimas, la fosforilación les cambia la actividad. En el caso de proteínas sin actividad enzimática, la fosforilación les permite la interacción con otras proteínas. Por ambos mecanismos se transduce la señal del ligando al interior celular. Esto activa una serie de vías que conducen a la respuesta celular.*

ceptores de factores de crecimiento vinculados con el control de la proliferación celular. El receptor de insulina (hormona relacionada con la regulación del metabolismo) también pertenece a esta familia.

Existen receptores que presentan otro tipo de actividad enzimática. Un ejemplo es el de los receptores con actividad de guanilato ciclasa, enzima que cataliza la producción de *cGMP* a partir de GTP (guanosina trifosfato) (fig. 12-6). Como veremos más adelante en este capítulo (véase fig. 12-12), el *cGMP* es una molécula pequeña y soluble, cuya función es la transmisión de la señal desde la membrana plasmática al interior celular. Un ejemplo de ligando para este tipo de receptores son los péptidos natriuréticos producidos por las células musculares del corazón al aumentar la presión sanguínea. Estas sustancias regulan el equilibrio de agua y sales y producen la dilatación de los vasos sanguíneos.

Por otro lado, nuevas investigaciones han llevado al descubrimiento de un número creciente de proteínas con actividad de guanilato ciclasa que tienen secuencias homólogas a las de los receptores ya conocidos, pero para los que aún no se conoce ligando (receptores huérfanos).

Receptores de membrana acoplados a proteínas G

Este grupo de receptores de membrana interactúa con otras proteínas de la membrana (enzimas o canales iónicos). Esta interacción se produce mediante *proteínas adaptadoras*, llamadas **proteínas G**. Las proteínas G inactivas están unidas al GDP y cuando se activan, el GDP es reemplazado por el GTP. Los receptores acoplados a proteínas G pertenecen a la familia de los llamados *receptores de siete pasos de membrana* porque están constituidos por un único polipéptido que atraviesa siete veces la membrana plasmática (fig. 12-7a). Cuando el receptor interactúa con una señal apropiada, se activa y cambia su forma. En su parte citoplasmática, la proteína G inactiva se une al receptor y se activa. Luego, la proteína G se desplaza hacia otra proteína de membrana inactiva y altera su actividad. Esto conduce a la respuesta celular (fig. 12-7b).

Una cantidad enorme de ligandos diferentes interactúan con este tipo de receptores. La lista incluye proteínas y péptidos pequeños, y también derivados de aminoácidos y de ácidos grasos. El primer receptor de este tipo en ser estudiado fue el receptor β-adrenérgico (involucrado en distintas respuestas biológicas según el tipo celular donde se encuentre), cuyo ligando natural es la hormona epinefrina (adrenalina). También pertenecen a este grupo el receptor de glucagón (hormona involucrada en la regulación del metabolismo), los de las hormonas hipofisarias adrenocorticotrofina (ACTH, que estimula la liberación de glucocorticoides), luteinizante (LH, que estimula la liberación de progesterona y la consecuente formación del cuerpo lúteo) y foliculoestimulante (FSH, que estimula la maduración del folículo ovárico al inducir la sín-

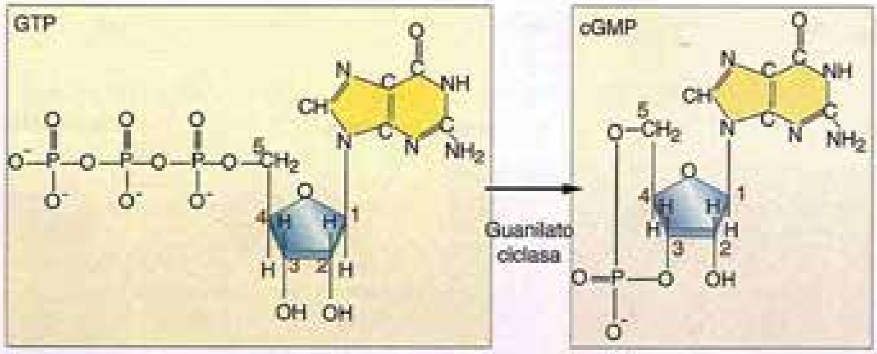
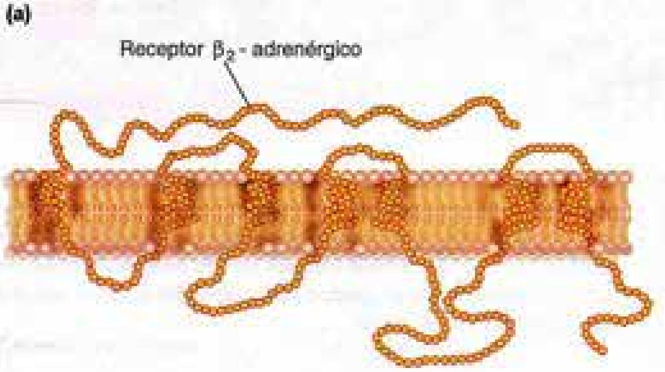
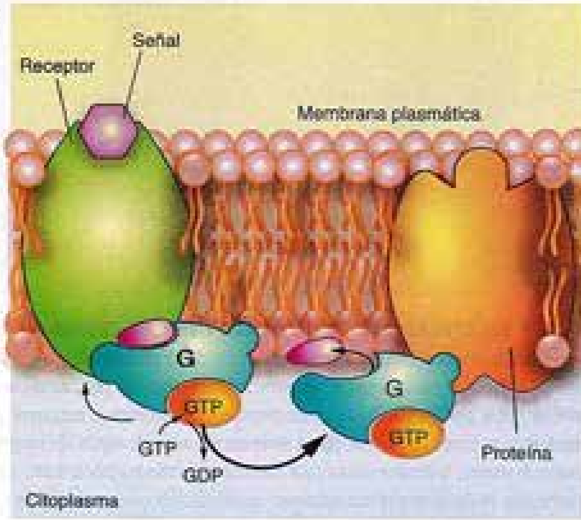


Fig. 12-6. PRODUCCIÓN DE cGMP A PARTIR DE GTP.

(a)



(b)



(c)

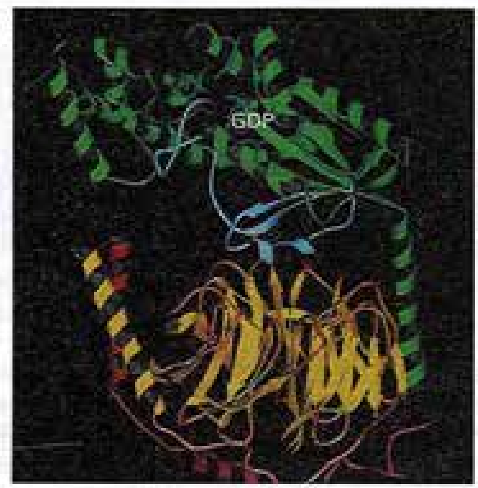


Fig. 12-7. RECEPTORES ACOPLADOS A PROTEÍNAS G. ***(a)*** *Este tipo de receptores consiste en un polipéptido que atraviesa la membrana plasmática siete veces. Este esquema muestra la topología del receptor β_2-adrenérgico que se ha estudiado ampliamente.* ***(b)*** *Una señal interactúa con el receptor que se activa y cambia de forma. La proteína G inactiva se une al receptor y se activa. Luego se desplaza hacia otra proteína de membrana que se encuentra en estado inactivo. Cuando la proteína G se une a esta proteína, altera su actividad. Esto conduce a una respuesta.* ***(c)*** *Estructura de una proteína G trimérica unida a GDP. Este modelo se obtuvo sobre la base del análisis por cristalografía de rayos X.*

tesis de estradiol) y el de la hormona angiotensina II (que estimula la síntesis y la liberación del mineralocorticoide aldosterona) (véanse caps. 34 y 41).

Este tipo de mecanismo involucra procesos de terminación de la señal. Por ejemplo, la exposición prolongada del ligando al receptor promueve su inactivación. La desensibilización del receptor lo desacopla del transductor (la proteína G) e induce su internalización y finalmente su degradación, y así disminuye el número de receptores expuestos en la superficie celular.

Transmisión de la señal al interior de la célula

Cuando el ligando interactúa con su receptor de membrana, la señal es transmitida al interior de la célula, lo que genera la respuesta biológica correspondiente. Este proceso involucra una cascada de eventos, como la síntesis de pequeñas moléculas (**segundos mensajeros**) y la activación o la inhibición de enzimas, que constituyen el mecanismo

Recuadro 12-3

Las proteínas G heterotriméricas: estructura, regulación y mecanismos de señalización

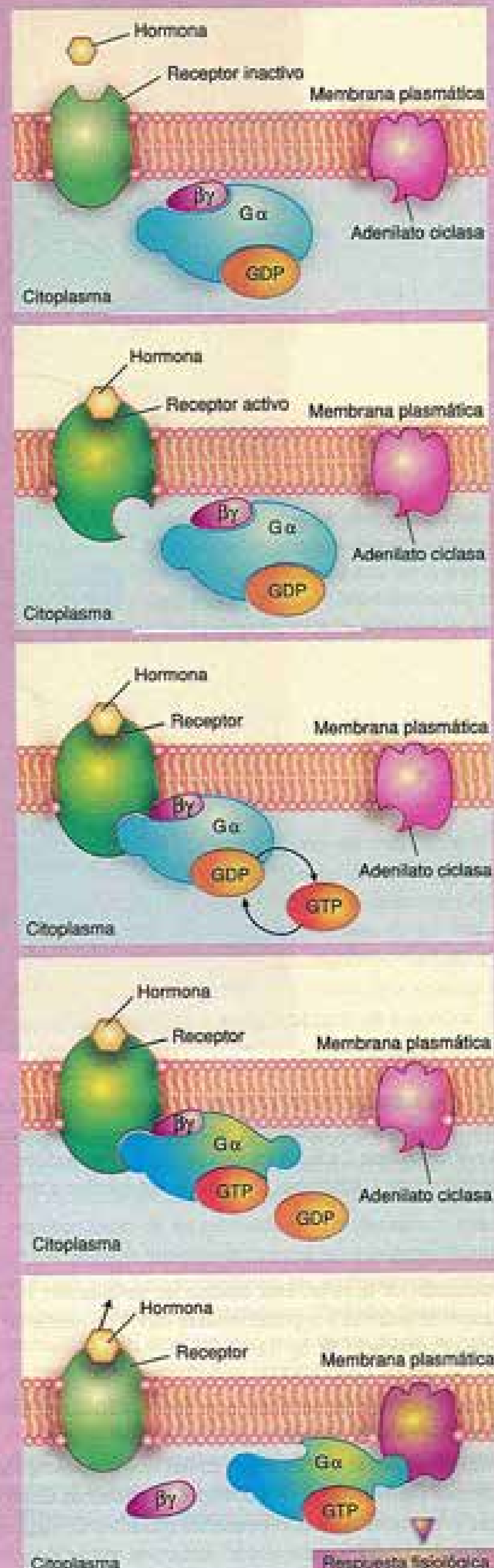
Figura animada

Las proteínas G funcionan como un acople entre receptores y enzimas o canales iónicos. Su denominación se debe a Alfred G. Gilman, uno de los investigadores pioneros en el área quien, junto con sus colaboradores del Hospital Clínico de la Universidad de Texas en Dallas, Estados Unidos, recibió el Premio Nobel de Fisiología en 1994 por haber caracterizado en detalle esta proteína. En la actualidad se llaman proteínas G a aquellas que intervienen en el metabolismo de nucleótidos de guanina.

Todas las proteínas G heterotriméricas presentan tres subunidades diferentes, α, β y γ, y un funcionamiento similar. Como vimos, en su estado inactivo, la subunidad α de la proteína G lleva GDP unido. La interacción con el complejo ligando-receptor produce la liberación del GDP y la unión de GTP. Esto produce un cambio conformacional que induce la disociación del trímero en dos componentes, la subunidad α y el complejo βγ. La subunidad α puede entonces interactuar con otras proteínas. El complejo βγ no cambia su conformación, pero la zona que antes estaba enmascarada por la subunidad α queda libre para interactuar con el otro grupo de proteínas. Este proceso es transitorio porque la subunidad α es capaz de hidrolizar el GTP unido a GDP (esto se llama actividad de GTPasa) y una vez que esto ocurre se reasocian las subunidades y se reconstituye la proteína G inactiva. Este mecanismo es de suma relevancia fisiológica, dado que permite volver a la situación basal una vez transmitido el mensaje.

Cualquier compuesto que pueda bloquear la función de la subunidad α podría afectar la transducción de la señal. Un ejemplo de este caso es la acción de la toxina producida por la bacteria *Vibrio cholerae* que inhibe la actividad GTPasa de la subunidad α_s; de esta forma, la subunidad α se encuentra siempre unida al GTP y por lo tanto siempre permanece activa. En las células del intestino, la consecuencia es la pérdida de agua y cloruro característica de la diarrea del cólera.

Otro ejemplo es la toxina producida por la bacteria *Bordetella pertussis*, que causa la tos ferina o convulsiva. Esta toxina modifica estructuralmente a la subunidad α, lo cual impide la asociación de la proteína G al complejo ligando-receptor y como consecuencia bloquea la transducción de esa señal.



Proteínas G heterotriméricas. Cuando el ligando interactúa con el receptor, este complejo se asocia con la proteína G y le provoca un cambio conformacional que induce el intercambio del GDP (que en condiciones basales está unido a la subunidad α) por GTP. En consecuencia, el trímero se disocia en α-GTP y β γ. La subunidad α puede entonces interactuar con proteínas efectoras. Este proceso se cierra (aunque no se observa en la figura) cuando la subunidad α hidroliza el GTP unido a GDP (mediante su actividad de GTPasa), se reasocian las subunidades y se reconstituye la proteína G inactiva.

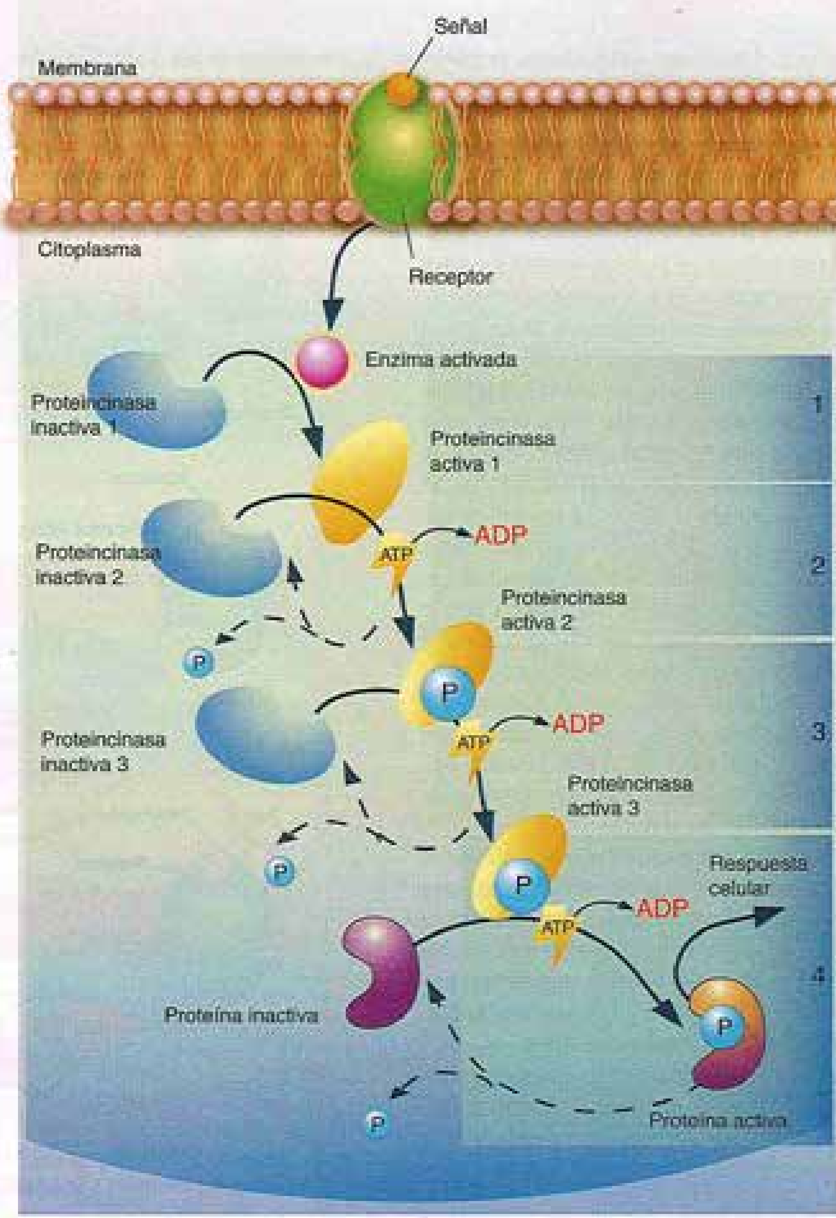


Fig. 12-8. FOSFORILACIÓN EN CASCADA. *La cascada involucra la fosforilación de enzimas por proteincinasas. Supongamos que la proteincinasa 1 activa fosforila 100 moléculas de proteincinasa 2, activándolas. Cada una de ellas fosforilará otras 100 moléculas de proteincinasa 3, activándolas. Cada una de ellas fosforilará a otras 100 moléculas de proteína blanco inactiva responsable de una respuesta celular. En suma, la activación de una molécula de proteincinasa 1 produce la fosforilación de 100 × 100 × 100 moléculas de proteína blanco inactiva. De esta manera, se amplifica la señal.*

Galería de imágenes

de transducción de la señal. Esta cascada de señalización involucra la fosforilación de enzimas por proteincinasas con la consecuente modificación de su actividad (fig. 12-8).

Proteínas G que interactúan con los receptores en la transducción de la señal

Todas las proteínas G interactúan con el lado citoplasmático de los receptores de membrana. Existen dos tipos de proteínas G: las heterotriméricas y las monoméricas o pequeñas proteínas G. (recuadro 12-3, *Las proteínas G heterotriméricas: estructura, regulación y mecanismos de señalización*). Las proteínas G heterotriméricas se clasifican de acuerdo con el grupo de proteínas con las que interactúan y el efecto que producen. Así podemos encontrar proteínas G estimuladoras (G_s), que activan a la enzima adenilato ciclasa (que cataliza la síntesis de cAMP a partir de ATP); proteínas G inhibitorias (G_i), que inhiben la actividad de adenilato ciclasa; proteínas G_q, que activan fosfolipasas (enzimas que catalizan la hidrólisis de fosfolípidos de membrana) y proteínas G_t o transducinas (que activan la fosfodiesterasa de cGMP presente en los conos y en los bastones). Otros tipos de proteínas G interactúan con canales iónicos.

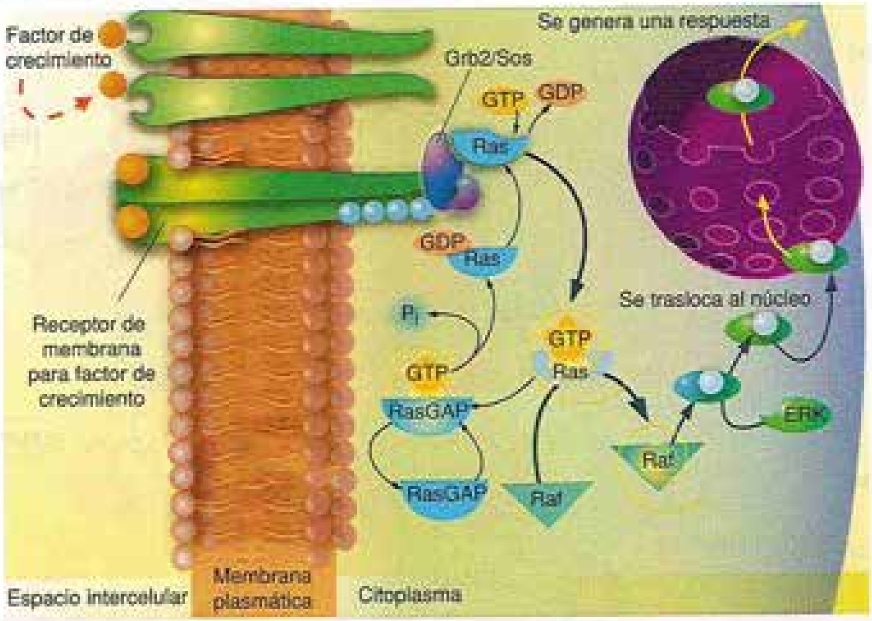


Fig. 12-9. REACCIONES EN CASCADA MEDIADAS POR LA PROTEÍNA Ras. *Las proteínas Ras pertenecen a la familia de las pequeñas proteínas G monoméricas. Como otras proteínas G, Ras existe en dos estados conformacionales diferentes, activo cuando lleva unido GTP e inactivo cuando tiene GDP. La activación del receptor asegura el reclutamiento de un complejo denominado Grb2/Sos. La proteína de los vertebrados Grb2 es una proteína adaptadora que se asocia con el receptor con actividad de tirosina cinasa fosforilado. A Grb2 se acopla la proteína Sos, que interactúa con Ras estimulando la disociación de GDP y la unión de GTP. La interacción del receptor fosforilado con otra proteína denominada GAP incrementa la hidrólisis del GTP unido a Ras y, por lo tanto, su inactivación. Ras activada se fija a la proteincinasa Raf que se activa. Raf activada se une y fosforila a ERK, que se trasloca al núcleo y es un activador de la transcripción de los genes tempranos.*

En el grupo de pequeñas proteínas G se encuentran las denominadas *Ras*, que están involucradas en el control de procesos de proliferación y diferenciación celular. La proteína *Ras* es una proteína de membrana que actúa como intermediario entre una señal, por ejemplo un factor de crecimiento, y la división celular (fig. 12-9). En algunos tipos de cáncer, la proteína *Ras* anormal siempre está activa, aunque no haya señal, y causa la división continua de la célula (véase cap. 7). También pertenecen a este grupo las proteínas *Rho*, que participan en la regulación de la actividad de proteínas del citoesqueleto. El grupo denominado *Rab*, participa en el control del transporte de proteínas y vesículas dentro de la célula y el grupo *Ran* está implicado en la regulación de las transiciones del ciclo celular.

Los segundos mensajeros

Un segundo mensajero es una molécula pequeña que se genera rápidamente (en 1-2 minutos) y en gran cantidad en respuesta a la activación de un receptor y que se aleja pronto de su lugar de síntesis llevando la señal a otras partes de la célula, donde interactúa con proteínas específicas. El incremento en los niveles del segundo mensajero precede a cualquier otra etapa del mecanismo de señalización. El segundo mensajero produce la activación de enzimas como las proteincinasas y de esta forma participa en la amplificación de la señal iniciada por el ligando constituyendo un intermediario en la generación de la respuesta biológica.

El número de segundos mensajeros parece ser muy pequeño frente a la variedad de moléculas señal que controlan las distintas respuestas biológicas. Es decir que las rutas internas de transducción de los mensajes dentro de las células son sorprendentemente universales. Es por ello que la identidad de las sustancias que actúan como segundos mensajeros es de importancia fundamental para comprender el control de la actividad celular.

A continuación presentaremos distintos tipos de segundos mensajeros.

Nucleótidos cíclicos

El concepto de segundo mensajero se originó en 1957, cuando se identificó como tal al nucleótido *monofosfato cíclico de adenosina (cAMP)*, una molécula soluble y resistente al calor que se acumula en el tejido hepático luego de su estimulación con glucagón o adrenalina (véase cap. 34, Médula suprarrenal: adrenalina y noradrenalina). Bastante tiempo después se caracterizaron las enzimas que catalizan su síntesis (adenilato ciclasa) y su inactivación (fosfodiesterasa).

La estimulación del receptor produce en unos pocos segundos un incremento transitorio de los niveles de cAMP en más de 20 veces. El nucleótido es transformado en 5'-AMP por la fosfodiesterasa, y así se cierra el ciclo de señalización (fig. 12-10). El aumento de cAMP producido como respuesta a muchas señales extracelulares se debe a un incremento en la actividad de la adenilato ciclasa, más que a una inhibición en la actividad de fosfodiesterasa.

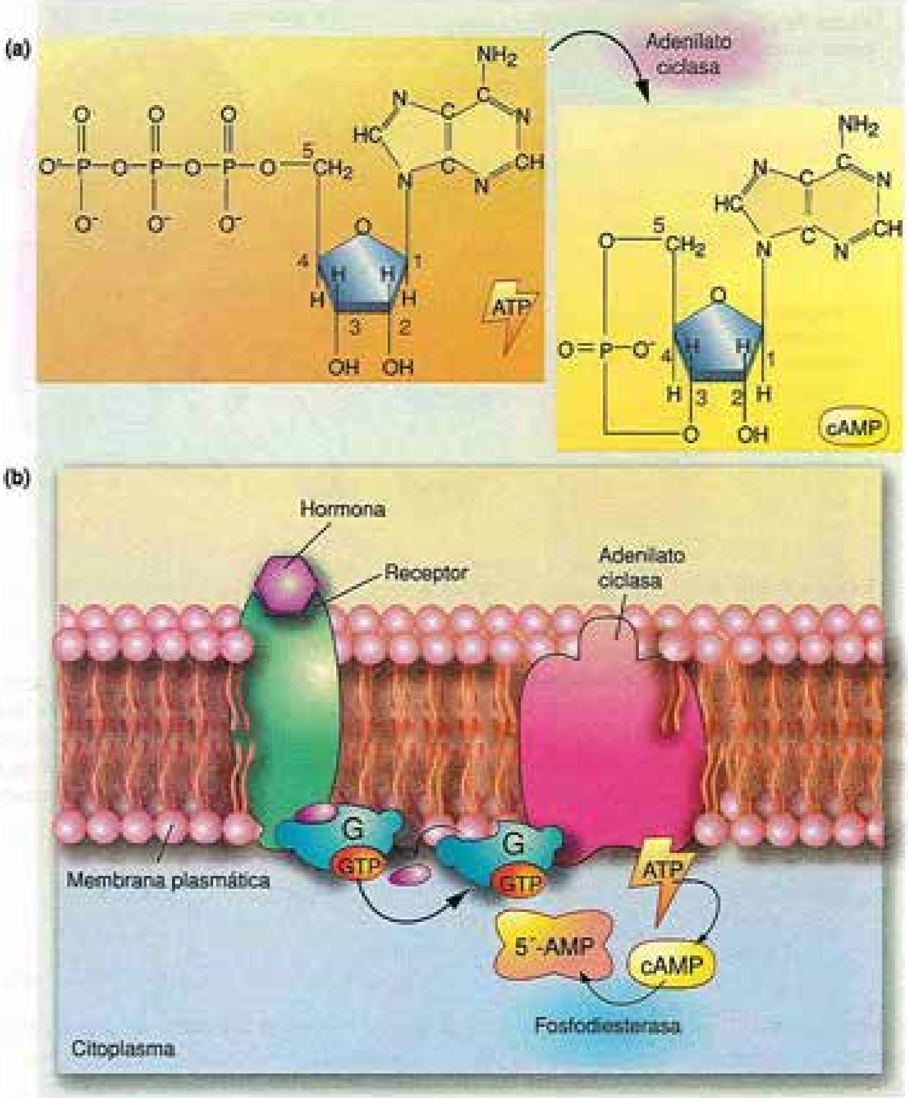


Fig. 12-10. SEÑALIZACIÓN POR NUCLEÓTIDOS CÍCLICOS. ***(a)*** *El cAMP es sintetizado a partir de ATP en una reacción catalizada por la enzima adenilato ciclasa.* ***(b)*** *La disociación de la proteína G heterotrimérica y el intercambio del GDP unido a la subunidad α por GTP produce su activación. La subunidad α activada activa la adenilato ciclasa que cataliza la síntesis de cAMP a partir de ATP. El incremento en los niveles de cAMP es transitorio, dado que este nucleótido es transformado en 5'-AMP por la fosfodiesterasa, y así se cierra el ciclo de señalización.*

La consecuencia del aumento de cAMP depende del tipo de célula que se esté estudiando. Sin embargo, si diferentes señales extracelulares producen un aumento de cAMP en la misma célula, es posible que la respuesta biológica sea la misma.

La mayor parte de las vías de señalización en las que actúa el cAMP involucran también a la *proteincinasa A (PKA)*. La actividad de PKA es similar a las de las cinasas de serina o treonina que describimos antes. En el estado inactivo, esta enzima consta de dos subunidades reguladoras y dos subunidades catalíticas. En este estado, las subunidades reguladoras bloquean el sitio catalítico. La unión de cuatro moléculas de cAMP a las dos subunidades reguladoras de la PKA provoca un cambio conformacional que desbloquea las subunidades catalíticas y éstas, entonces, pueden fosforilar sus sustratos (fig. 12-11).

Los sustratos naturales de la PKA incluyen enzimas de vías metabólicas como la glucógeno sintetasa –que participa en la síntesis de glucógeno– y la piruvato cinasa –que actúa en la glucólisis– y algunos canales iónicos (canal de Ca^{2+}). La fosforilación de enzimas es un ejemplo de regulación rápida del metabolismo. Por ejemplo, la fosforilación de las enzimas que participan del metabolismo del glucógeno entre dos comidas activa su degradación.

La PKA también actúa a largo plazo iniciando la transcripción de genes específicos. En este caso, la PKA fosforila un factor de transcrip-

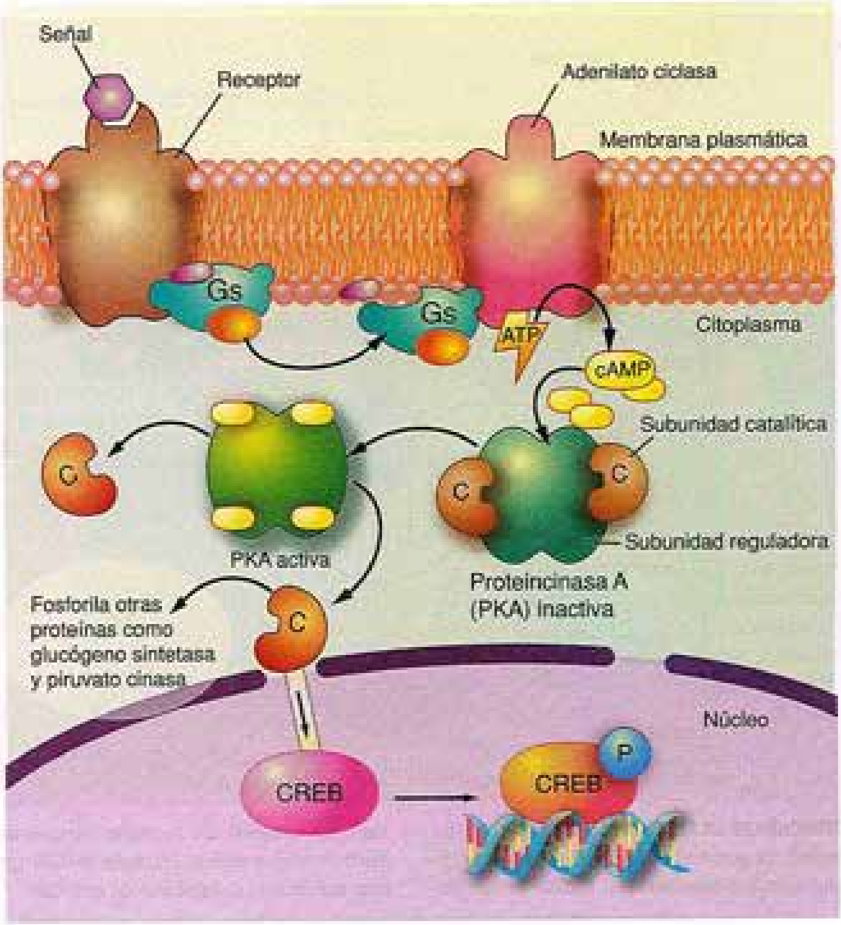


Fig. 12-11. ACTIVACIÓN DE LA PROTEINCINASA A (PKA). *La llegada de un ligando a un receptor acoplado a una proteína Gs desencadena un aumento en los niveles del segundo mensajero cAMP. Este nucleótido se asocia con las subunidades reguladoras de la PKA inactiva y provoca un cambio conformacional que libera dos subunidades catalíticas activas. Entre los distintos productos que pueden ser fosforilados y activados por la subunidad catalítica de la PKA se encuentra el factor de transcripción CREB. El CREB activado induce la expresión de determinados genes.*

ción que se dimeriza e interactúa con una secuencia específica del DNA que está presente en los promotores de ciertos genes. Sin embargo, la fosforilación del factor de transcripción no es suficiente para que se produzca la activación de la transcripción; deben unirse también otras proteínas (coactivadoras) que remodelan la estructura de la cromatina y permiten la unión de la RNA polimerasa II al promotor.

Otro nucleótido cíclico con función de segundo mensajero es el cGMP (véase fig. 12-6) que, como vimos, es sintetizado por la enzima guanilato ciclasa a partir de GTP.

Además de los receptores para péptidos natriuréticos, otro receptor de localización intracelular con actividad de guanilato ciclasa es el receptor de NO (óxido nítrico). La interacción del NO con la guanilato ciclasa produce su activación.

Los niveles de cGMP también son regulados por fosfodiesterasas que catalizan su transformación en 5'-GMP. Existen fosfodiesterasas para AMPc, para GMPc y para ambos nucleótidos.

El GMPc activa una *proteincinasa G* llamada *PKG* (fig. 12-12). Esta proteína es similar a la PKA, excepto por el hecho de que sus regiones reguladoras y catalíticas forman parte del mismo polipéptido; por ello se ha postulado que ambas provendrían de un ancestro común. Debido a esta similitud en determinadas condiciones, se observa un entrecruzamiento de las vías de señalización utilizadas por uno u otro nucleótido cíclico. Uno de los sustratos específicos de la PKG serían la Ca^{2+}-ATPasa de membrana plasmática y de retículo endoplasmático, enzima responsable del mantenimiento de la concentración citoplasmática de calcio, ya que permite la salida de calcio del citosol a expensas de la hidrólisis del ATP.

El aumento de los niveles de proteínas fosforiladas (enzimas o canales) es un evento transitorio, dado que existen otras enzimas (fosfatasas) que continuamente catalizan la eliminación de los grupos fosfato incorporados, y permite el retorno a la situación original una vez transmitida la señal. Muchas de estas fosfatasas también están reguladas por mecanismos similares a los descritos.

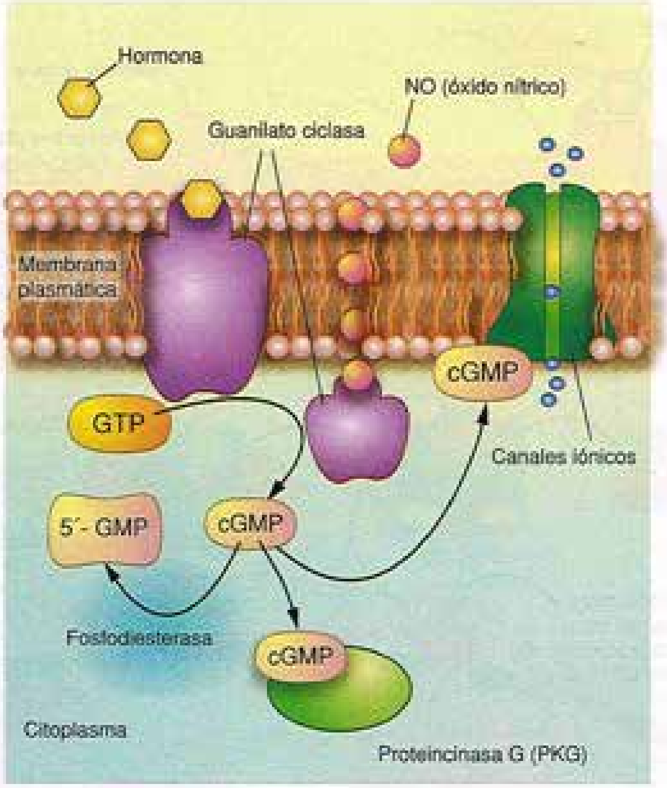


Fig. 12-12. El cGMP y la activación de la proteincinasa G (PKG). *El aumento en los niveles de cGMP, inducido por receptores con actividad de guanilato ciclasa, provoca la activación de proteínas como la proteincinasa PKG. El cGMP también interactúa con canales iónicos de cationes monovalentes y divalentes, en particular relacionados con el sistema visual. Los niveles de cGMP también son regulados por fosfodiesterasas que catalizan su transformación en 5'-GMP.*

Ion calcio

El *ion calcio* (Ca^{2+}) participa como segundo mensajero en diversos procesos biológicos, entre los que se encuentran la contracción muscular, los movimientos de cromosomas, la liberación de neurotransmisores, la endocitosis y la exocitosis (véase cap. 3, Intercambio a través de vesículas).

Un estímulo adecuado produce un incremento en los niveles citoplasmáticos de Ca^{2+} en forma transitoria. Este aumento puede deberse a la apertura de canales presentes en la membrana plasmática, lo que permite la entrada de ese ion desde el medio extracelular o la liberación de Ca^{2+} desde depósitos intracelulares como los del retículo endoplasmático (fig. 12-13).

La apertura de los canales de calcio depende de la unión de un ligando (como en el caso de los receptores acoplados a canales iónicos) o puede producirse como consecuencia de cambios en el potencial de membrana. Como veremos más adelante, los canales de Ca^{2+} del retículo endoplasmático son activados por el lípido *inositol trifosfato* (*IP_3*).

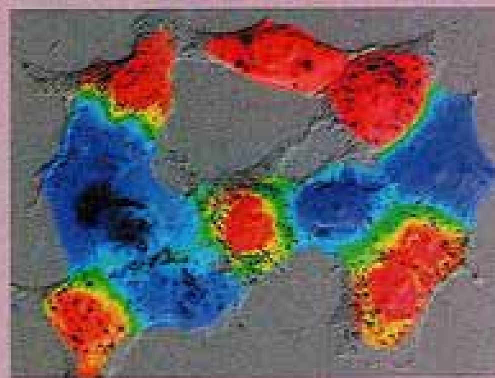
El aumento de la concentración de calcio en el citosol activa vías de señalización. Para que pueda transmitir el mensaje, el calcio debe unirse y modificar proteínas específicas. Sin embargo, no todas las proteínas que pueden unirse al calcio participan de la transducción de señales. Las proteínas involucradas en la transducción deben poder responder a aumentos temporarios y, muchas veces localizados, de la concentración del ion. Entre las proteínas que pueden cumplir esta función se encuentra la *calmodulina*. Si bien la calmodulina no tiene ninguna actividad enzimática, el complejo *Ca^{2+}-calmodulina* puede regular la actividad de más de 100 enzimas diferentes (fig. 12-14). Una de ellas es la fosfodiesterasa de cAMP. De hecho, la calmodulina fue identificada durante la purificación de esa fosfodiesterasa.

La calmodulina funciona como un receptor intracelular de calcio, dado que une cuatro iones calcio por molécula. La unión del Ca^{2+} modifica la conformación de la calmodulina y le permite la interacción con otras proteínas. Entre ellas podemos citar la adenilato ciclasa, la óxido nítrico sintetasa, proteínas del citoesqueleto, proteínas transportadoras de calcio como la Ca^{2+}-ATPasa y algunas proteincinasas como la fosforilasa cinasa (que participa en el metabolismo de glucógeno), la cinasa de la cadena liviana de miosina (que participa en la contracción muscular) y otras cinasas multifuncionales dependientes de Ca^{2+}-calmodulina (*CaMK*). La CaMK más estudiada es la CaMK II. Cuando los niveles de calcio citosólicos son bajos, esta enzima no es activa porque tiene una zona autoinhibitoria que bloquea el acceso del sustrato al sitio catalítico. Cuando los niveles de calcio aumentan, el ion se une a la calmodulina y el complejo Ca^{2+}-calmodulina se une a la enzima CaMK II. Esto desbloquea el sitio catalítico. La unión de Ca^{2+}-calmodulina a la enzima permite su autofosforilación, lo que incrementa aún más su actividad de cinasa. Entre las proteínas que son sustrato de CaMK II se encuentran factores de transcripción (recuadro 12-4, *¿Cómo medir el aumento de calcio citoplasmático?*).

Recuadro 12-4

¿Cómo medir el aumento de calcio citoplasmático?

Un gran avance en los métodos utilizados para las determinaciones de calcio intracelulares se produjo cuando Roger Tsien diseñó una serie de indicadores sintéticos de calcio. Se trata de compuestos que permiten detectar ciertas fluctuaciones de las concentraciones de calcio porque producen una fluorescencia característica. Estos indicadores, uno de los más conocidos es el Fura-2, pueden atravesar fácilmente la membrana plasmática y se utilizan para estudiar variaciones en la concentración de calcio citosólica en una célula aislada sometida a un estímulo determinado. Otro indicador de calcio es la proteína aequorina (proteína luminiscente de invertebrados marinos), que mediante la metodología de DNA recombinante se ha logrado introducir en determinados compartimientos intracelulares para estudiar variaciones en la concentración del ion en organelas intracelulares.



Las células HeLa (de tumor de epitelio cervical humano) fueron teñidas con el indicador Fura-2. Se obtuvieron dos imágenes de fluorescencia midiendo a diferentes longitudes de onda (340nm y 380nm) y luego se calculó la relación entre ambas para obtener los valores de concentración de calcio. En la foto se asignan diferentes colores a distintas concentraciones de calcio (de azul a rojo indica de menor a mayor concentración). La imagen de fluorescencia se superpone con la imagen obtenida por microscopio electrónico.

Lípidos

Otro grupo de segundos mensajeros se produce a partir de fosfolípidos que constituyen la membrana plasmática. En particular, la ruptura del *fosfatidil inositol difosfato* libera por un lado *inositol trifosfato* (IP_3) que conformaba su cabeza polar y por el otro, *diacilglicerol (DAG)* (que constituía la cola no polar). La enzima que cataliza la escisión del fosfolípido se denomina *fosfolipasa C* (fig. 12-15).

La liberación de los mediadores IP_3 y DAG conduce a la activación de otro eslabón de la cadena de señalización: la proteincinasa C *(PKC)*.

La PKC es una cinasa de serina y treonina que participa en caminos de señalización involucrados en la proliferación celular. Como vimos, el IP_3 permite la liberación de Ca^{2+} de los depósitos intracelulares al citosol. El Ca^{2+} se une directamente a la PKC que a su vez es anclada a la membrana plasmática al unirse al DAG. Esta interacción aumenta la afinidad de la PKC por el fosfolípido fosfatidilserina (PS). Cuando la PKC se une a la membrana plasmática, cambia su conformación y se desbloquea la región catalítica al separarse de la región reguladora (fig. 12-16).

Las proteínas sustrato de la fosforilación por PKC varían según el tipo celular, pero entre ellas se encuentran los receptores β-adrenérgicos y el receptor del factor de crecimiento epidérmico.

Transducción del mensaje por cascadas de activación de cinasas

La fosforilación y desfosforilación de proteínas es parte de la transducción del mensaje. Las vías metabólicas pueden ser reguladas por efectores alostéricos (véase cap. 4, Interacciones alostéricas) o por modificación covalente de sus enzimas clave. Sin embargo, la fosforilación es principalmente una respuesta a la influencia extracelular mediada por receptores, mientras que los efectores alostéricos responden a condiciones intracelulares.

Como vimos desde el comienzo del capítulo, muchas vías de señalización involucran mecanismos de fosforilación y desfosforilación que regulan la actividad de proteínas (enzimas o no). Esto significa que la mayoría de los mensajes que se transmiten al interior celular producen la activación de proteincinasas que regulan su función mediante la fosforilación de diversos sustratos. Estas cinasas son activadas por los segundos mensajeros (como vimos en los casos de PKA, PKG, PKC y CaMK II) o bien por fosforilación mediante una cascada de activación de cinasas.

Interacción entre las distintas vías de señalización

¿Puede una molécula señal determinada regular la respuesta biológica de una célula a través de más de un camino de transducción de señal? Si bien a lo largo de este capítulo en general hemos descrito las principales vías de transducción como cadenas lineales a través de las cuales fluye la información, también hemos visto que existen puntos potenciales de regulación y de intersección entre los distintos eslabones de la cadena. Esto permite que se establezca una comunicación cruzada entre dos o más vías de transducción de señales. Todas las células reciben constantemente múltiples señales del medio externo que son reconocidas por receptores específicos. Una misma molécula señal puede ser reconocida en la misma célula por receptores diferentes aso-

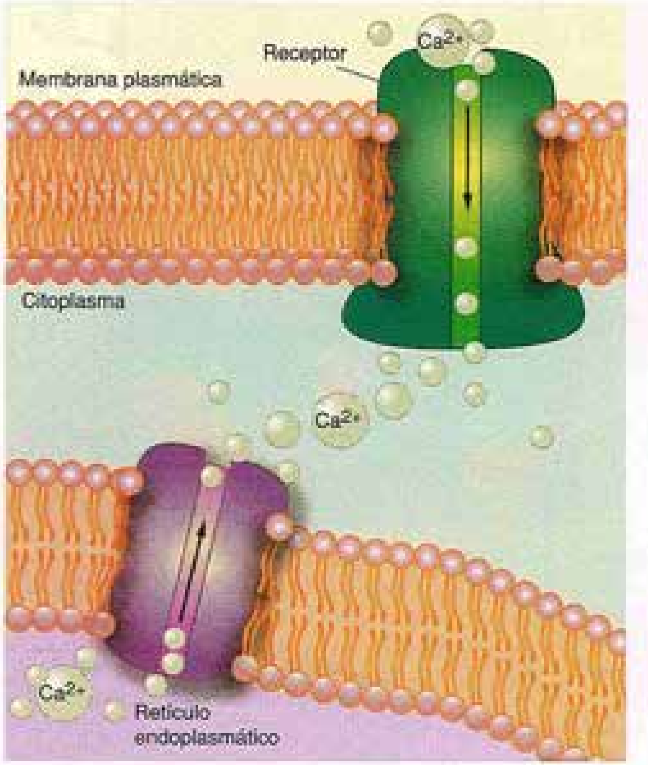


Fig. 12-13. EL ION CA^{2+} ES UN SEGUNDO MENSAJERO. *Los niveles de Ca^{2+} citoplasmático pueden aumentar ya sea por la apertura de canales presentes en la membrana plasmática (asociados con receptores o dependientes de cambios en el potencial de membrana) o en el retículo endoplasmático, como veremos en la figura 12-15.*

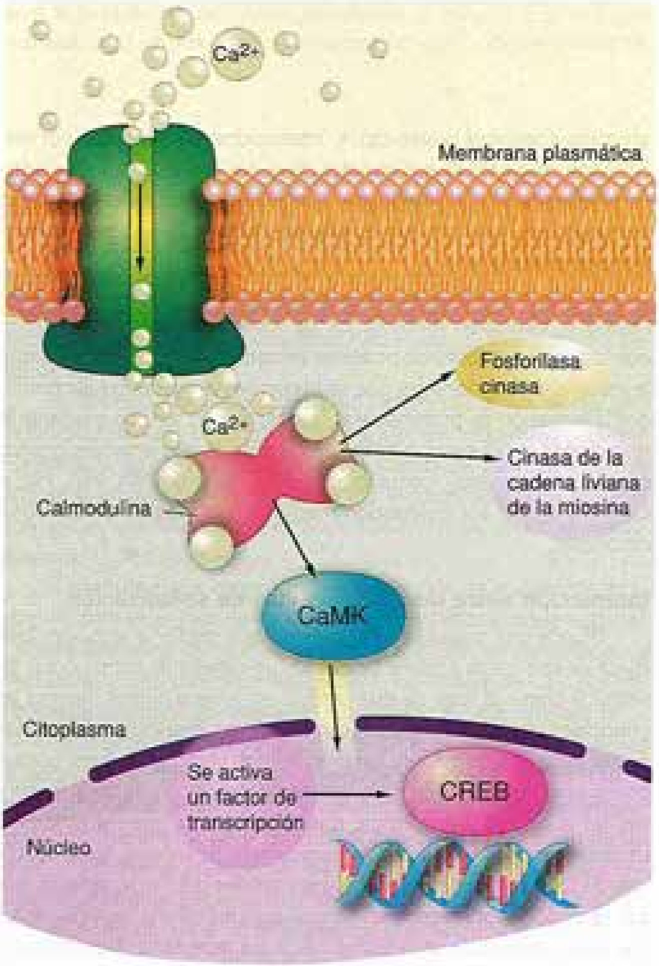
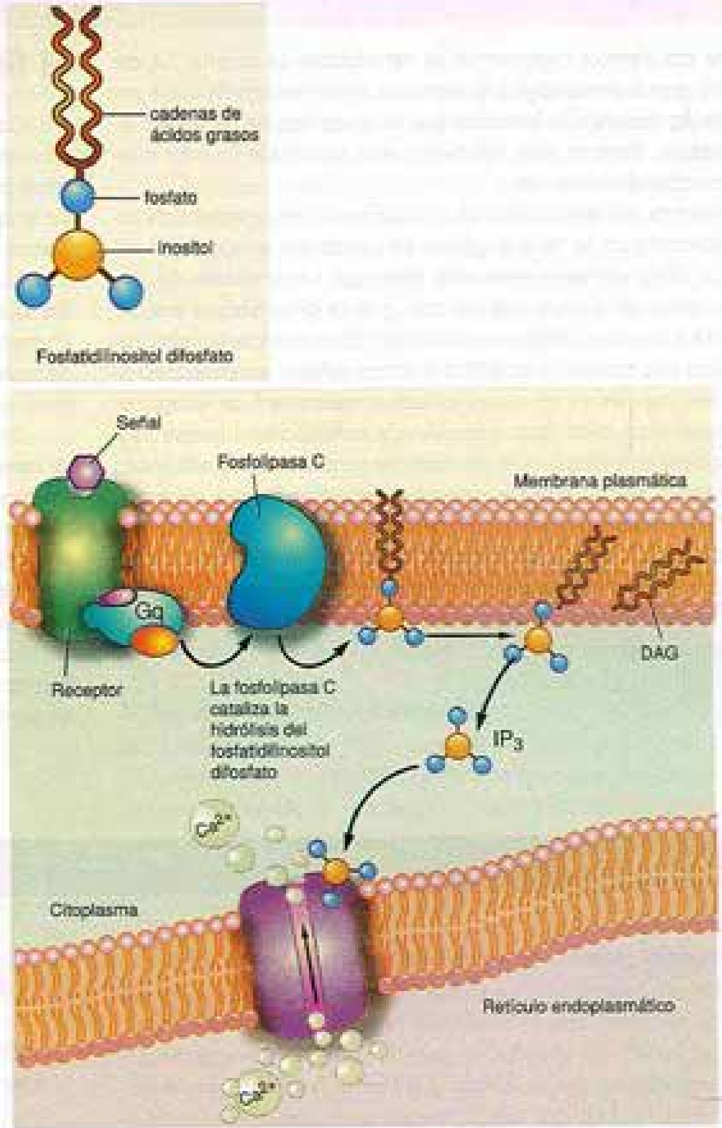


Fig. 12-14. MECANISMOS DE SEÑALIZACIÓN POR CA^{2+}. *La unión del Ca^{2+} modifica la conformación de la calmodulina y el complejo Ca^{2+}-calmodulina interacciona con otras proteínas. En la figura se muestra la activación de cinasas dependientes de Ca^{2+}-calmodulina como la fosforilasa cinasa (que participa en la degradación de glucógeno) y la cinasa de la cadena liviana de miosina (que participa en la contracción del músculo liso). Otras cinasas multifuncionales dependientes de Ca^{2+}-calmodulina se denominan CaMK y entre las proteínas que son sustrato de la CaMKII se encuentra el factor de transcripción CREB.*

Fig. 12-15. LOS FOSFOLÍPIDOS SON SEGUNDOS MENSAJEROS. *La hidrólisis del fosfatidilinositol difosfato libera por un lado el inositol trifosfato (IP_3) y por el otro diacilglicerol (DAG). La fosfolipasa C es la enzima que cataliza esta reacción. Esta enzima puede ser activada por proteínas Gq, como se muestra en el esquema, o mediante la interacción con receptores. El IP_3 liberado al citoplasma interactúa con receptores localizados en los depósitos de Ca^{2+} del retículo endoplasmático y estimula la liberación de este ion al citoplasma. Sobre el margen superior izquierdo del esquema se observa la estructura del fosfatidilinositol difosfato.*



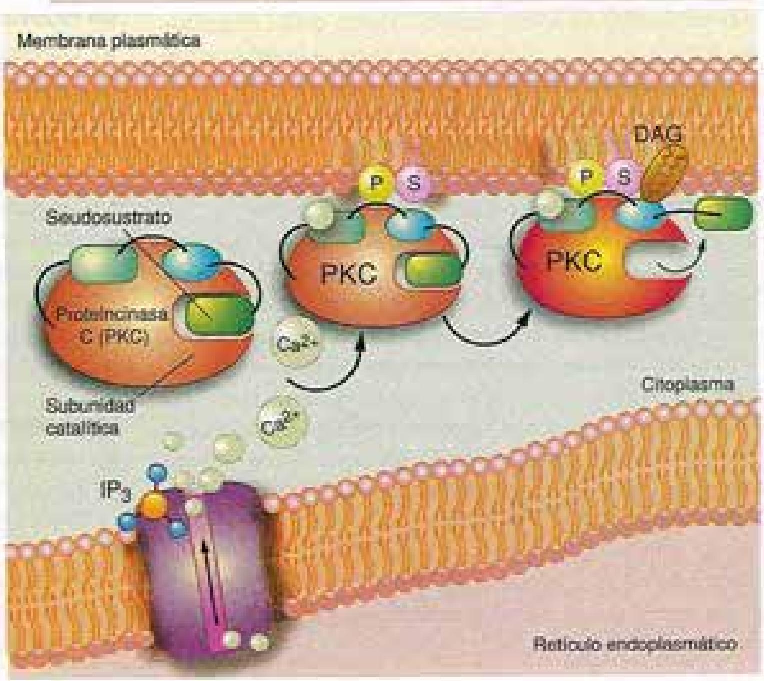


Fig. 12-16. ACTIVACIÓN DE LA PROTEINCINASA C (PKC). *En estado inactivo, la región catalítica de la PKC se encuentra bloqueada por una región llamada de seudosustrato (rectángulo verde). El Ca^{2+} citosólico se une directamente a la PKC, que a su vez se ancla a la membrana plasmática por interacción con el DAG y el fosfolípido fosfatidilserina (PS). La PKC unida a la membrana plasmática está activa porque cambia su conformación y desbloquea la región catalítica, al separarse de la región de seudosustrato.*

ciados con distintos mecanismos de transducción de la señal. En ese sentido puede pensarse que la respuesta celular está conformada por un circuito complejo de activación que involucra más de un camino de señalización. Por otra parte, también puede ocurrir que un mismo receptor active diferentes vías.

De esta manera, podríamos mencionar muchos ejemplos de comunicación cruzada, pero tengamos en cuenta que para que esa trama de interacciones se establezca tiene que haber puntos de contacto dentro de la célula que permitan que las proteínas que interactúen se encuentren. Aún no resulta claro cómo una célula individual produce una respuesta específica a tantas señales extracelulares diferentes, muchas de las cuales utilizan el mismo tipo de receptores y activan muchas de las mismas vías de señalización. Una estructura asociada con este tipo de procesos de transducción de señales es la de las llamadas "proteínas de andamiaje" sobre las que se organizan las proteínas que participan de la vía de señalización. Este tipo de estructura hace que la transducción del mensaje sea más precisa, rápida y eficiente y además permite que las interacciones sean específicas. En algunos casos, estos complejos son transitorios y se desarman luego de cumplir su función.

El final de la vía: la respuesta biológica

Cualquiera que sea el mecanismo que interviene en la transmisión de la señal extracelular, la consecuencia es una respuesta por parte de la célula blanco. Esta respuesta es una alteración que puede ser el resultado de la activación o de la inhibición de alguna vía metabólica, tal como el cambio en la utilización de combustibles durante el ayuno nocturno, como consecuencia del incremento de la relación hormonal glucagón/insulina. Estos cambios pueden ser rápidos, cuando se modifica la actividad de las enzimas de la vía, o lentos, cuando se modifican los niveles de expresión de esas enzimas. Modificaciones en la forma o en el movimiento de las células pueden ser otro tipo de respuesta.

Como vimos, existe un alto grado de complejidad en los mecanismos de transducción disparados por diferentes señales. Es por ello que defectos en el reconocimiento ligando-receptor o en el sistema de señalización pueden producir alteraciones funcionales cuyas consecuencias son muy diversas, como por ejemplo la alteración en el grado de proliferación celular, la transformación de un fenotipo celular normal a uno canceroso o la muerte celular.

A lo largo de este texto veremos que el papel de estos procesos en el control de la diferenciación, de la proliferación y del crecimiento celular es esencial para el desarrollo y el funcionamiento normales del organismo.

En síntesis

Mecanismos generales de comunicación celular

1. La comunicación celular puede establecerse de distintas formas que incluyen: a) la comunicación paracrina: la señal actúa sobre células vecinas; b) endocrina: la señal viaja por el torrente sanguíneo y alcanza células lejanas; c) autocrina: la señal llega a la misma célula de la cual salió; d) neurotransmisión: la señal es liberada por la célula emisora al espacio sináptico, donde es captada por la célula receptora; e) contactos célula-célula: la señal permanece anclada a la membrana de la célula emisora mientras interactúa con la célula receptora y f) mediante *gaps*: la señal se difunde desde la célula emisora a la receptora.

El reconocimiento de la señal

2. En cada organismo existen distintos tipos de señales químicas que reciben el nombre de ligandos y forman complejos con receptores específicos. Cada tipo celular es sensible a distintas señales y cada interacción ligando-receptor está asociada con una función particular. Cada célula responde a un conjunto de señales.
3. El complejo ligando-receptor transmite el mensaje al interior de la célula e inicia un camino que lleva a la ejecución de una respuesta biológica específica. El proceso completo constituye la transducción de la señal.
4. Ciertas moléculas pequeñas y/o hidrófobas atraviesan la membrana celular y se unen a receptores internos. Estos complejos suelen unirse al DNA y actuar como factores de transcripción.
5. Los receptores de membrana son variados. Pueden formar parte de canales iónicos, presentar actividad enzimática o estar asociados con enzimas. Existen receptores que activan una proteína adaptadora, la proteína G, que transmite el mensaje al siguiente intermediario.

Los receptores intracelulares

6. Los glucocorticoides y los mineralocorticoides, las hormonas sexuales y las hormonas tiroideas son ejemplos de ligandos que se unen a receptores intracelulares que actúan como factores de transcripción. Todos los receptores intracelulares tienen una zona de unión al DNA y otra de reconocimiento del ligando.
7. Las proteínas chaperonas mantienen el plegamiento específico de los receptores que se encuentran libres en el citoplasma. Luego de la unión de una hormona al receptor, el complejo se transloca al núcleo, se separa de la chaperona y forma un dímero con otro complejo similar. Estos dímeros interactúan con secuencias específicas del DNA, disparando la transcripción génica.

Los receptores de membrana

8. Los receptores ionotrópicos se encuentran en la membrana celular y permiten el pasaje de iones al interior o al exterior de la célula. En general, responden a neurotransmisores y controlan procesos de contracción muscular y de transferencia neuronal de información.
9. Existen dos tipos de receptores de membrana asociados con enzimas: los que se activan y funcionan como enzimas y los que ac-

En síntesis *(Cont.)*

tivan enzimas del lado interno de la membrana celular. En la gran mayoría de los casos, la actividad enzimática asociada es de proteincinasa. Estos receptores participan en cascadas de señalización, cuyas respuestas biológicas se relacionan con la regulación de la proliferación, la diferenciación, la producción de la matriz extracelular, la reparación de tejidos y con la regulación inmunitaria.

10. Luego de la interacción entre el ligando y el receptor, se produce la formación de varios complejos ligando-receptor en la membrana celular. Los dominios catalíticos permiten la fosforilación recíproca en residuos de tirosina, serina o treonina (según de qué receptor se trate). Esta autofosforilación es seguida por el reclutamiento de moléculas señalizadoras citosólicas, que transmiten el mensaje al interior de la célula. Otros receptores presentan actividad guanilato ciclasa, que cataliza la producción de cGMP a partir de GTP.
11. Algunos receptores de membrana están acoplados a proteínas G, que intermedian la interacción entre aquéllos y otras proteínas de membrana. La cantidad de ligandos que se une a este tipo de receptores es enorme (entre ellos, las hormonas adrenalina, glucagón, adrenocorticotrofina, luteinizante, foliculoestimulante y angiotensina II).

Transmisión de la señal al interior de la célula

12. Cuando un ligando interactúa con su receptor de membrana, la señal es transmitida al interior de la célula. Entonces se dispara una cascada de eventos que incluye la síntesis de segundos mensajeros y la fosforilación de enzimas catalizada por proteincinasas.
13. Los segundos mensajeros son moléculas pequeñas que se generan en gran cantidad y rápidamente en respuesta a la activación de un receptor. Llevan la señal a otras partes de la célula y la amplifican mediante la activación de cinasas y otras enzimas. Los nucleótidos cíclicos, el ion Ca^{2+} y ciertos lípidos son ejemplos de segundos mensajeros.
14. La fosforilación y desfosforilación de proteínas son parte de la transducción del mensaje. Esto significa que la mayoría de los mensajes que se transmiten al interior de las células producen la activación de cinasas que regulan su función mediante la fosforilación de diversos sustratos.
15. Los caminos de transducción pueden ser lineales, pero también pueden existir puntos potenciales de regulación y de intersección entre distintos caminos. La respuesta celular está conformada por un circuito complejo de activación que involucra más de un camino de señalización. Una molécula señal puede ser reconocida por diferentes receptores asociados con distintos mecanismos de transducción. También puede ocurrir que un mismo receptor active diferentes vías.

El final de la vía: la respuesta biológica

16. La transducción de las señales externas produce una respuesta por parte de la célula blanco. Esta respuesta es una alteración como resultado de la activación o de la inhibición de alguna vía metabólica, y de modificaciones en la forma o el movimiento de las células. El papel de estos procesos en el control de la diferenciación, de la proliferación y del crecimiento celular es esencial para el desarrollo y el funcionamiento normales del organismo.

Cuestionario

1. ¿Qué propiedades de los receptores son esenciales para que la interacción con sus respectivos ligandos y la transducción de las correspondientes señales sean óptimas?
2. Imagine un sistema celular de transducción de señales formado por una proteína (A) que actúa como señal química endocrina, una proteína de membrana (B) que actúa como receptor de A y está acoplada a una proteína G, y una segunda proteína de membrana (C) que es activada por G y dispara la respuesta celular. En experimentos in vitro, en los que se trabajó con células mutantes, se han logrado las situaciones que se enumeran a continuación. Indique en cada caso si se producirá la respuesta celular y explique por qué.
   a. Ausencia de A y presencia extracelular temporal de una proteína que actúa como agonista de A.
   b. Ausencia del receptor y una proteína C modificada que ejerce su función sin necesidad de ser activada por G.
3. ¿Por qué la aparición de la comunicación celular fue un paso clave en la evolución de los organismos multicelulares?
4. Un sistema de transducción celular de señales está formado por un ligando endocrino y un receptor citosólico. Confeccione una lista de mutaciones que afecten a los componentes de este sistema de tal manera que la transducción de señales no pueda ocurrir.



Elementos genéticos móviles

Nuestro objetivo era persuadir a la totalidad de la población bacteriana a producir bacteriófagos. Todos nuestros intentos, y fue grande el número de intentos, no habían arrojado resultado positivo... Yo ya había decidido qué factores extrínsecos debían inducir la formación del bacteriófago. Más aún, ya había publicado la hipótesis (1949), y cuando uno publica una hipótesis, es sentenciado a trabajos forzados...

ANDRÉ LWOFF

A mediados de la década de 1970, cuando parecía que los misterios de la herencia se habían develado tan satisfactoriamente que sólo quedaban unos pocos detalles para investigar, la genética sufrió una nueva revolución. De pronto, los biólogos eran capaces de manipular genes de una manera inimaginada, copiando, cortando, analizando, modificando y recombinando fragmentos de moléculas de DNA de los orígenes más diversos. La nueva tecnología promovió una avalancha de estudios que proporcionaron nuevos conocimientos y nuevas posibilidades –en particular en medicina y agricultura– a un ritmo espectacular.

Como en los primeros avances de la genética molecular, las nuevas tecnologías se valieron de bacterias y virus, y de los mecanismos naturales por los cuales los genes se mueven dentro y fuera del cromosoma.

La transferencia de genes

Muchos genes son capaces de moverse, de "saltar" de cromosoma en cromosoma, de un organismo a otro e incluso de una especie a otra. Las consecuencias de estos movimientos, por muchos años ignorados, son enormes. Existen varios procesos diferentes por los cuales un fragmento de DNA foráneo, portador de información, puede ingresar en una célula:

- La *conjugación* o transferencia directa de DNA de una bacteria a otra.
- La *transformación* o captación directa de fragmentos de DNA del medio circundante por parte de una célula.
- La *infección viral* por medio de la incorporación del ácido nucleico de un genoma viral en células procariontes o eucariontes.
- La *transducción* o transferencia de material genético bacteriano empaquetado en partículas virales de una célula infectada a otra.
- La *transposición* de genes de cromosomas de una misma célula y entre éstos.

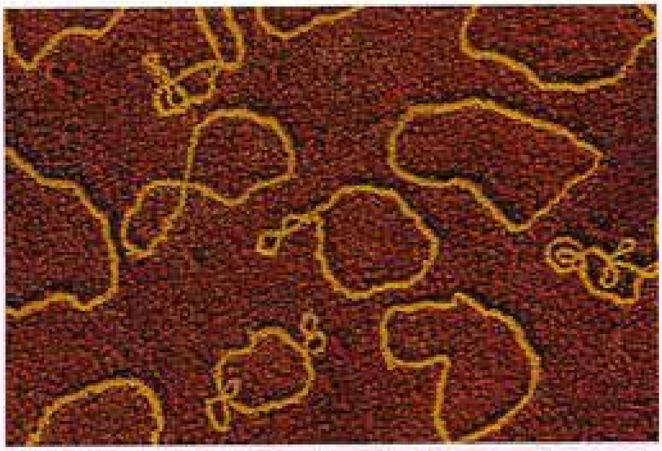


Fig. 13-1. MICROFOTOGRAFÍA DE PLÁSMIDOS AISLADOS.

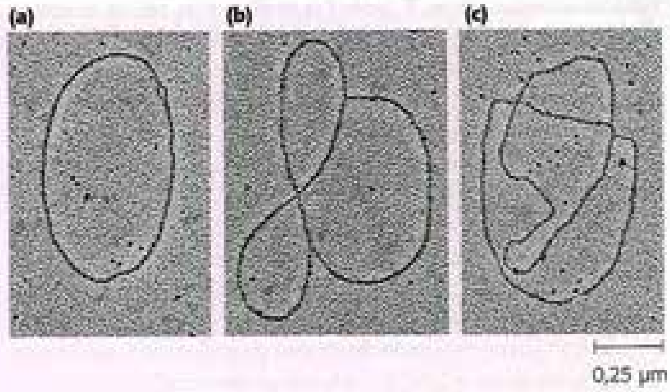


Fig. 13-2. PLÁSMIDOS EN REPLICACIÓN EN UNA BACTERIA* ESCHERICHIA COLI.** ***(a) *Al igual que en el cromosoma bacteriano, la replicación es bidireccional. Casi a las "dos en punto", en la fotografía del plásmido se puede ver el "ojo" de replicación, donde las dos dobles hélices (cada una formada, como se recordará, por una cadena vieja y una nueva) comienzan a separarse una de otra.* ***(b)*** *Se ha realizado más de la mitad del proceso de replicación y* ***(c)*** *los dos plásmidos están a punto de separarse.*

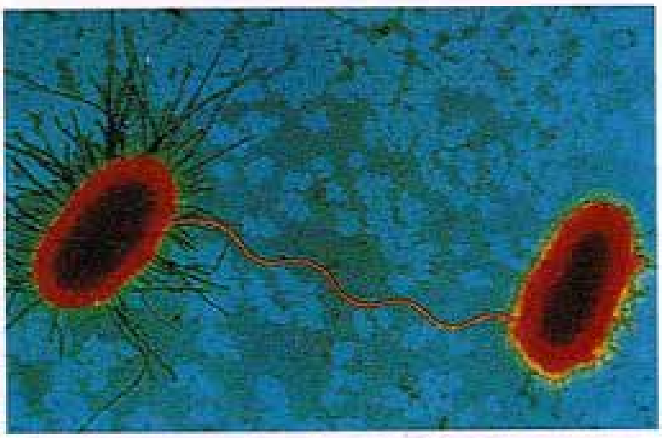


Fig. 13-3.* ESCHERICHIA COLI *EN CONJUGACIÓN. *La célula F^+ alargada (dadora), en la parte izquierda de la microfotografía, se encuentra conectada por un largo pilus con la célula F^- (receptora). Los genes del plásmido F son los responsables de la producción de estos pili especializados, necesarios para la conjugación. Después de haberse producido el contacto, el pilus sexual se contrae y acerca las dos células, de modo que se puede formar un puente citoplasmático entre ellas. En la célula F^+ se ven numerosos pili más cortos.*

Todos estos mecanismos de intercambio de material genético entre distintas células implican una *transferencia horizontal de genes*, en contraste con la *transferencia vertical de genes*, que se produce cuando el material genético pasa de los progenitores a las células hijas durante la división celular.

Los plásmidos y la conjugación

Aunque el cromosoma bacteriano contiene todos los genes necesarios para el crecimiento y la reproducción de la célula, virtualmente todos los tipos de bacterias contienen moléculas de DNA adicionales conocidas como plásmidos.

Los plásmidos, mucho más pequeños que el cromosoma bacteriano, pueden llevar desde apenas dos genes hasta más de 100.

Al igual que el cromosoma bacteriano, los plásmidos son circulares y autorreplicantes (fig. 13-1). Algunos se replican en sincronía con el cromosoma de manera que cada célula hija mantiene una sola copia del plásmido (fig. 13-2). Otros se replican en forma asincrónica; en consecuencia, una célula puede contener múltiples copias. En el caso de algunos plásmidos pequeños se han detectado hasta 50 copias en una sola célula. De manera alternativa, si el plásmido se replica con una frecuencia menor que el cromosoma, algunas células hijas pueden no recibir copia alguna del plásmido. En otros casos se observan dos o más plásmidos diferentes en una misma célula bacteriana. Algunos plásmidos tienen dos modos de vida alternativos: pueden existir en un estado autónomo, fuera del cromosoma, o insertarse en el cromosoma bacteriano, es decir, se comportan como *episomas*.

En la bacteria *Escherichia coli* (*E. coli*) se describieron numerosos plásmidos naturales diferentes. Entre ellos, los factores sexuales, o *plásmidos F*, y los plásmidos de resistencia a las drogas, o *plásmidos R*.

El plásmido F: un factor de fertilidad

El primer plásmido que se identificó fue el *factor F* (por fertilidad) de *E. coli*. Contiene 105 genes, muchos de los cuales controlan la producción de prolongaciones llamadas **pilus**, en plural *pili*. Los *pili* F son largas estructuras proteicas, con forma de bastón, que se extienden desde la superficie celular. Las células que llevan el plásmido F se denominan células masculinas (dadoras) o células F^+ y las que carecen del plásmido F se denominan femeninas (receptoras) o F^-. Las células F^+ se adhieren a las células F^- por medio de los *pili* (fig. 13-3) y les transfieren el plásmido F a través de puentes citoplasmáticos que se es-

tablecen entre las células. El factor F le confiere a las células receptoras la capacidad de producir *pili* F y de transferir el plásmido F. Así, las células receptoras F^- se transforman en células F^+ (fig. 13-4). En un cultivo bacteriano mixto, todas las células F^- se transforman con rapidez en células F^+. En las bacterias, la "masculinidad" es, entonces, una condición altamente "contagiosa", un fenómeno que por fortuna no tiene paralelo entre los seres humanos.

La transferencia de DNA de una célula a otra por contacto célula a célula se conoce como **conjugación**. Fueron los estadounidenses Joshua Lederberg y Edward Tatum (1909-1975) quienes, trabajando con cepas de *E. coli*, encontraron que las bacterias también se "aparean" y describieron por primera vez el fenómeno de conjugación. Así, introdujeron a las bacterias al "mundo de los seres sexuados".

El factor F puede integrarse al cromosoma bacteriano en aproximadamente 20 sitios diferentes. Una célula bacteriana que contiene el factor F integrado a su cromosoma se conoce como *célula Hfr*, por su sigla en inglés, que significa *alta frecuencia de recombinación*. Las células Hfr tienen una propiedad asombrosa: durante la conjugación con una célula F^-, el propio cromosoma bacteriano que se replica (o una porción de él) puede transferirse de la célula Hfr a la célula F^-. En otras palabras, los genes del cromosoma bacteriano pueden transferirse de una célula a otra, lo cual da por resultado una nueva combinación génica en la célula receptora (fig. 13-5).

La conjugación es una forma de transferencia de material genético de una célula a otra que, seguida de recombinación genética, constituye una forma de recombinación sexual.

Esta propiedad de las células Hfr, junto con el uso de cepas mutantes de bacterias, les ha permitido a los investigadores preparar un mapa detallado del cromosoma de *E. coli* ubicando la posición de algunos genes mucho antes de su secuenciación, que se completó en septiembre de 1997 para la cepa K-12.

El plásmido R: un vector de genes de resistencia

En 1953, en Japón, durante un brote de *Shigella* –la bacteria causante de la disentería–, un grupo de investigadores japoneses aisló una cepa resistente a múltiples antibióticos. Hasta ese momento no había evidencia de que las bacterias pudieran pasar genes de resistencia múltiple entre cepas ni entre especies. Los científicos descubrieron que la resistencia a ciertas drogas antibacterianas podía transferirse con facilidad de una bacteria a otra. En los experimentos, luego de mezclar bacterias sensibles a ciertas drogas con bacterias resistentes, el 100% de la población bacteriana se transformaba en resistente en un lapso de 1 hora. Posteriormente se descubrió que los genes que confieren la resistencia a la droga suelen transportarse en plásmidos denominados R y éstos, al igual que el factor F, llevan los genes con la información necesaria para transferirse de una célula dadora a una receptora.

Los genes de resistencia también pueden transferirse de un plásmido R a otro. De este modo, un solo plásmido puede recolectar hasta 10 genes de resistencia, y hacen resistente hasta a 10 antibióticos diferentes a la célula que lo contiene (y a cualquier célula a la que se transfiera) (fig. 13-6). Los genes de resistencia también pueden transferirse de los plásmidos al cromosoma bacteriano, a los bacteriófagos (o fagos, véase cap. 9) y, lo más inquietante de todo, a bacterias de otras especies. Así, *E. coli*, una bacteria habitualmente inocua, puede obtener plásmidos R por conjugación y transferirlos a una bacteria patógena como *Shigella*, y tornarla altamente peligrosa (recuadro 13-1, *Resistencia a las drogas antimicrobianas*).

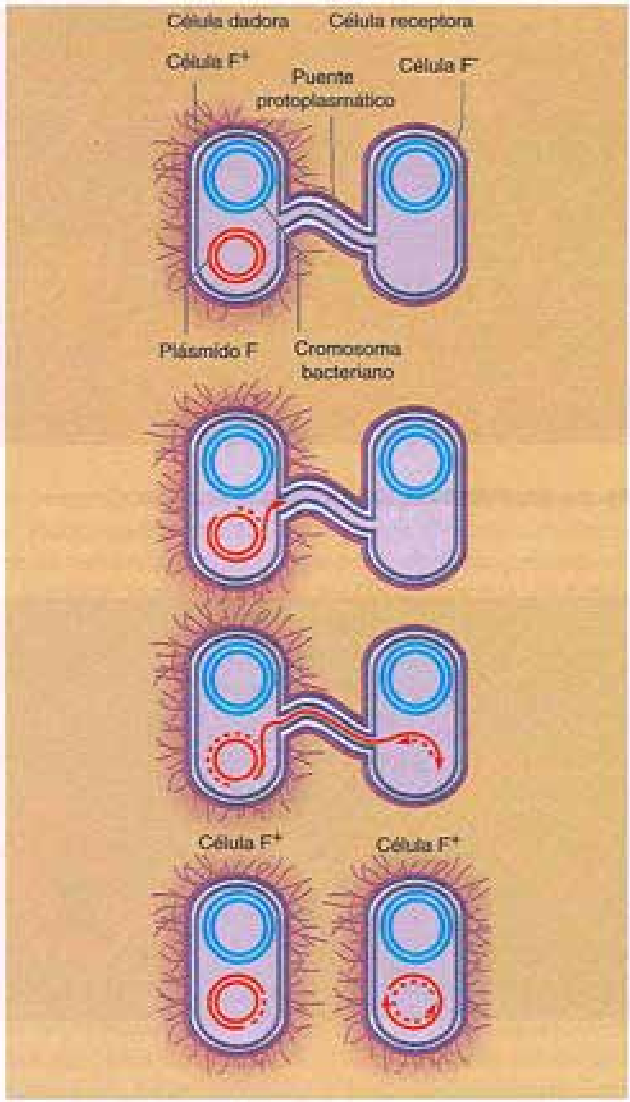


Fig. 13-4. TRANSFERENCIA DE UN PLÁSMIDO F POR CONJUGACIÓN. *En estos diagramas, el plásmido se muestra muy aumentado; en realidad, su tamaño es mucho menor que el del cromosoma bacteriano, ya que contiene muchos menos pares de nucleótidos. Al comienzo, una cadena única de DNA se mueve a través del puente citoplasmático desde la célula dadora hacia la célula receptora, donde se sintetiza su cadena complementaria. A medida que la cadena de DNA se transfiere, la cadena de la célula dadora "gira" en sentido contrario a las agujas del reloj y expone los nucleótidos desapareados. Éstos sirven como molde para la síntesis de una cadena complementaria de DNA. Como resultado, el plásmido en la célula dadora continúa siendo un círculo de DNA de doble cadena y el plásmido transferido convierte a la célula receptora en una célula* F^+*. Este mecanismo de replicación del DNA del plásmido se conoce como "replicación en círculo rodante".*

Adquisición de fragmentos del medio: la transformación

Además de la transferencia vertical, de la célula madre a las células hijas durante la división celular y la conjugación, el DNA también puede penetrar en la célula bacteriana por el fenómeno de **transformación**. Naturalmente, determinadas bacterias poseen mecanismos que les permiten capturar DNA libre del medio que las rodea, ya que

Recuadro 13-1

Resistencia a las drogas antimicrobianas

La resistencia a las drogas antimicrobianas está creciendo a un ritmo alarmante. Cada vez son más las especies patógenas que adquieren resistencia y cada vez menos las armas con que se cuenta para luchar contra ellas.

Una de las principales causas del aumento de la resistencia es el uso indiscriminado de antibióticos en seres humanos y animales, y posiblemente también la liberación al medio ambiente de plásmidos con genes de resistencia (véase cap. 14, fig. 14-5). Los antibióticos contribuyen a seleccionar cepas de microorganismos resistentes y, así, a aumentar la frecuencia de las variantes resistentes en las poblaciones bacterianas, lo cual complica el tratamiento de infecciones por microorganismos.

La resistencia a las drogas en células bacterianas es, a menudo, el resultado de la síntesis de enzimas que degradan la droga o establecen una nueva vía de acción enzimática. Esto les permite a las bacterias eludir los efectos de la droga. Algunos plásmidos R se encuentran en un alto número de copias por célula y el hecho de que los genes de resistencia se hallen en este tipo de plásmidos permite que muchas copias de estos genes se produzcan con mucha rapidez dentro de una sola célula.

poseen un conjunto de genes específicos vinculados con estos procesos. Por el contrario, *E. coli* normalmente no es capaz de incorporar plásmidos libres del entorno. Sin embargo, si se incuban células bacterianas con altas concentraciones de cationes divalentes (por ejemplo, Ca^{2+}) o se las somete a pulsos eléctricos de alto voltaje, unas pocas bacterias pueden adquirir una copia del plásmido gracias a un cambio en la permeabilidad de su membrana. Si el plásmido porta un gen que confiere resistencia a un antibiótico determinado, las células transformadas pueden ser seleccionadas entre otras en cultivos en los que se agrega ese antibiótico (véase cap. 14).

Los virus: parásitos intracelulares

Los virus fueron descubiertos en la década de 1880, cuando recibieron su nombre, que deriva del latín y significa "veneno". Fueron identificados como agentes causantes de enfermedades de plantas y animales que pasaban a través de filtros que las bacterias no podían atravesar. En 1935, el científico norteamericano Wendell Stanley (1904-1971) obtuvo de hojas de plantas de tabaco un sedimento cristalino, que frotado contra hojas sanas causaba enfermedad. Concluyó que el virus era una proteína autocatalítica que se podía multiplicar dentro de las células. A pesar de que esa conclusión no era correcta, sus preparaciones fueron una herramienta importante para la comprensión del funcionamiento de los virus. Por sus investigaciones, Stanley recibió el Premio Nobel en 1946. Además de su actividad infectiva, causa de terribles enfermedades como el SIDA (síndrome de inmunodeficiencia adquirida), los virus también pueden actuar como vectores o portadores de fragmentos de DNA de una célula a otra, como lo hacen los plásmidos.

La anatomía de los virus es en extremo simple. Están formados por una región central de ácido nucleico rodeada por una cubierta proteica o cápside y, en algunos casos, por una envoltura lipoproteica. Estas partículas con capacidad de infectar a una célula procarionte o eucarionte se llaman **viriones**. Se reproducen sólo dentro de las células vivas, a las que toman por asalto, apoderándose de las enzimas y poniendo la maquinaria biosintética de sus hospedadores a trabajar en su propio beneficio. Sin esta maquinaria, serían tan inertes como cualquier complejo de macromoléculas.

En los albores de la virología, los virus se clasificaban según su patogenicidad, su presencia en determinados órganos o el modo en que se transmitían. El advenimiento de la microscopía electrónica permitió la visualización directa de las partículas virales –o viriones– y de este modo la determinación más precisa de su forma y tamaño.

A medida que avanzaron los conocimientos en biología molecular surgieron nuevas herramientas para la clasificación de los virus según las características de sus genomas y de sus envolturas. El genoma de los virus puede estar constituido por DNA o RNA, y puede ser de cadena simple o doble. Las proteínas de la cápside pueden tomar la forma de una hélice, como en el virus del mosaico del tabaco, o de placas triangulares dispuestas en un poliedro, como en los adenovirus y los bacteriófagos T (véase cap. 9, fig. 9-4). La cápside puede estar rodeada por capas adicionales o tener otras estructuras proteicas complejas unidas a ella. Algunos virus poseen, además, una envoltura lipídica, que adquieren cuando infectan a una célula, en la que se insertan proteínas virales. La mayor parte de esas proteínas están glucosiladas y se denominan glucoproteínas de envoltura (fig. 13-7).

Las proteínas de la cápside o de la envoltura determinan la especificidad de un virus; una célula sólo puede ser infectada por un virus si la proteína viral "encaja" en uno de los receptores específicos de su membrana celular. De este modo, los bacteriófagos atacan a las células bacterianas; el virus del mosaico del tabaco infecta a las células de las hojas de la planta del tabaco; los adenovirus y los rinovirus, causantes del resfrío común, invaden las células de las membranas mucosas del tracto respiratorio; y los virus de la polio infectan a las células del tracto respiratorio superior, el tapiz intestinal y, a veces, el sistema nervioso. Aparentemente, todos los tipos de células, tanto procariontes como eucariontes, pueden ser infectados por diversos virus capaces de interactuar con sus receptores de membrana. Sólo en algunos casos un mismo tipo de virus puede infectar a organismos muy diferentes. Por ejemplo, algunos virus tienen la capacidad de infectar a una planta y también al insecto que se alimenta de ella, el cual actúa así como vector de transmisión. Asimismo, el virus de la estomatitis vesicular, que mues-

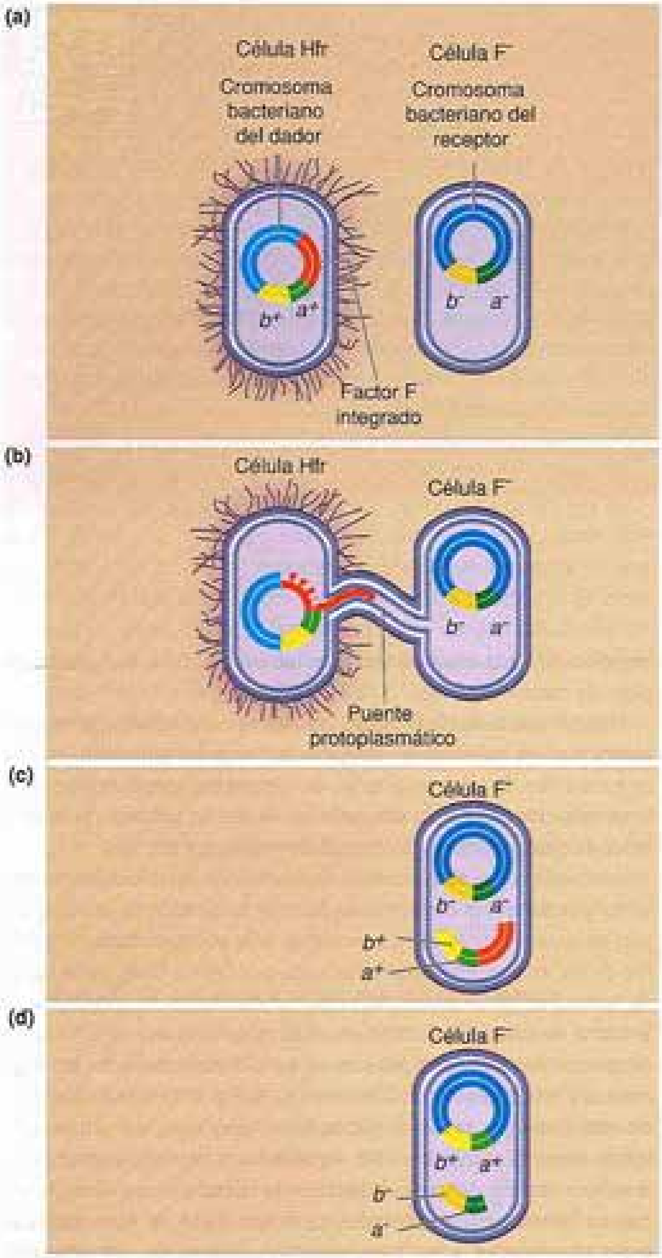


Fig. 13-5. TRANSFERENCIA DE UNA PORCIÓN DEL CROMOSOMA BACTERIANO POR CONJUGACIÓN. ***(a)*** *Esta célula F^+ se convirtió en una célula Hfr cuando el plásmido F se insertó en su cromosoma.* ***(b)*** *Comienza la replicación en círculo rodante luego de que ocurre una ruptura en la secuencia del factor F integrado al cromosoma. Liderada por su extremo 5', una cadena simple de DNA, que contiene una porción de la secuencia del factor F seguida por los genes a^+ y b^+, penetra en la célula F^-. En este ejemplo, sólo una porción del cromosoma se transfiere antes de que las células se separen una de otra.* ***(c)*** *El fragmento de DNA transferido es homólogo a la parte del cromosoma receptor que lleva los mismos genes. La "concordancia", sin embargo, no es exacta, dado que los genes a^- y b^- son formas alternativas de los genes a^+ y b^+. Difieren en la secuencia de nucleótidos debido a mutaciones que han hecho, en este ejemplo, que a^- y b^- sean no funcionales, o sea, que no den por resultado los productos a y b.* ***(d)*** *Luego ocurre la recombinación entre el DNA dador y el cromosoma receptor y la célula hija que contenga los genes transferidos a^+ y b^+ será capaz de sintetizar los productos a y b. La presencia de estos productos sirve como indicador de que se produjo la conjugación. Nótese que la célula dadora sigue siendo Hfr y la célula receptora, F^-.*

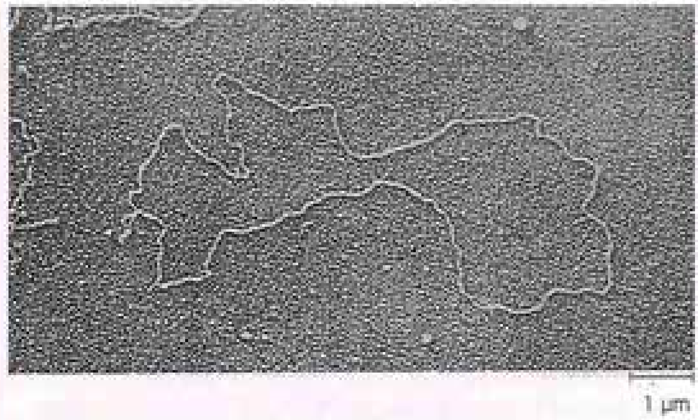


Fig. 13-6. UN PLÁSMIDO R MULTIRRESISTENTE. *Este plásmido, conocido como R6, lleva genes que confieren resistencia a seis drogas diferentes, que incluyen los antibióticos tetraciclina, neomicina y estreptomicina.*

tra un amplio rango de infección, puede reproducirse en células de mamíferos y en insectos.

La infección viral

Distintos tipos de virus presentan diferentes estrategias de infección. Algunos se desensamblan y dejan la cubierta proteica fuera de la membrana plasmática de la célula e inyectan el ácido nucleico en el citoplasma (véase cap. 9, fig. 9-5). Otros entran intactos en la célula y la cápside se desensambla una vez adentro, por otros mecanismos, y libera el ácido nucleico. Ya dentro de la célula hospedadora, el ácido nucleico viral dirige la producción de nuevos virus usando materias primas de la célula (nucleótidos, aminoácidos, ATP y otras fuentes de energía) y, también, su maquinaria metabólica. Así, los virus son parásitos obligados: no pueden multiplicarse naturalmente fuera de la célula hospedadora.

El virus es una partícula inerte cuando está fuera de una célula y, por lo tanto, no se considera un microorganismo vivo.

En los virus con genoma de DNA, el DNA viral se replica y también se transcribe a RNA mensajero (mRNA). El mRNA codifica enzimas virales, proteínas de la cubierta viral y, en algunos casos, proteínas reguladoras que controlan la expresión del genoma de la célula hospedadora. En la mayoría de los virus de RNA, el RNA viral se replica y actúa directamente como mRNA. Otros virus, en cambio, llevan una enzima que les permite sintetizar los mRNA, para la cual usan como molde su propio RNA genómico, ya que éste no puede funcionar como mensajero.

En otro tipo de virus de RNA, este ácido nucleico viral se transcribe a DNA a partir del cual posteriormente se genera el mRNA. Este fenómeno de **transcripción inversa** (véase cap. 10, El flujo de información dentro de la célula) es característico de los *retrovirus*, tanto de los que causan cáncer como del virus HIV, responsable del SIDA (síndrome de inmunodeficiencia adquirida), que se tratará en el capítulo 40. Cuando el material genético viral se ha sintetizado, se arma el virión utilizando las proteínas específicas que el virus posee. En algunos casos, la síntesis del DNA viral se completa durante este proceso. En los virus con cápsides helicoidales, las subunidades proteicas que formarán la cápside se reúnen al-

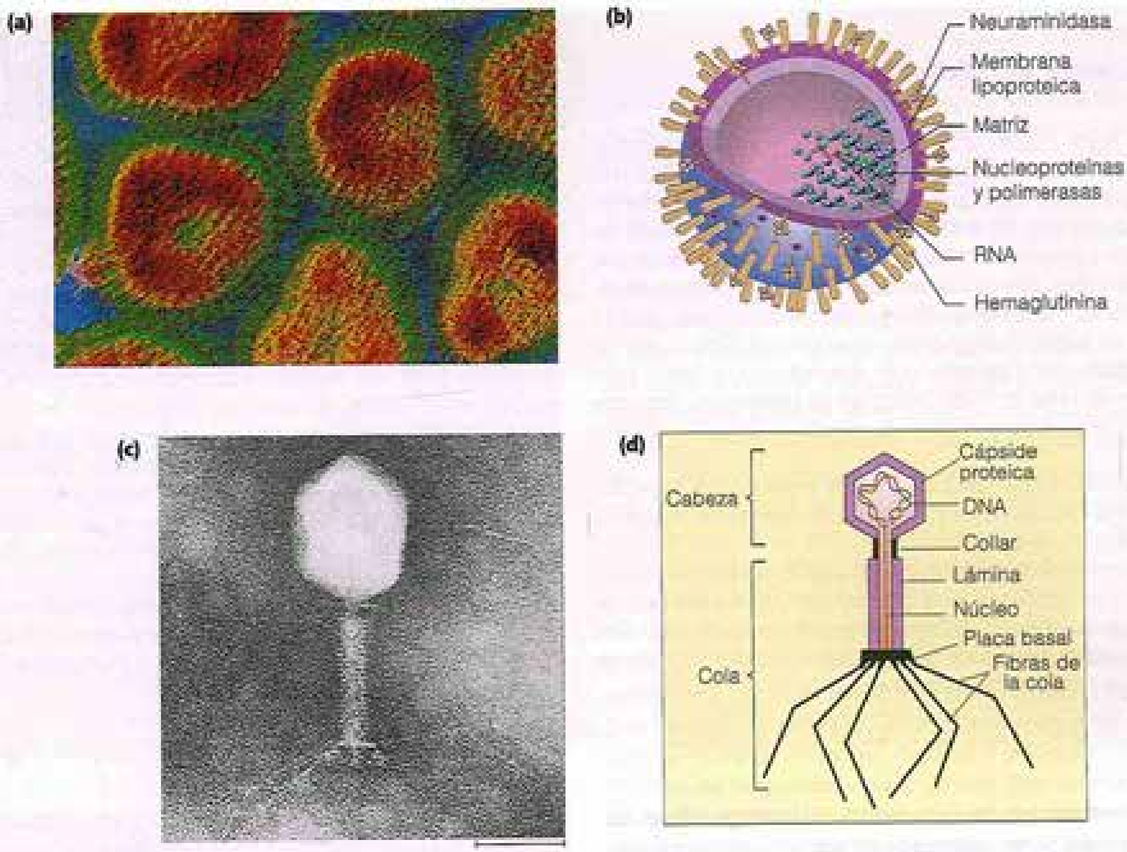


Fig. 13-7. GALERÍA DE VIRUS. (a) y (b) *Microfotografía electrónica y modelo del virus de la influenza o gripe. El virus está compuesto por un genoma segmentado en 8 moléculas de RNA de cadena simple que se asocian con moléculas de una proteína que le confieren forma helicoidal. Los RNA genómicos asociados con la proteína reciben el nombre de nucleocápsides. Rodeando las nucleocápsides, existe una membrana lipoproteica a través de la cual emergen las glucoproteínas virales de envoltura. El virus de la influenza muta con frecuencia. Los cambios en su ácido nucleico alteran las proteínas de la envoltura externa y, por lo tanto, los anticuerpos previamente formados ya no la reconocen.* **(c) y (d)** *Microfotografía electrónica y diagrama de un bacteriófago T que muestra sus diferentes componentes estructurales. El DNA del virus codifica todas las proteínas necesarias. La cabeza de la cápside, las estructuras más importantes de la cola y las fibras de la cola se ensamblan por separado. Después de que el DNA se ha insertado en la cabeza de la cápside, el ensamble de la cola preformada se une a ella. La adición de las fibras de la cola completa la partícula viral.*

rededor del ácido nucleico recién sintetizado. En otros tipos de virus, la cápside se forma por separado y luego el ácido nucleico se inserta en ella, aparentemente atraído por una proteína que lo tracciona hacia el interior. Los virus con envoltura, como el *virus de la influenza*, codifican proteínas adicionales que se insertan en la membrana de la célula hospedadora; los virus recién formados surgen como brotes en porciones de la membrana de la célula hospedadora que contienen las proteínas virales y, al hacerlo, quedan envueltos por fragmentos de ella (fig. 13-8). Cuando se ha completado el ensamble de partículas virales, éstas se desprenden de la célula hospedadora, a menudo rompiendo –lisando– su membrana en el proceso. Cada nueva partícula viral es capaz de comenzar un nuevo ciclo de infección en una célula no infectada.

Los virus como vectores

Desde los primeros estudios realizados sobre bacteriófagos, se advirtió que una infección viral puede establecerse en forma súbita en una colonia de células bacterianas aparentemente no infectadas. Estas células se denominaron **lisogénicas** por su capacidad, en determinado momento, de desencadenar un fenómeno de lisis celular que se extiende a las células vecinas. Más tarde se descubrió que ciertos virus son capaces de establecer una relación a largo plazo con la célula hospedadora, al entrar en un *ciclo lisogénico* y permanecer latentes durante muchas generaciones celulares antes de iniciar un ciclo de multiplicación e infección. Estos virus se conocen como *bacteriófagos atenuados*. El DNA de los bacteriófagos puede integrarse en sitios específicos del cromosoma del hospedador y replicarse junto con el cromosoma de la misma manera en que lo hace el plásmido F pero permaneciendo "silenciosos". Cuando los bacteriófagos están integrados, se conocen como **profagos**. En determinado momento, alrededor de una vez cada 10.000 divisiones celulares, los profagos se separan espontáneamente del cromosoma hospedador y desencadenan un *ciclo lítico* (fig. 13-9). En el laboratorio, la lisis puede ser desencadenada por luz ultravioleta (ensayo 13-1, *"Señor, estoy completamente lisado"*), rayos X u otros agentes que dañan a los ácidos nucleicos.

Los fagos atenuados se asemejan a los plásmidos por ser moléculas de DNA que durante la fase lítica se replican en forma autónoma, independientemente del cromosoma bacteriano, y porque pueden in-

Ensayo 13-1

"Señor, estoy completamente lisada"

André Lwoff, a quien se muestra en la figura 11-3, escribió el siguiente relato de su descubrimiento de una técnica para inducir la lisis de las bacterias lisogénicas: "Nuestros experimentos consistían en inocular bacterias que crecían en forma exponencial en un medio dado y seguir su crecimiento midiendo la densidad óptica (es decir, la turbidez del cultivo, que da una medida indirecta del número de células bacterianas intactas en el cultivo). Se tomaban muestras cada 15 minutos y los técnicos comunicaban los resultados. Ellos (o sea, los técnicos) estaban tan concentrados en el trabajo que se habían identificado con las bacterias o con las curvas de crecimiento, dado que solían decir, por ejemplo: 'estoy exponencial' o 'estoy ligeramente achatado'.

Así, se fueron amontonando muchos experimentos negativos, hasta que después de meses y meses de desesperación, se decidió irradiar a las bacterias con luz ultravioleta.

Esto no tenía nada de racional, dado que las radiaciones ultravioleta matan a las bacterias y a los bacteriófagos y, sobre una base de estricta lógica, la idea aún no lo parece en retrospección. Sea como fuere, una suspensión de bacilos lisogénicos se colocó bajo la lámpara UV durante unos pocos segundos.

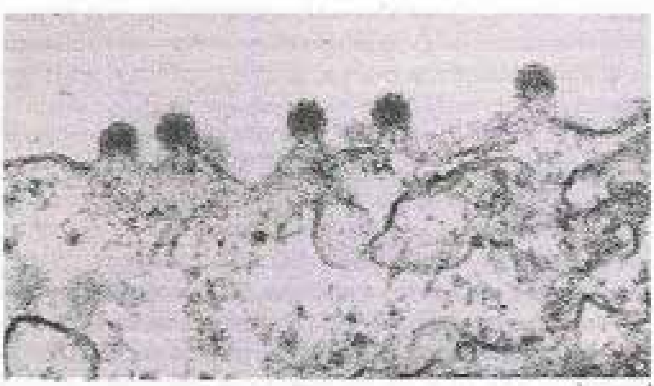
El Servicio de Fisiología Microbiana está ubicado en un desván, justo por debajo del techo del Instituto Pasteur, sin aislamiento adecuado. El termómetro en algunas ocasiones se eleva de una manera tal que no permite otra conclusión, que la de la temperatura es alta. Era un día de verano muy cálido y el termómetro estaba inusualmente alto. Después de la irradiación, me desplomé en un sillón, sudoroso, desesperado y ansioso. Quince minutos después, Evelyne Ritz, mi técnica, entró en la habitación y me dijo: "Señor, estoy creciendo normalmente". Después de otro cuarto de hora regresó y me comunicó simplemente que ella estaba normal. Después de otros 15 minutos, ella aún estaba creciendo. Hacía mucho calor, y yo estaba más desesperado que nunca. Ahora habían transcurrido 60 minutos desde la irradiación; Evelyne entró de nuevo en la habitación y dijo muy sosegadamente, con su suave voz: "Señor, estoy completamente lisada". ¡Y lo estaba: las bacterias habían desaparecido! Hasta donde recuerdo, ésta fue la mayor emoción, emoción molecular, de toda mi carrera científica."

Tomado de André Lwoff, "El profago y yo", en *Phage and the Origins of Molecular Biology*, una colección de ensayos compilados en 1966 para el Cold Spring Harbor Laboratory y dedicados a Max Delbrück en su 60 cumpleaños.

tegrarse al cromosoma de la célula bacteriana. Sin embargo, difieren de los plásmidos porque tienen capacidad para elaborar una cubierta proteica y porque pueden lisar la célula hospedadora. La cubierta proteica de los virus es la que les permite disponer de un medio efectivo de entrada en las células bacterianas.

Los virus de procariontes: transferencia de DNA entre hospedadores

Los bacteriófagos también son capaces de transferir DNA de una célula hospedadora a otra por medio de la **transducción**. Durante un ciclo lítico, en el que los virus explotan los recursos de la célula hospe-



0,1 μm

Fig. 13-8. VIRUS DEL BOSQUE DE SEMLIKI. *En esta microfotografía electrónica se pueden observar varias partículas del virus del bosque de Semliki brotando de la membrana celular de una célula animal. Durante ese proceso, los viriones adquieren la envoltura lipoproteica. Este virus recibe su nombre del bosque de Uganda en el cual se aisló por primera vez de tejidos de mosquitos.*

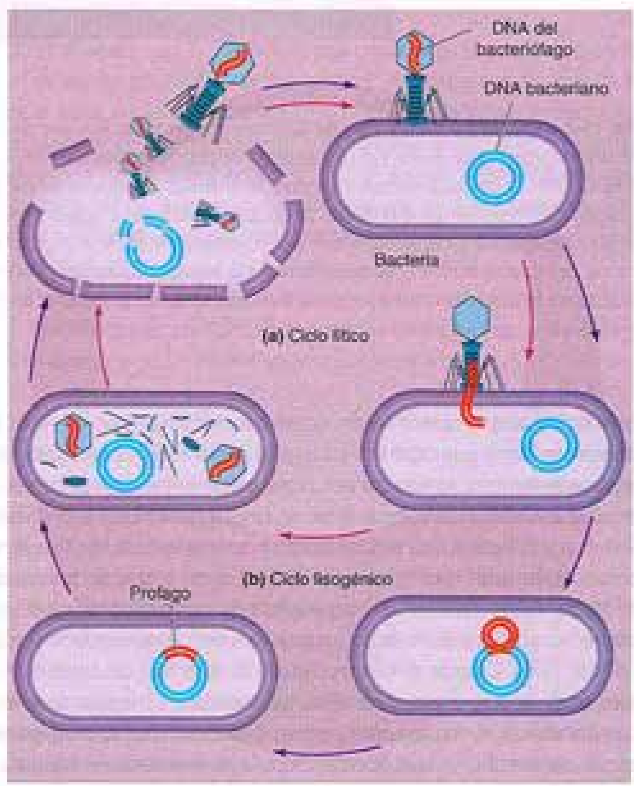


Fig. 13-9. CICLOS DE LOS VIRUS BACTERIÓFAGOS. *Cuando ciertos bacteriófagos infectan a bacterias, puede ocurrir uno de dos mecanismos. **(a)** El DNA viral puede entrar en la célula y comenzar una infección (ciclo lítico); o **(b)** el DNA viral, una vez dentro de la célula, puede incorporarse al cromosoma bacteriano, replicarse con él y transferirse a las células hijas (ciclo lisogénico). Las bacterias que albergan a estos virus se conocen como lisogénicas porque, en forma ocasional, estos virus llamados profagos se activan y establecen un nuevo ciclo lítico.*

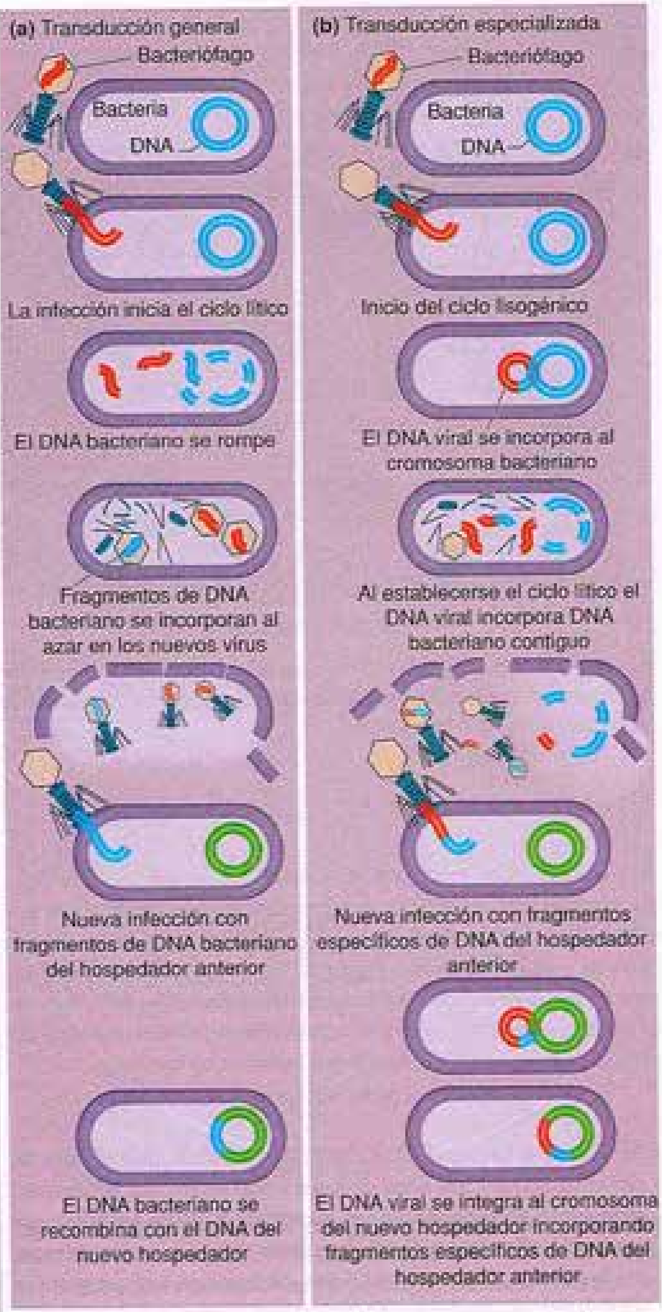


Fig. 13-10. DOS TIPOS DE TRANSDUCCIÓN VIRAL. ***(a)*** *La transducción general. El DNA viral entra en la bacteria y comienza un ciclo lítico. En el curso de este ciclo, el DNA de la célula hospedadora se rompe y parte de los fragmentos se incorporan al azar a las nuevas partículas virales formadas. Cuando se libera, la partícula viral puede contener DNA bacteriano e infectar a otra bacteria. Aunque este virus es defectuoso e incapaz de establecer un ciclo lítico, el DNA bacteriano que ha introducido puede recombinarse con el DNA de la nueva célula hospedadora.* ***(b)*** *La transducción especializada o restringida. Un bacteriófago infecta a una bacteria y entra en un ciclo lisogénico. El DNA viral se incorpora al cromosoma del hospedador, donde puede permanecer como profago durante muchas generaciones. Cuando el profago abandona el cromosoma bacteriano, estableciendo un ciclo lítico, con frecuencia lleva consigo una parte del DNA bacteriano que, como ocurre en el ciclo lítico, fue fragmentado. En este caso, sólo el DNA contiguo al sitio de inserción del profago es llevado por el DNA viral. El DNA bacteriano y el viral unidos se replican y se incorporan en nuevas partículas virales, que se liberan de la célula cuando ésta es lisada. Estas partículas infectan a otras bacterias y, así, los genes de la primera célula hospedadora pueden recombinarse con los de la nueva célula. El DNA viral también puede integrarse al DNA de la nueva célula hospedadora.*

Figura interactiva

dadora, el DNA del hospedador se fragmenta, de manera que algunos virus, cuando abandonan la célula, llevan fragmentos de DNA del hospedador. Dado que la cantidad de DNA que puede empaquetarse dentro de la cubierta proteica es limitada, cuando estos virus incorporan el DNA del hospedador, pierden parte o toda la información genética propia. En consecuencia, aunque pueden infectar a una nueva célula, no son capaces de completar un ciclo lítico. Sin embargo, los genes que traen de su hospedador previo pueden incorporarse al cromosoma del nuevo hospedador. Según qué genes se transfieran, estas recombinaciones se pueden detectar en un experimento.

La transferencia de fracciones al azar de DNA del hospedador de una célula bacteriana a otra por parte de un bacteriófago se llama **transducción general**, dado que virtualmente cualquier gen puede transferirse por este mecanismo (fig. 13-10a). Esto se produce porque el bacteriófago empaqueta su DNA reconociendo una secuencia específica. Sin embargo, en el genoma de la bacteria existen muchas seudosecuencias de empaquetamiento, que son reconocidas por las proteínas del bacteriófago; así, estas secuencias también son empaquetadas y transferidas.

Durante un ciclo lisogénico también puede ocurrir transferencia de DNA del hospedador. Como vimos, cuando un bacteriófago infecta a una bacteria y entra en un ciclo lisogénico, el DNA viral se incorpora al cromosoma del hospedador, donde puede permanecer como profago durante muchas generaciones. Cuando los profagos se separan del cromosoma del hospedador e inician un ciclo lítico, también pueden llevar un fragmento del cromosoma del hospedador. El cromosoma de cada fago recién formado consiste así en DNA del hospedador y DNA viral. En esta situación, el DNA del hospedador no es tomado al azar sino que está específicamente restringido a las porciones del cromosoma hospedador contiguas al sitio de inserción del profago.

La transferencia de fragmentos específicos de DNA del hospedador de una célula a otra se conoce como **transducción especializada** o **restringida** (fig. 13-10b).

La transducción se asemeja a la conjugación en que implica la transferencia de genes bacterianos de una célula bacteriana a otra. Difiere de la conjugación en que, en la transducción, los genes son llevados por virus.

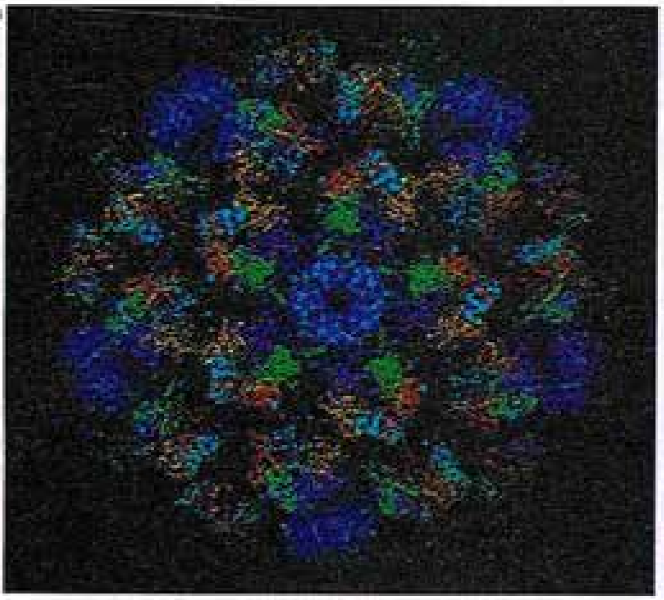
Los virus de eucariontes: provirus y retrovirus

Al igual que los fagos atenuados, algunos virus de eucariontes también se integran en el DNA de la célula hospedadora. Una vez integrados se denominan **provirus**. Estos virus pueden ser de DNA, análogos a los bacteriófagos atenuados, o retrovirus de RNA.

Según la célula que infecten, los virus de DNA pueden iniciar un ciclo lítico o insertarse en el DNA cromosómico de la célula hospedadora. El virus SV40 (fig. 13-11), descubierto en cultivos de células para la fabricación de la vacuna contra la polio, es un ejemplo de virus que se insertan. Los virus SV40 causan cáncer en hámsters recién nacidos, pero no en monos, sus hospedadores habituales. Este cáncer, que al igual que todo tipo de cáncer se caracteriza porque las células se multiplican sin el riguroso control al que habitualmente están sometidas, es iniciado por proteínas promotoras del crecimiento codificadas por los genes virales. En pocas palabras, SV40 puede introducir genes nuevos y funcionales en el DNA de la célula hospedadora, tal como lo hacen otros virus de DNA.

Los retrovirus de RNA también pueden integrarse en los cromosomas de la célula eucarionte hospedadora. Luego de que la membrana

(a)



(b)

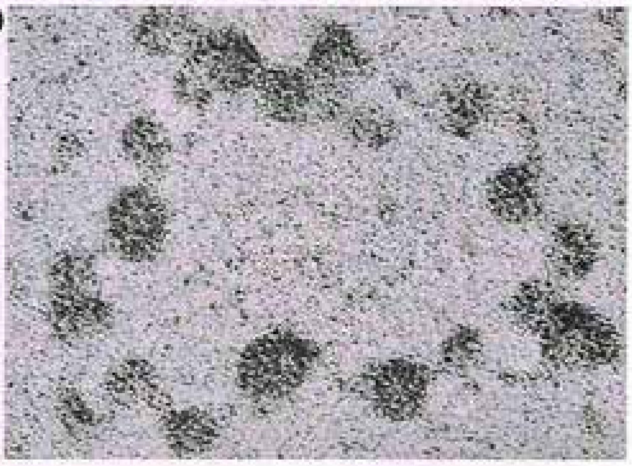


***Fig. 13-11. EL VIRUS SV40. (a)** Modelo generado por computadora de la cápside de 20 lados del virus símico 40 (SV40). La cápside encierra el cromosoma del SV40 **(b)**, una molécula circular de DNA de cadena doble, que, como el DNA del cromosoma eucarionte, está asociado con proteínas histonas formando nucleosomas. Las histonas pertenecen a la célula hospedadora. Así pues, el SV40 no sólo utiliza la maquinaria del hospedador para sus propias actividades de síntesis sino que incorpora directamente los productos de síntesis de la propia célula hospedadora.*

que envuelve al virus se fusiona con la membrana plasmática de la célula hospedadora, el RNA viral ingresa en la célula. Seguidamente, en el citoplasma, la enzima viral transcriptasa inversa produce a partir del RNA viral una molécula de doble cadena de DNA (fig. 13-12) que se integra al DNA del hospedador. Una vez integrado, el DNA derivado del RNA viral utiliza las RNA polimerasas y otros recursos de la célula hospedadora para sintetizar RNA viral nuevo y moléculas de proteína, que luego son empaquetadas en nuevas partículas virales. Según el lugar de inserción en el cromosoma del hospedador, el DNA procedente del retrovirus puede provocar mutaciones al interferir con la expresión de los genes del hospedador, ya sea reprimiéndolos o bien desactivando su represión. La mayoría de las inserciones virales, sin embargo, no suelen dañar o destruir las células del hospedador, sino que se convierten en huéspedes permanentes. El virus HIV, como vimos, es un ejemplo de retrovirus de RNA.

Genes móviles: los transposones

En células eucariontes y procariontes, ciertos fragmentos de DNA también pueden pasar de un cromosoma a otro sin una etapa de existencia independiente. Se trata de los **transposones**.

En las bacterias, los transposones, junto con los episomas y los profagos, se encuentran como segmentos de DNA integrados al DNA cromosómico. Sin embargo, difieren de los episomas y de los profagos en su modo de inserción y escisión del cromosoma bacteriano.

Los transposones contienen un gen que codifica la enzima transposasa, que cataliza el corte y la posterior inserción del transposón en un nuevo sitio al azar. Además, en cada extremo tienen una secuencia repetida de nucleótidos. Esta secuencia puede consistir en una repetición directa de nucleótidos, como ATTCAG y ATTCAG, o en repeticiones invertidas, como ATTCAG y GACTTA. Las secuencias repetidas tienen típicamente 20 a 40 nucleótidos. En algunos casos, el transposón se escinde del cromosoma y se inserta en otro lugar (fig. 13-13). En otros casos, los transposones en realidad no se "mueven", o sea, no desaparecen de su sitio inicial cuando aparecen en una nueva ubicación, ya que una copia del transposón progenitor original es la que se inserta en otro lugar.

Se conocen dos clases de transposones:

- *Transposones simples.* También llamados secuencias de inserción, tienen entre 600 y 1.500 pares de bases y sólo llevan otros genes esenciales para la transposición. Se han encontrado al menos seis transposones simples diferentes en *E. coli*, detectables porque causan mutaciones, por lo general, al insertarse en un gen, inactivándolo. Los transposones simples también contienen secuencias promotoras que pueden conducir a la iniciación inapropiada de la transcripción de genes del cromosoma hospedador, previamente inactivos. Los transposones simples parecen no hacer otra cosa que duplicarse y son constituyentes normales de los cromosomas bacterianos y de algunos plásmidos.
- *Transposones compuestos.* Son de tamaño mucho mayor que los transposones simples y llevan genes que codifican proteínas adicionales, flanqueados a cada lado por secuencias de inserción. Los transposones compuestos también pueden provocar mutaciones. Es posible detectar la inserción del transposón por sus productos génicos, que pueden ser enzimas que otorgan a las bacterias resistencia a drogas. Los genes que forman parte de un transposón compuesto pueden moverse de un lugar a otro en un cromosoma o de un cromosoma a otro, por lo que se ha dado en llamarlos "genes saltarines".

Cuando un transposón lleva genes para resistencia a las drogas, puede transferirlos por estos mecanismos rápidamente de un plásmido

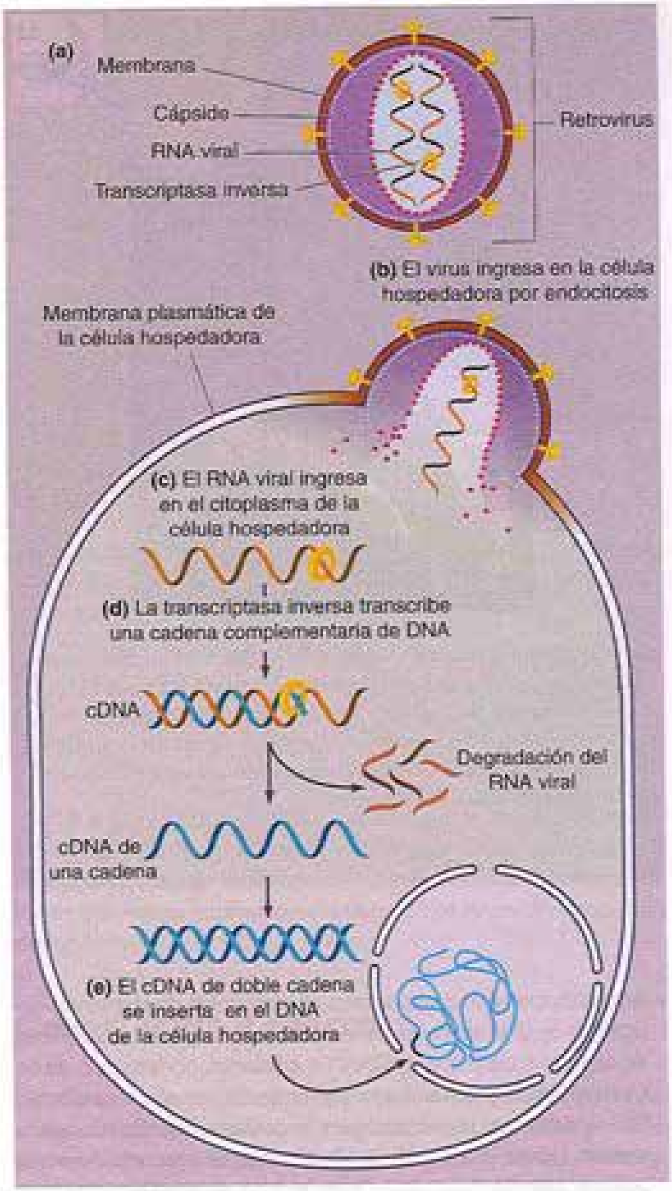


Fig. 13-12. INFECCIÓN DE UNA CÉLULA EUCARIONTE POR UN RETROVIRUS. ***(a)*** *Dentro de la cápside del retrovirus se encuentra el RNA viral y una o más moléculas de la enzima transcriptasa inversa. La cápside está rodeada típicamente por una envoltura lipoproteica formada por elementos de la membrana plasmática del hospedador anterior.* ***(b)*** *Esta envoltura puede fusionarse con la membrana plasmática de un nuevo hospedador, y así permitir que el virus entre en la célula por endocitosis.* ***(c)*** *Una vez que el retrovirus entró en la célula, el RNA viral se libera de su cápside.* ***(d)*** *Luego se transcribe en una sola cadena de DNA complementario (cDNA).* ***(e)*** *La síntesis de la cadena complementaria de DNA se produce de inmediato y se forma una cadena doble de cDNA. Estas dos reacciones, así como la degradación de la molécula viral de RNA, están catalizadas por la transcriptasa inversa. Después de que el cDNA de doble cadena se insertó en el cromosoma de la célula hospedadora, se transcriben nuevas moléculas de RNA viral. Las moléculas de mRNA dirigen luego la síntesis de las proteínas virales.*

a otro, o de un plásmido al cromosoma bacteriano y de él de nuevo al plásmido. Así se pueden acumular resistencias a distintos antibióticos y originar cepas multirresistentes.

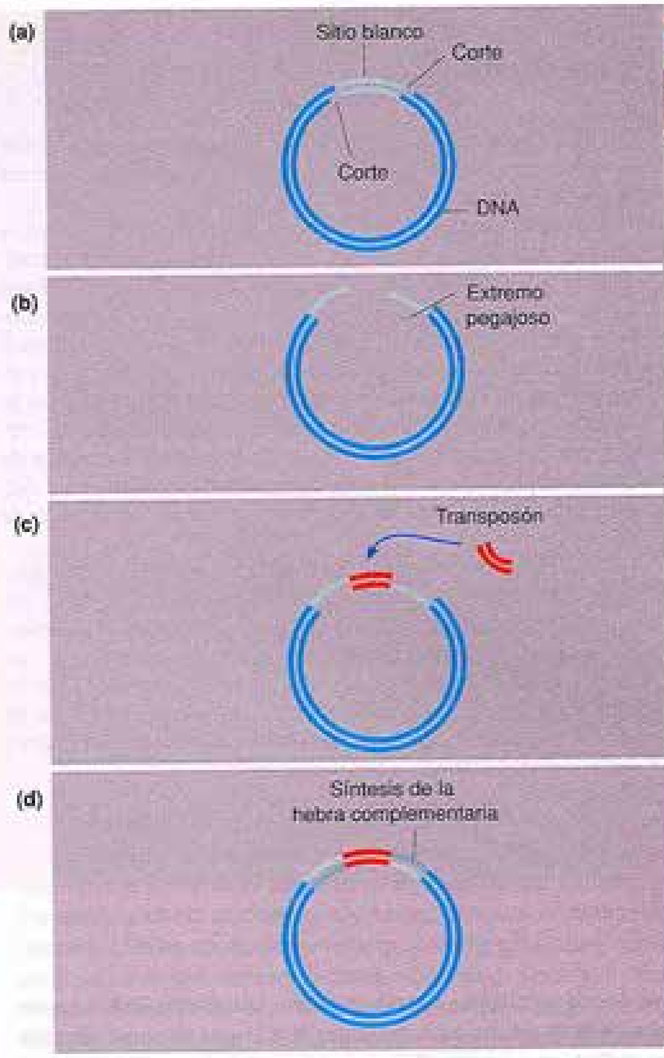


Fig. 13-13. INSERCIÓN DE UN TRANSPOSÓN EN UNA MOLÉCULA DE DNA. ***(a)*** *La secuencia de nucleótidos en la cual ocurre la inserción se conoce como sitio blanco.* ***(b)*** *Se producen cortes escalonados en el sitio blanco, también llamados "extremos pegajosos".* ***(c)*** *El transposón se une a los extremos que sobresalen de los cortes.* ***(d)*** *Cuando se sintetiza la hebra de DNA complementaria, se forman repeticiones idénticas a ambos lados del transposón insertado. Éstos, a menudo, son usados por los investigadores como "mojones" para identificar las secuencias de DNA que se han transpuesto.*

Galería de imágenes

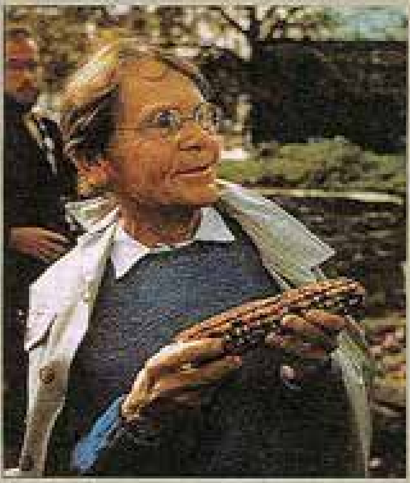
Los elementos transponibles en células eucariontes fueron descritos por primera vez en plantas de maíz hace más de medio siglo por la citogenetista estadounidense Barbara McClintock (1902-1992), quien recién en 1983 recibió el Premio Nobel por su notable descubrimiento de la existencia de elementos genéticos móviles (ensayo 13-2, *"Era divertido..."*). También se identificaron transposones en levaduras, en la mosca *Drosophila* e incluso en humanos. Hay evidencia de que muchas de las secuencias repetidas en el DNA en éstos y otros organismos se originaron como transposones. Al igual que los transposones bacterianos, causan mutaciones. Cuando se insertan en genes o en regiones reguladoras, pueden provocar cambios detectables en el organismo donde ocurre el proceso. En eucariontes, muchos transposones llamados *retrotransposones no virales* se copian primero en RNA y, a tra-

ENSAYO 13-2
"Era divertido..."

Hace 50 años, Barbara McClintock trabajaba en los laboratorios de Cold Spring Harbor, en Long Island, Nueva York, donde estudiaba la genética del maíz, *Zea mays*.

En sus trabajos con granos de maíz (cada uno de los cuales es una planta de maíz en estado embrionario) estaba efectuando análisis genéticos de las diferencias en color y otras variaciones, similares a los llevados a cabo con *Drosophila* en el laboratorio de Morgan. Durante estos estudios encontró casos de inactivación génica repentina e inexplicable. Basándose en estudios de mapeo cromosómico y citológicos, pudo deducir que estos cambios de función génica no se debían a mutaciones, sino que ocurrían como consecuencia del movimiento de elementos genéticos –a los que llamó "elementos de control"– de un lugar a otro en el cromosoma. Estos elementos, dijo, en realidad "saltaban" de un sitio a otro en un cromosoma y aun de un cromosoma a otro.

Sus hallazgos, publicados por primera vez en 1951, fueron ignorados durante largo tiempo. El suyo era otro extraño relato de un viajero que no encajaba en el esquema de las cosas como se las entendía entonces. "Ferozmente independiente, sin someterse a nadie", según las palabras de James Watson, ella prosiguió con tenacidad su investigación, en algunas ocasiones trabajando gratuitamente. "Era divertido", dicen que ha dicho, "difícilmente podía esperar a levantarme por la mañana" para seguir trabajando.



Bárbara McClintock, quien recibió el Premio Nobel en 1983, continuó con su trabajo hasta poco antes de su muerte, en 1992. "Realmente han existido tres grandes figuras en la historia de la genética", hacía notar James Watson en un homenaje realizado un año antes. "Las tres emes: Mendel, Morgan y McClintock. Gregor Mendel y Thomas Hunt Morgan nos han enseñado lo regular que es el genoma y Bárbara McClintock nos ha enseñado lo irregular que es."

vés de una transcriptasa inversa, producen nuevamente DNA. Estas copias idénticas al transposón se pueden insertar en una nueva ubicación en el DNA cromosómico. Este descubrimiento fue sorprendente, dado que antes se pensaba que la transcripción inversa se encontraba sólo en los retrovirus. Otras transcriptasas inversas descubiertas posteriormente en las células eucariontes son las telomerasas (véase cap. 9, Telómeros y telomerasas).

Otros tipos de elementos resultantes de un proceso de retrotransposición son los seudogenes, o genes no funcionales (véase cap. 11, recuadro 11-2), que carecen de intrones y en algunos casos contienen incluso copias de colas de poli-A, lo cual sugeriría que provienen de mRNA y no de DNA (véase cap. 10, fig. 10-6). Si ésta fuera una novela de misterio, sería la prueba para incriminar al culpable: la enzima transcriptasa inversa. Los transposones se consideran elementos fundamentales en la evolución del genoma de los eucariontes. Si bien la transposición es un evento poco frecuente, la existencia de un gran número de estos elementos en el genoma eucarionte provee una importante vía de generación de variabilidad en las especies.

Las estrategias de recombinación

El DNA que se incorpora a la célula, ya sea por conjugación, transformación, infección viral, transducción o transposición, puede integrarse al cromosoma por medio del mecanismo de recombinación genética. Existen varios tipos de recombinación:

- *Recombinación homóloga.* Implica el intercambio de segmentos homólogos de DNA alineados de modo tal que los genes se transfieren de una molécula a otra de DNA. En ocasiones, por este tipo de recombinación se intercambian fragmentos de tamaño considerable. Este fenómeno es el que ocurre en las células eucariontes durante la meiosis (véase cap. 7, fig. 7-14), durante el entrecruzamiento o *crossing over*. También ocurre entre el DNA de la célula receptora y el de la célula dadora, luego de la conjugación, la transformación y la transducción en las células bacterianas. La recombinación homóloga se encuentra favorecida en bacterias y en células eucariontes por un conjunto de proteínas específicas. El mecanismo molecular del proceso es similar en todos los organismos.
- *Recombinación específica de sitio.* Implica la inserción de elementos genéticos móviles (y removibles) como el plásmido F. Estos elementos pueden integrarse o desprenderse del DNA cromosómico mediante un evento de recombinación que involucra pequeñas secuencias específicas homólogas del DNA del plásmido y del DNA bacteriano. Estas secuencias son reconocidas por enzimas de recombinación específicas, llamadas recombinasas o integrasas.
- *Recombinación por inserción de transposones.* No requiere ningún tipo de homología de secuencia. La transposasa, enzima responsable de la inserción, introduce cortes en el DNA cromosómico en secuencias al azar y posteriormente liga los extremos del DNA insertado en ese sitio. Por último, las propias enzimas bacterianas completarán su unión. En este caso, no es necesario el reconocimiento de secuencias homólogas o específicas, como en los casos anteriores.

(a)



(b)

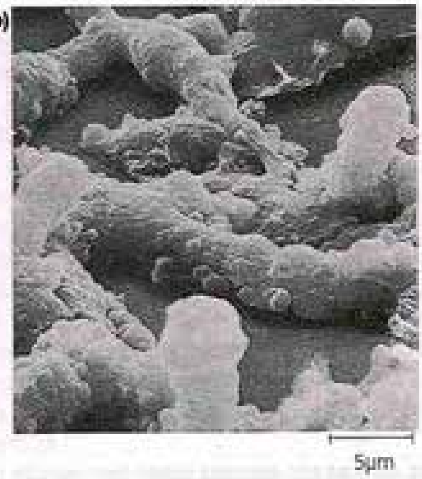


Fig. 13-14. CÉLULAS NORMALES Y CÉLULAS CANCEROSAS. *Microfotografías electrónicas de barrido de* ***(a)*** *células normales creciendo en cultivo de tejido y* ***(b)*** *el mismo tipo de células después de la transformación con un virus inductor de cáncer. Obsérvese que las células cancerosas no muestran cambios sorprendentes en su superficie, sino que se han apilado unas sobre otras. Las células normales se inhiben por contacto célula a célula y dejan de multiplicarse, mientras que las células cancerosas continúan replicándose.*

La recombinación genética, evidentemente, no fue inventada por los biólogos moleculares de fines de siglo XX; sin duda, ha estado ocurriendo desde hace más de mil millones de años, mucho antes de que *Homo sapiens* fuera siquiera un parpadeo en el ojo de la evolución.

Genes, virus y cáncer

Como vimos en el capítulo 6, el cáncer es un grupo de patologías en las cuales las células eluden la regulación del ciclo celular y se dividen en forma desenfrenada (fig. 13-14). Los virus fueron vinculados al cáncer por primera vez en 1911, cuando el científico estadounidense Francis Peyton Rous (1879-1970) descubrió que podía producir sarcomas (un tipo de cáncer) en pollos sanos inyectándoles filtrados obtenidos de tumores de otros pollos enfermos.

Investigaciones posteriores revelaron que en ciertos casos los virus causantes de tumores insertan genes que estimulan la división celular en las células infectadas. Estos genes, llamados **oncogenes** (del griego *onkos*, que significa tumor) son formas mutadas de **protooncogenes** que están presentes en las células eucariontes normales y cuyos productos son esenciales para el metabolismo celular. La mayoría de ellos están implicados en la regulación del ciclo celular. Por esta razón, cuando estos protooncogenes se ven alterados, ya sea porque sufrieron una mutación o porque se produjeron cambios en su regulación, se estimula una división celular desmedida que puede llevar a la carcinogénesis.

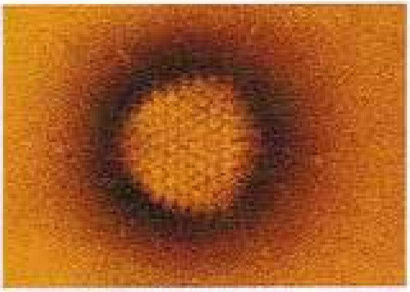
Existe otro grupo de genes, llamados **genes supresores de tumores**. Estos genes también son reguladores del ciclo celular y se relacionan directa o indirectamente con su detención. Los genes supresores de tumores con frecuencia están vinculados a funciones de reparación de daños al DNA y cuando sufren una mutación que los inactiva, pueden ocurrir diferentes trastornos del ciclo celular. Uno de ellos es una inestabilidad en los demás genes por falta de actividad reparadora del DNA. Esta inestabilidad puede favorecer la aparición de mutaciones, por ejemplo, en un protooncogén, y desencadenar así el crecimiento desmedido de las células doblemente mutadas. En otros casos, la propia ausencia del gen supresor de tumor alcanza para provocar el crecimiento exacerbado de las células. Es así que mientras estos genes se expresen de manera normal, la proliferación celular se encuentra fuertemente regulada y, por lo tanto, el desarrollo del cáncer se halla bloqueado o, al menos, limitado. El ejemplo más conocido es el gen supresor de tumor p53 que se encuentra mutado en el 50% de los cánceres humanos y representa el gen más estudiado en la historia de la biología moderna.

En conjunto, estos estudios sugieren que los virus pueden provocar el desarrollo de cánceres de tres maneras distintas:

- Simplemente por su presencia en el genoma, los virus pueden alterar la función normal de los genes donde se insertan o sus vecinos. Provocan mutaciones o cambios en los niveles de expresión y pueden, de este modo, transformar genes normales en oncogenes o alterar genes supresores de tumores.
- Pueden codificar las proteínas necesarias para transformar en forma permanente a las células que infectan, lo cual también afecta la regulación de oncogenes y genes supresores de tumores.
- Pueden actuar como vectores de oncogenes, capacitándolos para trasladarse de una célula a otra o de un organismo a otro. Se supone que algunos virus oncogénicos se han generado al incorporar al genoma viral un protooncogén. Una mutación posterior convirtió este protooncogén en un oncogén, y así dio lugar a un agente infeccioso causante de tumores.

Los virus son responsables de alrededor del 15% de los cánceres humanos conocidos. En el capítulo 16 analizaremos otros caminos que pueden conducir al cáncer.

(a)



(b)

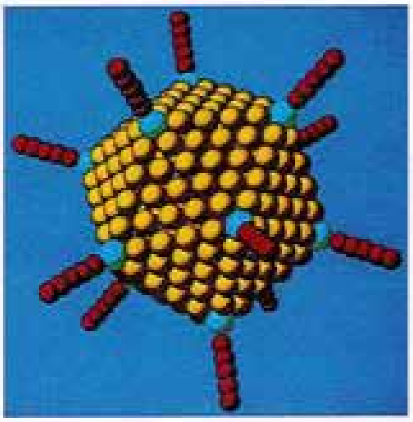


Fig. 13-15. ADENOVIRUS, UNO DE LOS MUCHOS VIRUS QUE CAUSAN LOS RESFRÍOS EN LOS HUMANOS. ***(a)*** *Este virus es un icosaedro. Cada uno de sus veinte lados es un triángulo equilátero, compuesto por subunidades proteicas idénticas. Dentro del icosaedro se encuentra el genoma viral de DNA de cadena doble.* ***(b)*** *Modelo generado por computadora de un adenovirus donde se muestra la forma poliédrica con asimetría icosaédrica del virión.*

Los virus: unidades de información genética

Como mencionamos, no es posible considerar a los virus como organismos vivos. Sin embargo, su absoluta dependencia de éstos ha asociado su estudio desde su descubrimiento. Dado su pequeño tamaño y sus capacidades infecciosas, habitualmente se han estudiado junto con los procariontes. El tamaño de los virus va desde 17 nanómetros (una molécula de hemoglobina tiene 6,4 nanómetros de diámetro) hasta aproximadamente 300 nanómetros, mayor que el de las bacterias pequeñas. Los más grandes están en el límite de resolución del microscopio óptico. Aquellos virus más pequeños sólo poseen información genética para codificar 4 o 5 proteínas, mientras que los de mayor tamaño pueden contener hasta 200 proteínas codificadas. Los virus difieren de manera considerable entre sí en su tamaño, forma y composición química de su genoma y estas características son utilizadas para su identificación y clasificación.

La diversidad de los virus es muy grande. Se han aislado virus que infectan a organismos procariontes y eucariontes como algas, plantas, protozoarios, hongos, invertebrados y vertebrados. Así, los virus se han clasificado según el organismo vivo que infectan. Además, para su clasificación se consideran su estructura externa, el tipo de material genético que poseen y las características moleculares de su replicación. De esta manera, los virus son agrupados en órdenes, familias, subfamilias, géneros y especies. En la actualidad se reconoce la existencia de 71 familias que contienen 164 géneros y 3.600 especies. En la actualidad se ha establecido un sistema universal para la clasificación de virus a través de un Comité Internacional de Taxonomía de Virus (ICTV). La clasificación brinda ventajas de identificación, comprensión de sus características moleculares y, en muchos casos, ayuda a entender y tipificar las patologías que producen. La mayoría de los virus que integran esta clasificación se han incorporado en la última mitad del siglo pasado, cuando fueron descubiertos. Los nombres de las familias que integran provienen en general de alguna particularidad de ese tipo de virus, como por ejemplo Picornaviridae, cuyo nombre deriva de "pico" (pequeño). Otros fueron nombrados por su origen, es decir, el tejido infectado del que fueron aislados por primera vez, como la familia Papovaviridae, cuyo nombre proviene de papiloma, polioma y agente generador de vacuolas, o los Adenoviridae, cuyo nombre proviene de "adeno", que significa glándula (fig. 13-15). Otros se han nombrado a partir de la forma en que se ha detectado el virión o de la apariencia observada en algunas de las etapas de su infección.

A pesar del gran avance en el conocimiento de los virus, algunos miembros se han clasificado sólo recientemente; otros aún permanecen sin clasificar debido a que no se ha podido caracterizarlos en forma adecuada, en muchos casos por las dificultades para su obtención.

La diversidad encontrada y la distribución universal de los virus indican que, probablemente, habrían sido generados por los mismos mecanismos que mantienen y modifican el material genético de los organismos vivos. Sin embargo, como veremos, aún persisten las dudas sobre su origen.

Evolución de los virus

El estudio del origen y de la evolución de los virus se ve dificultado por la falta de restos fósiles. Los síntomas de enfermedades virales que conocemos en la actualidad pueden ser rastreados sólo hacia el comienzo de los registros de la historia humana. Para realizar estudios comparativos, sólo disponemos de virus aislados hace no más de 80 años. El incremento considerable de secuencias genómicas virales junto a la sostenible mejora de los métodos bioinformáticos de análisis filogenético (véase cap. 23, Bioinformática y genómica comparada) posibilitan en la actualidad la determinación de las relaciones evolutivas de la mayoría de los virus conocidos. Sin embargo, para elaborar una hipótesis sobre el origen de los virus, sólo se pueden hacer extrapolaciones basadas en el estudio detallado de las características de los virus actuales.

Como ya vimos, los virus pueden clasificarse en tres grupos principales: los virus cuyo genoma está constituido por DNA, los que poseen en algún momento de su ciclo tanto DNA o RNA como material genético (por ejemplo, los retrovirus) y aquellos cuyo material genético está formado por RNA. Las diferencias entre los virus pertenecientes a los tres grupos son profundas y podrían estar indicando tanto orígenes independientes como diferencias en la evolución para cada grupo de virus.

Se han propuesto diversas teorías que explicarían el origen de los virus. Una de ellas, la teoría regresiva, propone a los virus como formas degeneradas de parásitos intracelulares. El origen de los virus podría explicarse como una sucesión de dos etapas. En una primera etapa, el parásito ancestral podría haber perdido muchas de sus capacidades biosintéticas y conservado en su material genético un origen de replicación y mecanismos de regulación de la replicación, quedando así reducido a una molécula de DNA parásita. En una segunda etapa, ésta habría adquirido la cápside viral, cuyos componentes proteicos podrían derivar de estructuras subcelulares cuyos genes habrían sufrido mutaciones. La cápside viral le habría otorgado una nueva capacidad: la posibilidad de transmitirse de célula a célula. Esto habría representado una ventaja adaptativa seleccionada positivamente.

Otra teoría postula que los virus se habrían originado a partir de componentes celulares normales (DNA o RNA) que habrían adquirido la capacidad de replicarse en forma autónoma escapando del control celular y comenzado a evolucionar independientemente. Esta propuesta explicaría el origen de todos los virus, los virus con DNA, a partir de plásmidos o transposones; los retrovirus a partir de retrotransposones y los virus con RNA a partir de mRNA autorreplicativos. Estos virus ancestrales habrían adquirido tanto un origen de replicación como la forma de proveerse de una cápside protectora para la fase extracelular de su existencia. Además, en el caso de los virus con RNA, habrían adquirido una enzima propia, la RNA replicasa que les habría otorgado cierta autonomía.

Otra teoría se relaciona con la hipótesis de un mundo prebiótico basado en RNA (véase cap. 1, Hipótesis alternativas sobre el origen de la vida). El hecho de que las moléculas de RNA puedan actuar como catalizadores en varios tipos de reacciones químicas sugiere que podrían haber desempeñado un papel fundamental en el origen de la vida y de los virus. Estas moléculas contendrían, de este modo, la información requerida y las capacidades funcionales necesarias para originar un sistema autorreplicativo. Se postula que estos sistemas autorreplicativos basados en RNA evolucionaron hacia sistemas en los que los procesos son mediados por proteínas. En una tercera etapa, el DNA, más estable que el RNA, habría sido seleccionado como la molécula encargada de almacenar la información. Esas moléculas, más tarde, habrían sido empaquetadas en células. Esta teoría del origen de los virus sugiere que otros RNA autorreplicativos coevolucionaron y parasitaron esas células primitivas, eventualmente convirtiéndose en los actuales virus con RNA. Los viroides modernos, que conservan algunas de las propiedades catalíticas en sus genomas con RNA, podrían ser "fósiles" de aquel mundo prebiótico de RNA.

Las dos primeras teorías consideran que los virus evolucionaron posteriormente a sus hospedadores, mientras que la tercera implica una coevolución de los virus y las células hospedadoras desde el comienzo mismo de la vida. Las filogenias de los antecesores de los virus de mamíferos son muy difíciles de trazar, por la imposibilidad de obtener virus fósiles. Sin embargo, estos estudios, aunque nos acercan al pasado, no nos permiten elucidar si realmente los virus actuales son remanentes de antiguas formas de vida.

Viroides y priones

Durante muchos años, los agentes que causan ciertas enfermedades serias en las plantas y en los animales estuvieron envueltos en el misterio. Aunque estas enfermedades exhibían las características de una infección viral, no fue posible identificar ningún virus relacionado. Estudios recientes han demostrado la participación de agentes infecciosos aún más simples: los *viroides*, moléculas de RNA desnudo que se encuentran principalmente en las plantas, y los *priones*, partículas proteicas pequeñas que se encuentran en los animales y en algunos hongos. Tanto los viroides como los priones se multiplican en células susceptibles.

El primer **viroide** caracterizado, conocido como PSTV, es el agente causante de la enfermedad tubérculo fusiforme de la papa; en esta enfermedad, la planta produce papas alargadas y retorcidas, que a veces tienen grietas profundas en la superficie. El PSTV también puede infectar a plantas de tomate, pariente cercano de la papa, y producir atrofia en su crecimiento y hojas retorcidas.

Los viroides se propagan sistémicamente dentro de las plantas infectadas a través del floema y existen evidencias que indican que la interacción del patógeno con proteínas de la célula vegetal favorece su movilización. El viroide pasa de una planta a otra a través de heridas en su superficie. Su estructura circular seguramente le provee mayor estabilidad y le permite así lograr la invasión.

La mayoría de los viroides se replican en el nucléolo. Allí, el RNA infeccioso o cadena más (+) es copiado por la RNA polimerasa II celular en RNA de cadena menos (–) lineal. Otro grupo más reducido tiene la capacidad de replicarse en los cloroplastos utilizando la RNA polimerasa presente en la organela. Luego, las cadenas menos (–) sintetizadas actúan como molde para la síntesis de nuevas cadenas más (+), que son cortadas en RNA individuales y después ligadas; así se forma el RNA infeccioso circular. El mecanismo por el cual se establece la enfermedad es un enigma. Se encuentran casi exclusivamente en los núcleos de células infectadas y los experimentos han mostrado que el RNA de los viroides no funciona como mRNA, es decir, no tiene capacidad de dirigir la síntesis de proteínas. A diferencia del DNA o del RNA de los virus, el material genético de los viroides no se traduce en enzimas que participen en su propia replicación, ya que no poseen secuencias de DNA que potencialmente codifiquen proteínas. La localización de los viroides en el núcleo o en plástidos y su incapacidad para actuar como mRNA ha llevado a la hipótesis de que causan los síntomas interfiriendo la regulación génica de las células hospedadoras infectadas. Esta hipótesis se corresponde con el hecho de que ciertas proteínas vegetales, que se encuentran en células sanas, se presentan en cantidades significativamente mayores en las células infectadas. Ciertas investigaciones sugieren que la interferencia puede ocurrir en la etapa de procesamiento del mRNA, en particular en la eliminación de intrones y el empalme de exones (véase cap. 10, El procesamiento del RNA mensajero). Las evidencias más fuertes indican que los viroides producirían alteraciones mediante un proceso llamado silenciamiento de RNA (véase cap. 11, recuadro 11-4).

El origen de los viroides es discutido. Se ha sugerido que podrían provenir de ancestros virales, de secuencias de DNA que poseían similitudes por los retrovirus, de intrones perdidos o escindidos o de otras fuentes. Es probable que sólo sean el resultado de una simplificación

Recuadro 13-2

Encefalopatías espongiformes

Las enfermedades causadas por priones con frecuencia se llaman *encefalopatías espongiformes* debido a la apariencia vacuolada que presenta el cerebro de los animales afectados. Aunque las proteínas que generan priones se encuentran en todas las células del organismo, se concentran mayoritariamente en el tejido nervioso, el cual se afecta principal o exclusivamente durante el desarrollo de la enfermedad. Éste es el caso de la encefalopatía espongiforme bovina o enfermedad de la vaca loca (BSE) y del *scrapie* en ovejas. Es probable que la mayor parte de las especies de mamíferos puedan desarrollar enfermedades de este tipo. En humanos, se han descrito distintas enfermedades causadas por priones: en algunos casos hereditarias, como la enfermedad de *Creutzfeldt-Jakob*, el insomnio fatal familiar y la enfermedad de Gerstmann-Sträussler-Scheinker. En otros casos, la enfermedad es adquirida, como la variante de la enfermedad de *Creutzfeldt-Jakob* generada por el consumo de carne de animales con BSE y el *kuru*, detectada en tribus de Nueva Guinea, transmitida a causa de rituales caníbales. Esta última enfermedad, con el abandono de la práctica del canibalismo, se considera casi desaparecida.

moderna de parásitos celulares que han perdido todo aquello que pueden obtener de la maquinaria celular.

El descubrimiento de los viroides en las células vegetales llevó a sospechar que también podían ser la causa de la enfermedad llamada *scrapie* (picazón) de las ovejas, enfermedad neurológica infecciosa que es similar por sus síntomas a varias enfermedades humanas devastadoras, entre las que se incluye la enfermedad de Alzheimer. Sin embargo, el agente infeccioso del *scrapie* fue identificado por el científico estadounidense Stanley Prusiner como una partícula de proteína, no asociada con ningún ácido nucleico. Por este descubrimiento, Prusiner fue laureado con el Premio Nobel de Medicina en 1997. Estas partículas fueron denominadas **priones**, un agente infeccioso que consiste en una proteína PrP con una conformación incorrecta o alterada; este agente infeccioso puede transmitirse de un organismo a otro y propagarse en el organismo infectado. La determinación de la secuencia de aminoácidos del prión ha permitido elaborar sondas de DNA para identificar su gen (véase cap. 14). Con estas sondas se encontró que el gen que codifica la proteína PrP se encuentra en los cromosomas de los animales infectados y de los sanos. Además, el mRNA transcrito del gen se ha identificado en las células de ambos tipos de animales. Este gen, que se ha aislado, está presente en todos los mamíferos estudiados hasta el presente. También se han identificado priones en algunos hongos (recuadro 13-2, *Encefalopatías espongiformes*).

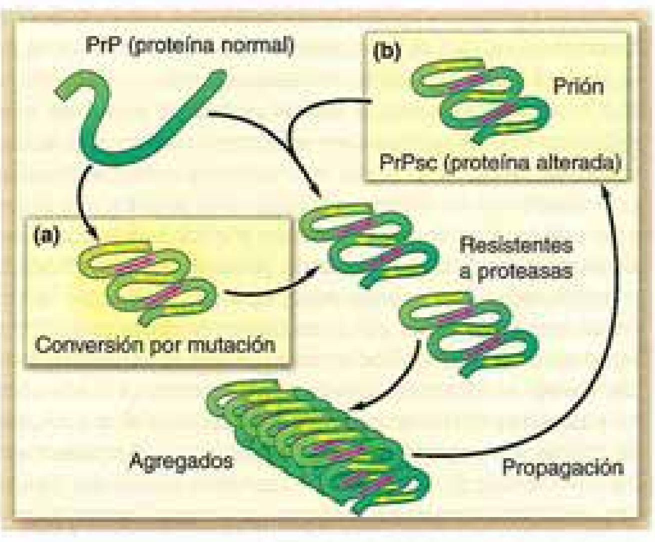


Fig. 13-16. DOS MECANISMOS POSIBLES DE GENERACIÓN DE PRIONES. *Generación de priones a partir de **(a)** mutaciones y **(b)** mediante una alteración del plegamiento de una proteína normal inducido por la presencia de un prión o proteína mal plegada.*

La función normal del gen y de su producto, la proteína PrP, aún se desconoce. Estudios recientes sugieren que estaría implicada en proteger al cerebro de problemas degenerativos asociados con el envejecimiento. La presencia de la proteína PrP y su gen en individuos no afectados en un primer momento resultó sorprendente, ya que no se entendía el mecanismo por el cual una proteína normal podía causar enfermedad. Sin embargo, en los cerebros de animales infectados se encontró una versión alterada de la proteína PrP, que se llamó PrPsc (por *scrapie*). La determinación tridimensional de las estructuras de las formas normales y alteradas se realizó por medio de difracción de rayos X. Este método permitió observar el plegamiento anormal de esta proteína, fenómeno que genera al prión.

En esta forma, la proteína es resistente a enzimas que degradan proteínas –proteasas– y se acumula en vesículas citoplasmáticas en individuos enfermos. La hipótesis propuesta para explicar la transmisión de la enfermedad es que la proteína PrPsc induce un cambio de conformación de la PrP normal, que adopta la conformación anormal. La proteína anormal se acumula y dispara entonces una reacción en cadena, donde las moléculas que han cambiado de conformación inducen el cambio conformacional de nuevas moléculas normales. La proteína anormal se acumularía en los lisosomas (véase cap. 2, La digestión intracelular: los lisosomas), que eventualmente explotarían dañando la célula que los contiene y liberando a su vez los priones que podrían atacar a células vecinas. Esta hipótesis fue confirmada por el desarrollo de ratones transgénicos que no portan el gen de la proteína PrP: la inyección de pequeñas cantidades de la versión anómala de esta proteína en estos ratones no causa enfermedad, ya que no hay proteína normal que pueda ser modificada (fig. 13-16).

En las enfermedades hereditarias se ha encontrado que la conformación anormal de la proteína está favorecida por mutaciones en el gen que la codifica. La mutación no genera directamente una proteína mal plegada, pero predispone a que ésta adopte un plegamiento inco-

Galería de imágenes

rrecto. Aún se desconoce el mecanismo por el cual la proteína adopta este plegamiento.

Virus emergentes

Hacia finales del siglo XX se pensaba con optimismo que las enfermedades infecciosas se estaban controlando por medio del mejoramiento de las condiciones de higiene, de las campañas de vacunación y de los antibióticos. El ejemplo más claro de esto fue la erradicación de la viruela, enfermedad viral que había sido devastadora (véase cap. 40, ensayo 40-1). En ese contexto, la aparición de nuevas enfermedades infecciosas, en particular de origen viral, fue un fenómeno que sorprendió y al que hubo que dar respuesta desde varios sectores. La aparición del SIDA, en 1979, y su rápida expansión a nivel mundial, incluso en países desarrollados, llevó de nuevo a volcar los esfuerzos en la investigación y el desarrollo de nuevas vacunas, drogas antivirales y campañas de prevención (véanse caps. 40 y 41). Los progresos técnicos, principalmente desde la biología molecular para el estudio de agentes infecciosos, permitieron identificar nuevos virus antes desconocidos, como los virus de las hepatitis C, E y F, el hantavirus en 1993, el herpesvirus del sarcoma de Kaposi en 1995 y también reconocer el origen viral de algunos cánceres. Más recientemente, en 1997, se detectó el primer caso en humanos de virus de la influenza A H5N1, hasta ese momento sólo conocido como agente infeccioso de aves. A principios de este siglo se observó la amplia difusión del coronavirus SARS, que produce trastornos respiratorios serios, cuyo daño logró reducirse gracias a una intensa campaña de control. La emergencia de muchas enfermedades infecciosas nuevas muy probablemente está relacionada con cambios en la población humana y sus comportamientos y con modificaciones del medio ambiente. En algunos casos, estos cambios pusieron en contacto a los seres humanos con poblaciones salvajes de animales que son reservorios de virus que hasta ese momento eran poco accesibles. Estas transmisiones accidentales de virus desde reservorios salvajes al hombre pueden ocasionar infecciones muy graves en individuos que nunca antes habían tenido contacto con estos agentes infecciosos y, por lo tanto, sus sistemas inmunitarios nunca habían sido expuestos a estos patógenos. Igualmente, los cambios mencionados pueden influir en la reaparición de enfermedades infecciosas supuestamente superadas y en la incorporación de nuevas resistencias en los microorganismos ya conocidos.

En este capítulo hemos visto que el material genético puede intercambiarse y modificarse naturalmente por medio de diversos mecanismos alternativos a los patrones de transmisión de la herencia clásicamente considerados. Estos fenómenos ponen de manifiesto la complejidad de los caminos evolutivos que involucran al material hereditario, y destacan la pluralidad de mecanismos interactuantes, que incluyen tanto a aquellos que se han desentrañado como al vasto campo de potenciales procesos aún no identificados. La comprensión de estos procesos naturales involucra grandes desafíos en el campo de la biología evolutiva y de la salud humana. Al mismo tiempo, muchos de estos conocimientos se han convertido en la actualidad en la base para el desarrollo de poderosas herramientas de la biología molecular.

Estas dos cuestiones están íntimamente relacionadas y abren diversos caminos de estudio y de debate: por un lado, conducen a profundizar en el conocimiento de los mecanismos que dieron origen a estos fenómenos y, por otro, a analizar y reflexionar sobre las perspectivas y problemáticas que genera la aplicación de las técnicas de la biología molecular, tema que veremos en el próximo capítulo.

En síntesis

La transferencia de genes

1. El material genético se puede transferir de manera horizontal de un cromosoma, un organismo o una especie a otros. Esto ocurre a través de distintos mecanismos: conjugación, transformación, infección viral, transducción y transposición.

Los plásmidos y la conjugación

2. Los plásmidos son pequeñas moléculas de DNA presentes en las bacterias en número variable (de 1 a 50). Son circulares y se autorreplican. En *E. coli* hay plásmidos F (factores sexuales) y plásmidos R (de resistencia a las drogas).
3. Las bacterias portadoras de plásmidos F (masculinas o F^+) pueden transferir una copia de ese material genético a otras que no los poseen (femeninas o F^-) a través de puentes citoplasmáticos. Esta transferencia de DNA directa y por contacto se llama conjugación. Los plásmidos F pueden insertarse en el cromosoma bacteriano y conferirle a la bacteria la propiedad de transferir una copia parcial o completa de su cromosoma.
4. Los plásmidos R se transfieren en forma similar a los F. Suelen llevar genes que confieren resistencia a distintos antibióticos. Estos genes, a su vez, pueden ser transferidos a otro plásmido, al cromosoma bacteriano, a un bacteriófago o a una bacteria de otra especie.

Adquisición de fragmentos del medio: la transformación

5. La transformación es la adquisición de DNA libre presente en el medio. Algunas bacterias la realizan en forma natural. *E. coli* sólo lo hace en condiciones de laboratorio, cuando se modifica en forma artificial la permeabilidad de su membrana celular. Esto se logra aplicando una corriente de alto voltaje o aumentando la concentración de cationes bivalentes en el medio.

Los virus: parásitos intracelulares

6. Los virus están formados por un ácido nucleico rodeado por una cubierta proteica (cápside) y a veces por una envoltura lipoproteica. El ácido nucleico puede ser DNA o RNA, de cadena simple o

En síntesis (Cont.)

doble. Son parásitos celulares obligados, pero no se consideran seres vivos. Aparentemente, todas las células procariontes y eucariontes pueden ser infectadas por algún virus.

7. La especificidad infecciosa de un virus está determinada por las proteínas de su cápside o de su envoltura. Existen distintas estrategias de infección: algunos virus entran intactos en las células que infectan, otros sólo inyectan en ellas su ácido nucleico.
8. Una vez dentro de una célula, el ácido nucleico viral dirige la producción de nuevos virus, para lo cual usa materias primas y la maquinaria metabólica de su hospedador. Luego se arman los viriones, que lisan la membrana celular y abandonan la célula.
9. En los virus con genoma de DNA, el DNA viral se replica y también se transcribe a RNA mensajero (mRNA). Entre los virus con genoma de RNA hay algunos en los que el RNA viral se replica y actúa directamente como mRNA. En otros casos, el RNA es usado como molde para sintetizar mRNA utilizando una enzima que ellos mismos llevan. Un tercer grupo posee un gen que codifica una transcriptasa inversa. Esta enzima sintetiza DNA usando RNA como molde.
10. Los bacteriófagos atenuados son virus que se insertan en el cromosoma bacteriano en forma de profagos y permanecen latentes durante muchas generaciones. En determinado momento, y por causas que aún no se conocen con exactitud, se separan del cromosoma y desencadenan un ciclo lítico. Ciertos virus pueden establecer una relación a largo plazo con la célula hospedadora al entrar en un ciclo lisogénico y permanecer latentes durante muchas generaciones celulares antes de iniciar un ciclo de multiplicación e infección.
11. Los bacteriófagos pueden transferir el DNA de una célula hospedadora a otra por medio de la transducción. Al hacer esto, pierden la capacidad de completar un ciclo lítico. La transducción es generalizada cuando se transfieren fracciones al azar del DNA del hospedador, y es especializada si se transfieren fragmentos específicos.
12. Los virus y los retrovirus que ingresan en una célula eucarionte pueden iniciar un ciclo lítico o integrarse en el DNA cromosómico y permanecer allí como provirus.

Genes móviles: los transposones

13. Los transposones son fragmentos de DNA que pueden pasar de un cromosoma a otro sin una etapa de existencia independiente. En algunos casos se escinden del cromosoma y se insertan en otro lugar; otras veces, el fragmento original permanece en su sitio y una copia se inserta en otro lugar. Cuando se insertan en genes o regiones reguladoras, producen mutaciones que afectan la expresión génica.
14. Los transposones simples tienen menos de 1.500 pares de bases y sólo llevan los genes esenciales para la transposición. Los transposones compuestos son mucho más grandes y llevan otros genes, por ejemplo de resistencia a drogas.
15. Los retrotransposones no virales de las células eucariontes se copian primero en RNA y, a través de una transcriptasa inversa, producen DNA que se inserta en un cromosoma. Este proceso puede producir seudogenes carentes de intrones.
16. La transposición se considera un proceso fundamental en la evolución de los genomas eucariontes, pues es una fuente importante de variabilidad.

Las estrategias de recombinación

17. La recombinación genética permite la inserción cromosómica del DNA que ingresa en una célula. Existen varios tipos de recombinación: homóloga, específica de sitio y por inserción de transposones.

Genes, virus y cáncer

18. Ciertos virus inyectan oncogenes, llamados así porque producen tumores mediante el estímulo de la división celular.
19. Los virus pueden provocar el desarrollo de cánceres de tres maneras:
    - al modificar la función normal de los genes donde se insertan o de genes vecinos.
    - al producir proteínas que afectan la regulación de oncogenes y genes supresores de tumores.
    - al actuar como vectores que trasladan oncogenes de una célula a otra o de un organismo a otro.

Los virus: unidades de información genética

20. Se conocen más de 30.000 virus que infectan a células procariontes o eucariontes. Los más grandes pueden tener información para la síntesis de hasta doscientas proteínas; los más pequeños, sólo para cuatro o cinco.
21. Se han propuesto diversas teorías que explicarían el origen de los virus. La teoría regresiva considera a los virus como formas degeneradas de parásitos intracelulares. Otra teoría postula que derivan de componentes celulares que escaparon del control celular y evolucionaron en forma independiente. Según una tercera teoría, los virus podrían haber coevolucionado con las células primitivas a partir del RNA del mundo prebiótico.
22. Los viroides son moléculas de DNA desnudo que se encuentran principalmente en las plantas. Se cree que podrían producir alteraciones celulares mediante un proceso llamado silenciamiento del RNA.
23. Los priones son formas anormalmente plegadas de la proteína Prp. La función normal del gen y de su producto, la proteína PrP, aún se desconoce. Algunos estudios sugieren que la proteína protegería al cerebro de los procesos neurodegenerativos. Un prión puede convertir a una proteína Prp normal en otro prión.
24. Las modificaciones del ambiente y los cambios en la población humana y sus comportamientos pueden provocar la aparición de nuevas enfermedades infecciosas de origen viral.

Cuestionario

1. ¿Cuál de estas afirmaciones es correcta?
   a. Las drogas antimicrobianas producen en las bacterias mutaciones que las hacen resistentes a la acción de estas sustancias.
   b. En una población de bacterias existen mutantes que sobreviven en forma preferencial a la presencia de drogas antimicrobianas.

2. Con fines experimentales, para estudiar la expresión de cierto gen bacteriano, se construye un plásmido que será introducido en *E. coli* mediante transformación. Además del gen completo en cuestión, ¿qué otras características genéticas deberán incluirse en el plásmido para:
   a. asegurar su persistencia a través de las generaciones de *E. coli*?
   b. que siempre se inserte en el cromosoma bacteriano?
   c. identificar las bacterias que se transformaron exitosamente?

3. Los elementos transponibles tienden a permanecer "adormecidos" durante largos períodos, al cabo de los cuales "despiertan" repentinamente en algunos individuos de una población. Entonces tiene lugar una intensa actividad de transposición. En el libro *Biología molecular de la célula*, de Bruce Alberts y colaboradores, se dice de estos despertares que "causan cataclismos en los genomas y aumentan la diversidad biológica". Justifique esta afirmación.

4. Elabore una definición de "ser vivo" que incluya a los virus.

5. A mediados del siglo pasado, John von Neumann planteó la posibilidad de que un programa informático se reprodujera. Al poco tiempo, la idea se convirtió en realidad, cuando expertos de los laboratorios Bell desarrollaron un juego en el que los participantes creaban pequeños programas cuyo objetivo era borrar el sistema del oponente y propagarse a través de él. En 1983, Fred Cohen empleó por primera vez el término "virus" para referirse a un programa informático que se reproduce a sí mismo. En la actualidad, los virus informáticos son un problema cotidiano que les resulta familiar a todos los que usan el correo electrónico. ¿Constituyen estos virus una analogía correcta de los parásitos celulares estudiados en este capítulo?



La manipulación de la información genética

Un sabio oriental pedía siempre en sus oraciones que la divinidad lo liberara de vivir una época interesante. Como nosotros no somos sabios, la divinidad no nos liberó de ello y vivimos una época interesante. En todo caso nuestra época no admite que podamos desinteresarnos de ella.

Albert Camus

En las últimas décadas, la capacidad de manipular el genoma de organismos tanto procariontes como eucariontes alcanzó niveles antes inimaginables. La ingeniería genética, que permite manipular la información genética de un organismo y, en consecuencia, los productos de su expresión génica, ha extendido su influencia fuera del ámbito de los laboratorios de investigación, de tal manera que hoy influye sobre nuestra vida en forma cotidiana. La nuestra es, sin duda, una época interesante y, por esa razón, es importante estar atentos a los descubrimientos que se producen. El desarrollo de la biotecnología moderna, impulsado por un fuerte incentivo económico, hacen que la ingeniería genética sea presentada como una clave para resolver algunos de los problemas que requieren urgente solución: enfermedades como el cáncer y el SIDA, el incremento de la población junto con la disminución de los espacios destinados a la agricultura o el aumento de los desechos tóxicos por parte de las industrias, entre muchos otros. La ingeniería genética aporta nuevas herramientas para enfrentar algunos aspectos vinculados con estos problemas pero, a su vez, introduce problemas nuevos, tanto técnicos como éticos, que deben ser considerados por el conjunto de la sociedad.

www
Historia de la biología
Biología molecular

La tecnología del DNA recombinante

Al develar los métodos mediante los cuales las células procesan, añaden, eliminan y transfieren información genética, los biólogos moleculares abrieron el camino para el desarrollo de sus propias manipulaciones genéticas. Desde comienzos de la década de 1970, se han desarrollado técnicas de ingeniería genética que permitieron analizar y manipular el DNA (fig. 14-1). Este conjunto de técnicas, conocida como *tecnología del DNA recombinante*, permitió investigar algunos aspectos de la estructura y la función de los genes, en especial de los genes eucariontes, que eran inaccesibles por otros métodos. Posibilitó también, de manera repentina y contundente, una nueva comprensión de la genéti-

Galería de imágenes

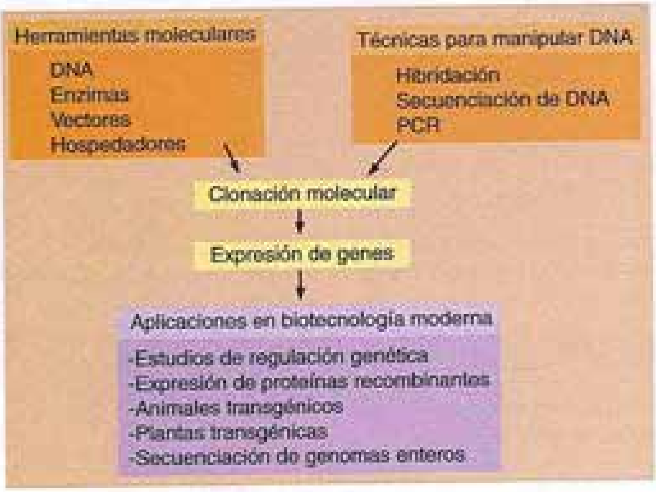


Fig. 14-1. LA TECNOLOGÍA DEL DNA RECOMBINANTE. *Las herramientas moleculares y las numerosas técnicas para manipular el DNA permiten cortar y pegar fragmentos de material genético, insertarlos en vectores que los transportan a los hospedadores deseados y posteriormente localizar, secuenciar y modificar esos fragmentos de ácidos nucleicos. El uso combinado de las herramientas permite obtener clones moleculares –poblaciones de células con construcciones genéticas homogéneas–, que posibilitan el estudio de los genes en distintos sistemas y la expresión de proteínas recombinantes específicas.*

ca humana, ya que esta tecnología, todavía joven, permite el diagnóstico, en muchos casos preciso, de varias enfermedades hereditarias. También es probable que en el futuro pueda contribuir a su tratamiento (véase cap. 16).

Las herramientas del oficio

Una batería de enzimas

Todos los organismos tienen enzimas que copian, corrigen, cortan, degradan, pegan y modifican las moléculas de DNA de las maneras más diversas. Estas enzimas le permiten a cada célula realizar funciones esenciales, como replicar, reparar y expresar la información genética (véase cuadro 14-1). Los biólogos moleculares se valen de las mismas herramientas que la célula para manipular el material genético; esto incluye aislar, copiar y transferir información genética de un organismo a otro. En cuanto descubrieron las enzimas que participan en estos procesos, los investigadores las aislaron y las caracterizaron para utilizarlas en el laboratorio. En la actualidad, los biólogos moleculares cuentan con una batería de enzimas (polimerasas, enzimas de restricción, etc.) que les permiten manipular los ácidos nucleicos con gran versatilidad.

Las enzimas de restricción

Existe un grupo de enzimas, las nucleasas, que están especializadas en hidrolizar –cortar– las uniones fosfodiéster que mantienen unidos a los nucleótidos en los ácidos nucleicos. De modo genérico se denominan *DNasas* y *RNasas*, según corten uniones entre nucleótidos de las moléculas de DNA o RNA, respectivamente. Las DNasas se clasifican en *exonucleasas* si actúan desde un extremo del DNA (tanto el 3' como el 5') y *endonucleasas* si lo hacen en regiones internas de la molécula. Un tipo particular de endonucleasas son las **enzimas de restricción** que, por su propiedad de reconocer *secuencias específicas* de corte, tuvieron especial aplicación en ingeniería genética (recuadro 14-1, *Enzimas de restricción*).

Estudios sobre bacteriófagos mostraron que los virus que infectan a una cepa de *Escherichia coli* en general son incapaces de infectar a otra cepa. Se descubrió que esta "restricción" de la infección viral se debe a enzimas que cortan DNA extraño antes de que se replique o se transcriba. Este fenómeno no se circunscribe a *E. coli*, sino que ocurre en una amplia variedad de bacterias. Así, las enzimas de restricción protegen a las bacterias del DNA extraño, ya sea que éste se introduzca por infección de un fago, por conjugación o por transformación (véase cap. 13).

La característica esencial de las enzimas de restricción es que escinden el DNA sólo en secuencias de nucleótidos específicas, por lo general de entre cuatro y ocho pares de bases. Estas secuencias reciben el nombre de *secuencias de reconocimiento*.

Las bacterias protegen su DNA y, paradójicamente, el de los fagos que las infectan, de sus propias enzimas de restricción al añadir un grupo metilo (CH_3) a ciertos nucleótidos de las secuencias de reconocimiento. Esta *metilación*, mediada por enzimas metilasas específicas, ocurre durante la replicación del DNA.

Otro aspecto importante de las enzimas de restricción es que no todas producen cortes rectos en ambas cadenas de la molécula de DNA (fig. 14-2). Algunas, como la enzima EcoRI, inducen cortes que están desfasados unos nucleótidos con respecto a los de la cade-

Recuadro 14-1

Enzimas de restricción

Las enzimas de restricción se descubrieron a partir de los trabajos del suizo Werner Arber quien, en la década de 1960, estudiaba la especificidad de la infección de bacterias por parte de un fago llamado lambda. En 1970, el estadounidense Hamilton O. Smith purificó las primeras enzimas de restricción y apenas un año más tarde, el estadounidense Daniel Nathans utilizó una enzima de restricción para cortar y analizar el DNA del virus SV40. Arber, Smith y D. Nathans compartieron el Premio Nobel en 1978 por el descubrimiento de las enzimas de restricción y el desarrollo de sus aplicaciones.

Cuadro 14-1. *Enzimas frecuentemente utilizadas en ingeniería genética*

Enzima		Función
Desoxirribonucleasas	Exonucleasas	Catalizan la hidrólisis de nucleótidos desde uno de los extremos (5' o 3') hacia el centro de la molécula. Distintas exonucleasas degradan DNA de simple cadena, de doble cadena, o de ambas
	Endonucleasas (enzimas de restricción) otras de ambas	Catalizan la escisión de uniones fosfodiéster que unen a los nucleótidos de DNA. Algunas endonucleasas degradan DNA de cadena simple, otras de doble cadena,
Ribonucleasas		Degradan moléculas de RNA
Polimerasas	DNA polimerasas	Cataliza la adición de desoxirribonucleótidos, por lo general en dirección 5' a 3'. Utiliza como molde una cadena de DNA
	Transcriptasa inversa	Cataliza la adición de desoxirribonucleótidos en dirección 5' a 3'. Utiliza como molde una cadena de RNA
	RNA polimerasa	Cataliza la adición de ribonucleótidos en dirección 5' a 3'
	Poli-A polimerasa	Cataliza la adición de adeninas al extremo 3' de una molécula de RNA
	Terminal transferasa	Cataliza la adición de nucleótidos a los extremos 3' de DNA de simple o doble cadena
DNA ligasas		Catalizan la formación de uniones fosfodiéster en moléculas de DNA de doble cadena
Polinucleótido cinasas		Catalizan la adición de un grupo fosfato de un ATP al extremo 5' de DNA o RNA
Fosfatasas alcalinas		Catalizan la eliminación de un grupo fosfato del extremo 5' de DNA o RNA
Metilasas		Catalizan el agregado de grupos metilo a moléculas de DNA de doble cadena

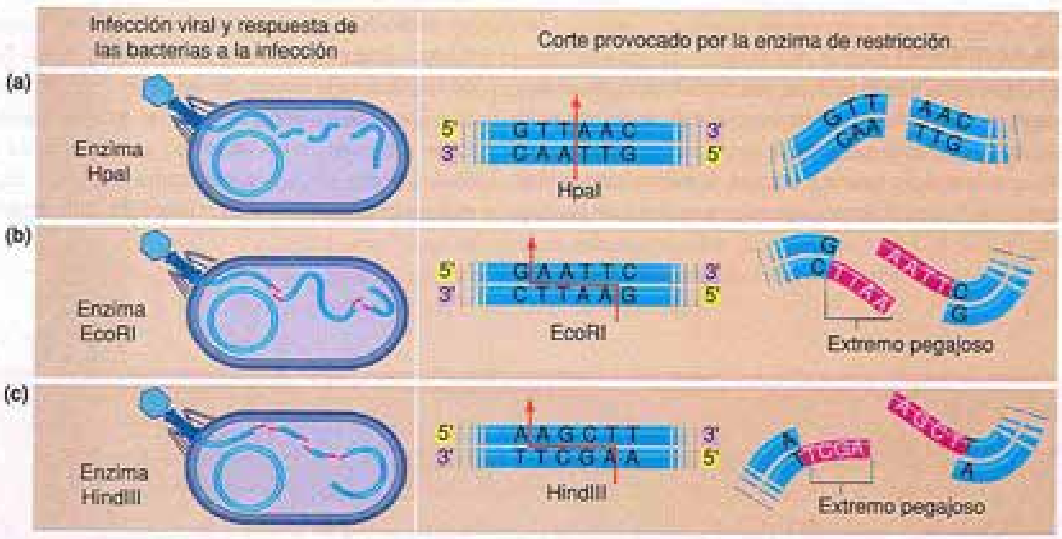


Fig. 14-2. SECUENCIAS DE RECONOCIMIENTO DE TRES ENZIMAS DE RESTRICCIÓN. *Las enzimas de restricción **(a)** HpaI, **(b)** EcoRI y **(c)** HindIII. Las secuencias de reconocimiento con frecuencia tienen seis pares de bases de longitud y cuando se leen en la misma dirección (por ejemplo de 5' a 3'), las dos cadenas complementarias de la secuencia son idénticas; estas secuencias se denominan secuencias palindrómicas. Algunas enzimas, como EcoRI y HindIII, escinden el DNA, dando como resultado extremos "pegajosos". Las enzimas de restricción por lo general se obtienen de bacterias y se nombran a partir del nombre científico de la especie de las que se extraen: HpaI por Haemophilus parainfluenzae, EcoRI por E. coli y HindIII por Haemophilus influenzae.*

na complementaria y dejan extremos llamados cohesivos o "pegajosos" porque pueden volver a aparearse entre sí cuando se forman espontáneamente puentes de hidrógeno entre bases complementarias.

En la actualidad se dispone de una gran variedad de enzimas de restricción que actúan sobre un amplio número de secuencias de reconocimiento diferentes. Esto permite fragmentar una molécula de DNA y, a partir de los segmentos resultantes, aislar una secuencia de nucleótidos de interés. También es posible caracterizar esa molécula de DNA por el tamaño de los fragmentos obtenidos (cada molécula de DNA, al tener distinta secuencia de nucleótidos, tiene sitios de corte característicos y, por lo tanto, al ser tratada con distintas enzimas de restricción, produce un juego de fragmentos de diferente tamaño).

Enzimas que agregan nucleótidos: las polimerasas

Estas enzimas catalizan la polimerización de nucleótidos usando un fragmento de DNA como molde. Las polimerasas son las herramientas que permiten sintetizar *in vitro* nuevas moléculas de DNA y de RNA, rellenar secuencias faltantes en el DNA de doble cadena o agregar nucleótidos en el extremo de ácidos nucleicos. Existen varios tipos de polimerasas; las que se usan con más frecuencia con fines biotecnológicos son las DNA polimerasas de *E. coli*, las del fago T7 y la de la bacteria *Thermus aquaticus* que se utiliza en la técnica de PCR (véase cap. 9, fig. 9-15). Todas ellas sintetizan cadenas de DNA en dirección 5' a 3' a partir de una región de DNA del molde. Con estas enzimas también se pueden obtener moléculas de DNA marcadas radiactivamente. Sólo hace falta incubarlas en un medio con un molde de DNA y nucleótidos radiactivos.

La transcriptasa inversa

Otro método para obtener fragmentos específicos de DNA se basa en la utilización de retrovirus, que tienen RNA como material genético (véase cap. 13, Los virus de eucariontes: provirus y retrovirus). En estos virus, el RNA genómico actúa primero como molde para la síntesis de una cadena complementaria de DNA. Esta síntesis es catalizada por la transcriptasa inversa, una DNA polimerasa viral que depende del RNA. La transcriptasa inversa luego sintetiza una segunda cadena, complementaria a la primera cadena de DNA sintetizada, que representa la secuencia del RNA molde original.

El resultado es una molécula de DNA de cadena doble que se inserta en el genoma de la célula hospedadora. A partir de este DNA integrado se transcriben, subsiguientemente, tanto el nuevo RNA genómico viral como el mRNA que participa en la síntesis de proteínas virales.

La transcriptasa inversa de los retrovirus es una herramienta valiosa para la tecnología del DNA recombinante, ya que permite sintetizar DNA de cadena doble usando como molde cualquier molécula de RNA obtenida de una célula.

Como vimos, en eucariontes, cada molécula de mRNA transporta la información contenida en un único gen. Las moléculas de DNA sintetizadas por la transcriptasa inversa a partir de una molécula de RNA se conocen como **DNA complementario** o **cDNA**. Es interesante señalar que, como la transcriptasa inversa usa como molde al mRNA ya maduro (véase cap. 10, El procesamiento del RNA mensajero), el cDNA resultante carecerá de intrones y, en consecuencia, en eucariontes, nunca será igual al DNA genómico, con la sola excepción de aquellos genes que no poseen intrones.

Una limitación del uso de la transcriptasa inversa para aislar un gen es que los mRNA disponibles en una célula en un momento dado sólo representan los genes que se están expresando en esa célula y en ese momento. Por lo tanto, esa población de moléculas no representa la totalidad del genoma. Sin embargo, si queremos aislar cierto gen y sabemos que éste se expresa de manera preponderante en un tipo de célula, la limitación se transforma en una ventaja porque, en esa célula, una gran proporción de los mRNA transcritos y de los cDNA generados por la transcriptasa inversa corresponderá al gen buscado. Por ejemplo, para aislar el gen de la hemoglobina se utiliza como molde mRNA extraído de los glóbulos rojos inmaduros que sintetizan hemoglobina en forma activa.

Otras enzimas

Existen muchas otras enzimas que intervienen en el metabolismo de los ácidos nucleicos y que son aprovechadas en los laboratorios de ingeniería genética. Las DNA ligasas, como la obtenida de las bacterias infectadas por el fago T_4, ligan fragmentos de DNA y resultan fundamentales para la recombinación genética *in vitro*, ya que permiten unir secuencias de DNA de distinto origen. Se pueden así diseñar y armar estructuras genéticas a partir de fragmentos de DNA que se seleccionan según los requerimientos de la investigación.

Las materias primas

Para modificar moléculas de DNA en el laboratorio es necesario contar con ciertos materiales básicos. El DNA (DNA de origen), los nucleótidos y los oligonucleótidos (de *oligo*, "pocos") constituyen los sustratos utilizados con más frecuencia por las enzimas que intervienen en estos procesos.

Un material clave para la manipulación *in vitro* del material genético son los oligonucleótidos sintéticos. Estos fragmentos de DNA de cadena simple, en general de hasta 50 nucleótidos, se pueden sintetizar químicamente en el laboratorio por unión sucesiva de nucleótidos en el orden deseado por el investigador. Los oligonucleótidos sintéticos permiten, por ejemplo, sintetizar un gen sintético o partes de un gen y también se usan como cebadores para la síntesis o la secuenciación de fragmentos definidos de DNA.

Muchas veces se necesita aumentar la cantidad de DNA con la que se trabaja, ya sea para analizarlo o para estudiar el efecto de su introducción en una célula. Para "amplificar" una secuencia de DNA dada, ésta puede insertarse en un **vector**. Los vectores también son moléculas de DNA cuyas características les permiten que la secuencia de DNA de interés se mantenga y se replique en las células hospedadoras que reciben y procesan la información genética introducida.

Con estas materias primas, las enzimas específicas y la aplicación de las técnicas adecuadas, los biólogos moleculares pueden aislar, analizar y manipular la información genética de manera casi ilimitada (fig. 14-3).

Células que se utilizan como hospedadores

De la multitud de células hospedadoras disponibles para la manipulación genética, sin duda la más utilizada es la bacteria *E. coli*. La elección de un hospedador depende del tipo de análisis o producto que se desee obtener y de la facilidad de manipularlo y mantenerlo en el laboratorio. *E. coli* es particularmente "popular", no sólo porque se ha estudiado en profundidad, sino porque su cultivo es muy sencillo y de ba-



Fig. 14-3. AVISOS PUBLICITARIOS. *Estos avisos publicados en la revista Science muestran la oferta que realizan diversas empresas para proveer a los investigadores de oligonucleótidos "a medida", vectores, anticuerpos, péptidos y nucleótidos marcados.*

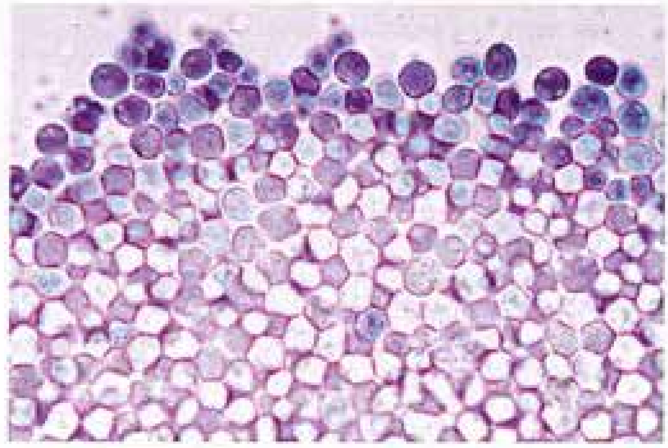


Fig. 14-4. HOSPEDADORES COMÚNMENTE UTILIZADOS PARA LA MANIPULACIÓN GENÉTICA. *Las levaduras son hospedadores de uso amplio para la introducción de fragmentos de DNA debido a que, como en el caso de E. coli, se conoce en detalle su genoma, su fisiología y su metabolismo.*

jo costo. Se han desarrollado cepas de *E. coli* que aceptan secuencias de DNA exógeno, así como los productos de esas secuencias. Muchos otros organismos son utilizados como hospedadores, entre ellos, y por nombrar sólo unos pocos, se encuentran la bacteria *Bacillus subtilis*, la levadura *Saccharomyces cerevisiae* (fig. 14-4) y las células CHO obtenidas de ovario de hámsters chinos.

Vectores para el transporte de secuencias de DNA

Los vectores, también llamados transportadores, permiten introducir el DNA de interés en las células hospedadoras donde se realiza la replicación. Estos vectores deben cumplir con ciertas características:

- Poseer un *origen de replicación* que le permita al DNA replicarse en la célula hospedadora.
- Ser de *tamaño pequeño* para facilitar su aislamiento.
- Contar con *sitios únicos de clonado* que permitan que una enzima de restricción actúe cortando en un solo lugar específico. De esta manera, cuando se inserta un fragmento de DNA, se vuelve a armar el vector, ahora con la nueva secuencia insertada.
- Tener *marcadores de selección* que permitan verificar su presencia en las células donde se haya introducido. Por lo general, el marcador de selección es un gen que codifica una proteína que le confiere a la bacteria resistencia a un antibiótico. Si se colocan las células en un medio que contiene ese antibiótico, sólo las que han incorporado en su DNA los genes de resistencia introducidos sobrevivirán a la acción del antibiótico.

Los vectores utilizados con más frecuencia son los DNA en forma de plásmidos y los virales.

Vectores para procariontes

Los plásmidos como vectores

Poco después del descubrimiento de las enzimas de restricción, en 1973, el bioquímico estadounidense Stanley Cohen en la Universidad de California y Herbert Boyer de la Universidad de Stanford, Estados Unidos, aislaron en *E. coli* una pequeña molécula de DNA extracromosómico (véase cap. 13), a la que designaron pSC101 (nombre que incluye las iniciales de su descubridor). El plásmido pSC101 contiene un origen de replicación para *E. coli*, un marcador de selección (un gen de resistencia al antibiótico tetraciclina) y un sitio único de reconocimiento para la enzima EcoRI. Cuando la enzima realiza el corte, el plásmido se abre y pasa a tener una estructura lineal. A partir de entonces, y mediante diversas manipulaciones genéticas, se obtuvieron plásmidos más versátiles que cuentan con ventajas adicionales. Entre otras:

- Tienen un *tamaño pequeño*, lo cual permite insertar fragmentos de DNA más grandes. Cuanto mayor es el tamaño del plásmido, más difícil resulta su introducción dentro de la bacteria. Por otro lado, plásmidos más pequeños dan por resultado un número mayor de copias que plásmidos más grandes.
- Generan, al replicarse, un *número mayor de copias por célula*, lo cual aporta una cantidad mayor de DNA para analizar el fragmento insertado o una cantidad mayor de péptido codificado por ese gen, en el caso de que ese gen se exprese.
- Tienen *múltiples sitios de clonado*, es decir, secuencias que en un corto tramo poseen múltiples sitios únicos de corte, cada uno para una enzima de restricción diferente. Esto permite insertar distintos fragmentos de DNA.
- Llevan *genes con funciones indicadoras*, es decir, genes que producen un cambio de fenotipo cuando un fragmento de DNA exógeno se inserta en su sitio múltiple de clonado.

De esta manera, una vez introducido el plásmido en un cultivo de células, se identifica, mediante el marcador de selección, a las células que incorporaron ese plásmido. Los genes con funciones indicadoras reportadoras permitirán reconocer aquellas bacterias que, además del plásmido, hayan incorporado el fragmento de DNA exógeno que se quería insertar. La inserción de este fragmento interrumpe un gen que provoca un fenotipo identificable con facilidad, por ejemplo, cambia el color de las colonias de bacterias ante la presencia de un sustrato (fig. 14-5).

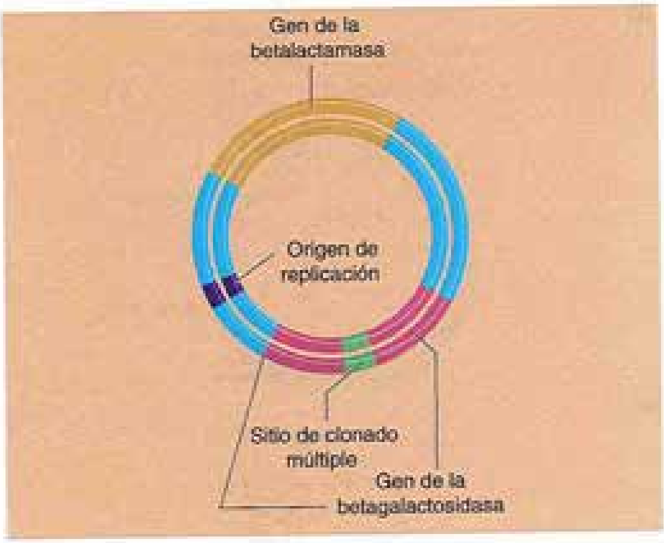


Fig. 14-5. VECTOR DE CLONADO *Este plásmido se utiliza para el clonado de secuencias de DNA en E. coli. En este caso, el marcador de selección es el gen de la betalactamasa, que le confiere a la bacteria resistencia al antibiótico ampicilina. Esto provee un método de selección, ya que en un medio que contenga ampicilina sólo podrán crecer las bacterias que incorporen este plásmido. El origen de replicación permite que la DNA polimerasa de E. coli lleve a cabo la replicación del plásmido; el gen indicador es el de la betagalactosidasa de E. coli que hidroliza el colorante X-Gal y genera un producto que otorga color azul a las colonias. Si se introduce el fragmento de DNA de interés en el sitio de clonado múltiple, el gen de la betagalactosidasa queda interrumpido y las colonias se ven blancas (no hay actividad de betagalactosidasa sobre el X-Gal), diferenciándose del resto de las colonias que no incorporaron el fragmento. El sitio de clonado múltiple tiene unas 60 bases nitrogenadas, mientras que el gen de betagalactosidasa tiene 3.000 bases nitrogenadas.*

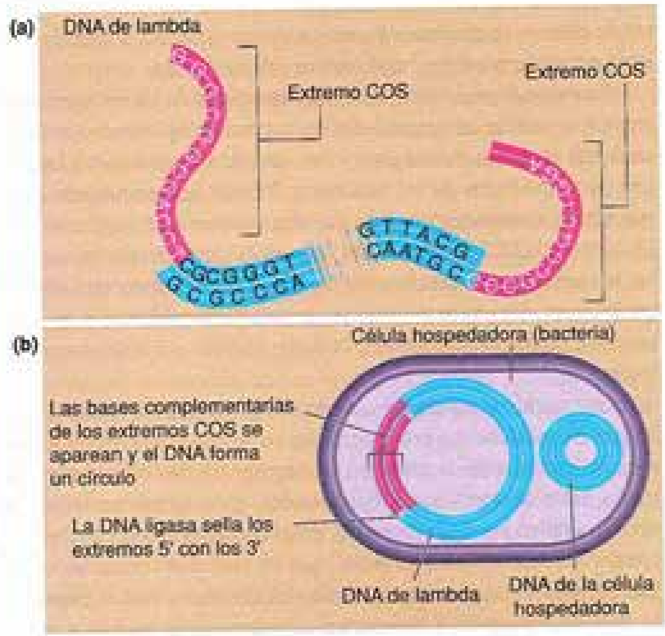


Fig. 14-6. LOS EXTREMOS COS DEL DNA DE LAMBDA. (a) *Un fragmento del DNA del bacteriófago lambda, que muestra las secuencias de nucleótidos de los extremos "pegajosos" de cadena simple (extremos COS).* **(b)** *En la célula hospedadora, cuando las cadenas simples de los extremos del DNA del fago se unen y sus bases complementarias se aparean, se forma un círculo. La enzima DNA ligasa cataliza la reacción de condensación que une el fosfato en cada extremo 5' con la desoxirribosa en cada extremo 3', sellando las rupturas. En la figura no están representadas las proporciones reales.*

Los bacteriófagos lambda y los cósmidos como vectores

Cuanto más grande es un plásmido, más tiempo necesita para replicarse. Por esa razón, aunque los plásmidos toleran la incorporación de secuencias cortas de DNA extraño, a lo largo de las generaciones, tienden a eliminar los segmentos más largos. Los plásmidos son vectores confiables sólo para segmentos de DNA de hasta 10.000 pares de bases de longitud.

Para clonar segmentos de DNA más grandes, de hasta 20.000 pares de bases, se usan genomas de *bacteriófagos lambda* como vectores. El proceso de clonado molecular involucra una serie de pasos (obtener el DNA que se ha de clonar, unirlo a un vector, introducirlo en una célula, aislar las células, seleccionar el clon celular y luego cultivar el clon) para obtener una población de células idénticas que posean muchas copias idénticas del fragmento clonado.

Cuando el DNA de doble cadena de virus como el lambda se empaqueta en su cubierta proteica, tiene forma lineal y sus extremos están libres. Pero cuando ingresa en la célula hospedadora, el DNA forma un círculo debido a que en el extremo 5' de las cadenas complementarias de DNA sobresale una cadena simple de 12 nucleótidos, un extremo pegajoso (fig. 14-6). Esa secuencia cohesiva de nucleótidos se conoce como *región COS*. Cuando el DNA circular del bacteriófago lambda se replica, forma numerosas copias unidas en una única molécula larga. Una enzima luego escinde la molécula en los sitios COS y empaqueta el DNA de cada bacteriófago lambda en las cubiertas proteicas previamente sintetizadas.

El DNA de lambda se puede integrar al cromosoma de *E. coli*, ya que ambos DNA contienen una secuencia idéntica de 15 nucleótidos. Una enzima codificada por un gen viral, la *integrasa lambda*, reconoce ambas secuencias, reúne las dos hélices circulares de DNA e inicia las reacciones de corte y sellado (fig. 14-7). Así, el DNA del bacteriófago se integra al cromosoma bacteriano. Cuando el lambda va a comenzar un ciclo lítico (véase cap. 13, Los virus como vectores), una enzima propia lo libera del cromosoma bacteriano mediante un corte escalonado que deja extremos "pegajosos". Estos extremos rápidamente se reúnen y forman una vez más un DNA circular que luego se empaqueta en el virus en la forma lineal.

Ciertas cepas de lambda tienen sitios de reconocimiento para enzimas de restricción que permiten eliminar la zona central del DNA del fago. Esta región contiene genes que intervienen en la integración del DNA del lambda al cromosoma bacteriano y no son necesarios para infectar a la célula ni para multiplicarse dentro de ella. Por lo tanto, un segmento grande del genoma de lambda puede ser reemplazado por el DNA foráneo que se quiere incorporar. Si el DNA foráneo tiene una longitud similar a la del DNA eliminado –alrededor de 20.000 pa-

res de bases–, se multiplicará junto con el genoma viral a medida que el virus transite sus ciclos habituales de infección lítica.

Para clonar segmentos aun mayores de DNA, los biólogos han empleado otra de las propiedades no habituales de lambda –en este caso, sus extremos cohesivos– y han combinado esta particularidad con las propiedades de los plásmidos. Todo lo que se necesita para que ocurra el empaquetamiento son dos regiones COS separadas por 35.000 a 50.000 pares de bases, que es la distancia que separa estas secuencias en el genoma del fago lambda. Sabiendo esto, los investigadores desarrollaron vectores llamados **cósmidos** que se utilizan para clonar segmentos de DNA de 35.000 a 50.000 pares de bases.

Los cósmidos contienen un origen de replicación de plásmido, un gen de resistencia a antibiótico y las secuencias COS en sus extremos, lo cual permite la inserción de fragmentos de DNA de gran tamaño. Estos vectores son empaquetados convenientemente por la enzima viral en un sistema *in vitro*, en el cual están presentes las cubiertas proteicas de lambda vacías, que les permitirán entrar en la célula bacteriana. Una vez en el interior, los cósmidos, con el fragmento de DNA insertado, a semejanza del cromosoma lambda normal, adoptan una forma circular y comienzan a multiplicarse como si fueran plásmidos.

Vectores para eucariontes

Si bien en la mayoría de los experimentos se usa *E. coli* como hospedador, en ocasiones es necesario utilizar organismos eucariontes tales como levaduras, otros hongos, plantas o mamíferos, ya que estos organismos, o sus células en cultivo, procesan el material genético de una manera diferente de las bacterias (por ejemplo, realizan la maduración del RNA antes de la traducción o glucosilan las proteínas sintetizadas). Pero las células eucariontes requieren otro tipo de vectores que contengan las señales de origen de replicación, regulación, selección y marcadoras que ellas pueden reconocer.

Para trabajar con levaduras pueden utilizarse plásmidos propios de estos organismos. Los plásmidos utilizados habitualmente llevan un marcador genético particular, por ejemplo, un gen que codifica una enzima necesaria para la síntesis de un nutriente esencial. Si se cultivan levaduras incapaces de sintetizar ese nutriente en un medio mínimo en el que el nutriente está ausente, sólo crecerán aquellas levaduras que reciban el vector.

Existen plásmidos que permiten aprovechar las ventajas de ambos tipos de organismos, procariontes y eucariontes. Se trata de los plásmidos *shuttle*. Estos vectores tienen secuencias de origen de replicación y marcadoras tanto para bacterias como para levaduras, por lo que permiten realizar el clonado y la selección de la secuencia en bacterias y luego transferirlas a levaduras para obtener el producto final deseado (👁 fig. 14-8).

Cuando se trabaja en plantas, los vectores más utilizados para introducir secuencias de DNA son los provenientes del virus del mosaico de tabaco o del plásmido Ti de *Agrobacterium tumefaciens* (véase este cap. Las plantas transgénicas). Finalmente, para trabajar con células de mamíferos se utilizan como vectores DNA viral o plásmidos con secuencias derivadas de DNA viral. DNA virales como los de SV40, retrovirus, adenovirus y papilomavirus son los escogidos más a menudo.

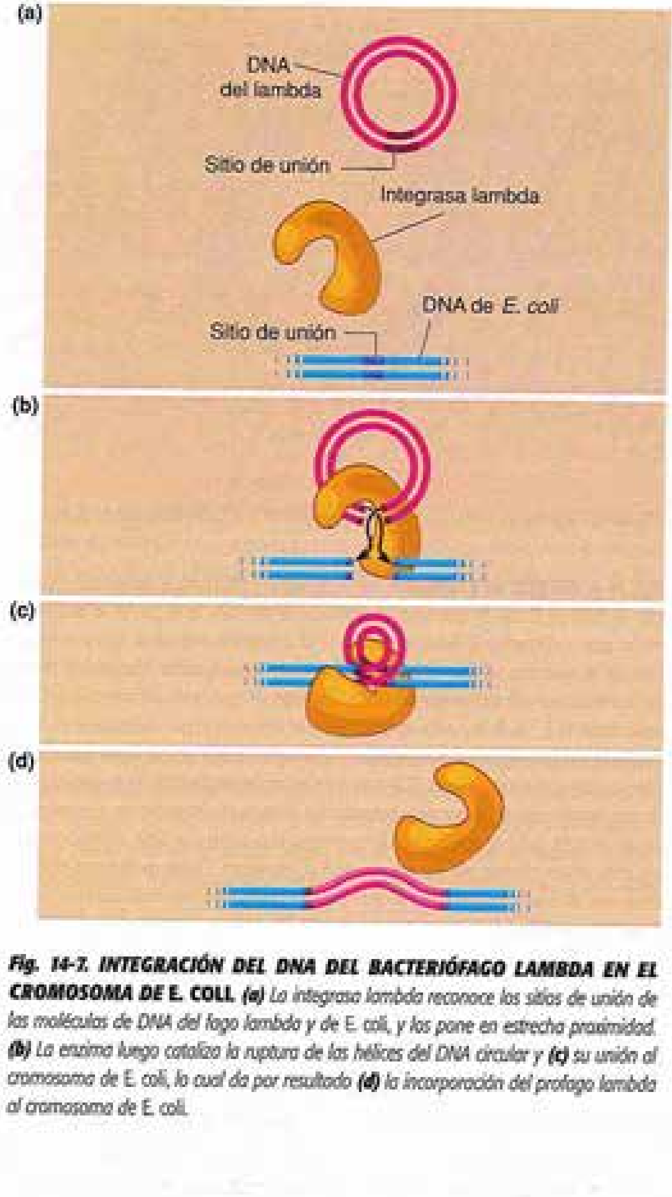


Fig. 14-7. INTEGRACIÓN DEL DNA DEL BACTERIÓFAGO LAMBDA EN EL CROMOSOMA DE E. COLI. ***(a)*** *La integrasa lambda reconoce los sitios de unión de las moléculas de DNA del fago lambda y de* E. coli*, y los pone en estrecha proximidad.* ***(b)*** *La enzima luego cataliza la ruptura de las hélices del DNA circular y* ***(c)*** *su unión al cromosoma de* E. coli*, lo cual da por resultado* ***(d)*** *la incorporación del profago lambda al cromosoma de* E. coli.

Cromosomas artificiales

Los cromosomas artificiales permiten la inserción de fragmentos mayores de 100 kilobases. Estos vectores son de particular utilidad en los procedimientos de mapeo de cromosomas debido a que el uso de fragmentos grandes de DNA como sondas permite obtener buenas señales por fluorescencia (véase técnica FISH, fig. 14-12). Al mismo tiempo, esta técnica es útil cuando se desea secuenciar genomas completos, pues se facilita el empalme de fragmentos con secuencias superpuestas (véase fig. 14-13 más adelante). Los cromosomas artificiales de levaduras, YAC (del inglés, *yeast artificial chromosomes*), permiten clonar en estos organismos fragmentos mayores de 1.000 kilobases. En su estructura poseen un centrómero, un telómero y una secuencia que permite su replicación, además de un sitio de clonado múltiple y marcadores de selección metabólica. Estos cromosomas se replican junto con el resto de los cromosomas de la levadura cada vez que ésta entra en mitosis.

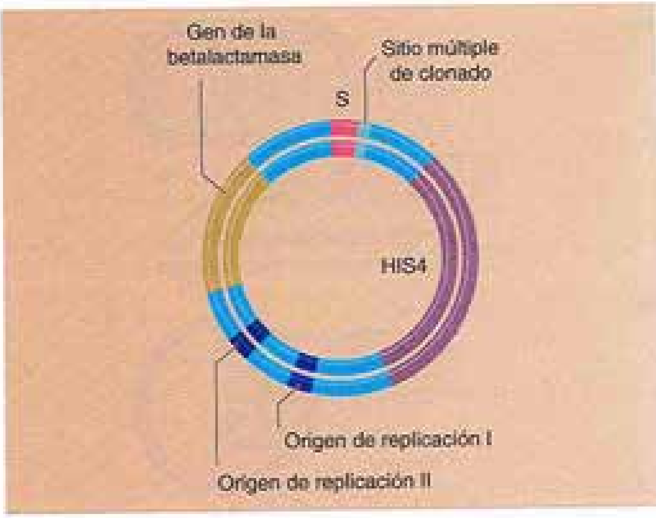


Fig. 14-8. ESTRUCTURA DE UN VECTOR SHUTTLE. *Los vectores shuttle poseen, por una parte, un origen de replicación (ORI I) para E. coli y llevan el gen de la betalactamasa que funciona como una señal de selección. Estos componentes permiten clonar una secuencia de DNA en bacterias. Por otra parte, poseen un segundo origen de replicación (ORI II) que funciona en levaduras, una señal de secreción (S) que dirige al péptido expresado hacia la membrana celular para su secreción, un sitio múltiple de clonado que permite el corte con una enzima de restricción durante el armado del plásmido y un marcador (HIS4), que permite la síntesis del aminoácido histidina. Si se trabaja con levaduras incapaces de sintetizar este aminoácido y se hacen crecer en un medio que carece de él, este último componente permite seleccionar a las levaduras que incorporaron el plásmido shuttle, ya que sólo las levaduras que hayan incorporado el plásmido podrán crecer. Todas estas señales permiten expresar la secuencia clonada en levaduras. La expresión de una proteína puede regularse mediante un promotor inducible por alcohol como el AOX1, que permite controlar en el laboratorio la transcripción del gen por agregado de metanol. Estos dos conjuntos de señales permiten trabajar primero en bacterias de fácil manipulación, como E. coli, y transferir luego el vector a levaduras que expresarán la proteína de interés y la secretarán al medio de cultivo.*

Por otra parte, los PAC (*P1-derived artificial chromosomes*) son cromosomas artificiales derivados de un bacteriófago de *E. coli* (el bacteriófago P1). Estos cromosomas permiten la incorporación de secuencias de DNA de alrededor de 200 kilobases y se replican en forma independiente en este tipo de bacterias, comportándose como plásmidos de copia única. Se han elaborado otros cromosomas artificiales, como por ejemplo los BAC (*bacterial artificial chromosomes*), que actúan como el factor F de *E. coli*, transfiriéndose desde una bacteria F⁺ a una bacteria F⁻ mediante el proceso de conjugación (véase cap. 13, Los plásmidos y la conjugación). Estos cromosomas, que se han utilizado para el secuenciamiento del genoma humano, permiten transportar secuencias de unas 300 kilobases.

Las técnicas para manipular el DNA

La hibridación: localización de fragmentos específicos de DNA

Antes de que un fragmento determinado de DNA o de mRNA se pueda escindir, clonar, secuenciar o manipular de cualquier otro modo, previamente debe localizarse. Los cromosomas, incluso los de las células eucariontes más simples, contienen una cantidad enorme de DNA, por lo que localizar un fragmento específico es como tratar de encontrar la proverbial aguja en el pajar. Sin embargo, hay una técnica por la que se pueden localizar fragmentos con relativa facilidad: la **hibridación** de ácidos nucleicos.

Esta técnica aprovecha las propiedades de apareamiento de las bases del DNA y del RNA (véase cap. 10, ensayo10-1). Si el DNA se somete a una temperatura alta o a un pH muy alto, los puentes de hidrógeno que mantienen unidas a las dos cadenas se rompen, las cadenas se separan y se pierde la estructura tridimensional característica de la molécula; por eso se dice que se ha desnaturalizado.

Cuando se mezclan DNA desnaturalizados de dos muestras diferentes, cualesquiera dos cadenas que posean secuencias total o parcialmente complementarias que se encuentren por azar formarán una doble hélice híbrida. El grado y la velocidad con que se reasocian los fragmentos de las dos muestras indica la similitud entre sus secuencias de nucleótidos.

Mediante el uso de esta propiedad se pueden localizar secuencias de DNA con sondas moleculares. Estas sondas son fragmentos cortos de DNA o de RNA de cadena simple, por lo general marcados radiactivamente. Puede tratarse de mRNA, oligonucleótidos sintéticos, fragmentos clonados de DNA genómico o cDNA.

Para localizar y aislar entre varias colonias de bacterias a la portadora del DNA que contenga el gen de interés, se puede realizar un procedimiento como el que se ilustra en la figura 14-9. Primero se realiza una réplica de las colonias previamente transformadas mediante contacto con un filtro de nitrocelulosa o nailon. Luego se tratan las bacterias para que las células liberen su DNA. Las bacterias mueren, el DNA se desnaturaliza y se fija al filtro, el cual se expone a una sonda radiactiva de secuencia complementaria a parte o a todo el fragmento de interés. Se permite que la sonda híbride con cualquier DNA complementario y se elimina todo el ácido nucleico que no haya hibridado. La localización de las moléculas de cadena doble que se hayan formado se detecta por la técnica de autorradiografía. Las réplicas de las colonias que estén marcadas con la sonda radiactiva después de este tratamiento identifican a las colonias originales que contenían vectores con el fragmento de DNA que se deseaba estudiar. Esta técnica se denomina *hibridación de colonias* (fig. 14-9).

Otra técnica que utiliza la hibridación para identificar fragmentos específicos de DNA –por ejemplo, fragmentos de DNA cromosómico– es la *transferencia de Southern* (*Southern blotting*). Esta técnica recibió su nombre del biólogo molecular Edwin M. Southern, quien la ideó, y no del significado de esta palabra en inglés: "del sur". En la transferencia de Southern, el DNA se corta primero con una o más enzimas de restricción y los fragmentos resultantes se separan por tamaño en un gel por acción de un campo eléctrico (electroforesis) (fig. 14-10). Una vez separados los fragmentos, se localizan aquellos que contienen una secuencia complementaria a una sonda radiactiva y se purifican para ser estudiados o manipulados. La transferencia de Southern, que se describe en la figura 14-11, proporciona un método muy sencillo para detectar secuencias específicas de nucleótidos (fig. 14-11). Por ejemplo, permite detectar la presencia de un alelo determinado en el genoma de un individuo, lo cual puede aplicarse al diagnóstico prenatal de enfermedades genéticas.

Un método de identificación análogo recibió el nombre de *transferencia de Northern* (aunque en este caso no se trata de ningún in-

Galería de imágenes

www

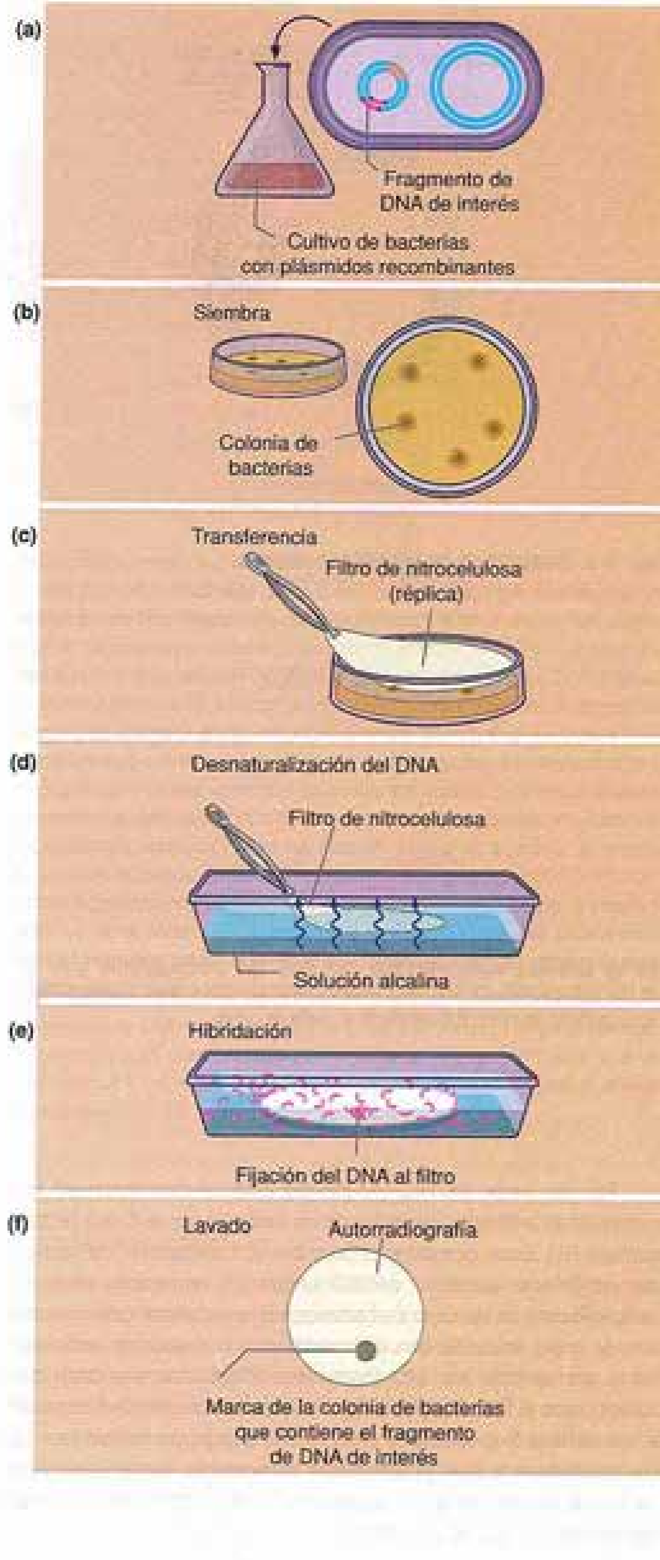


Fig. 14-9. TÉCNICA DE HIBRIDACIÓN DE COLONIAS. (a) *Se parte de una mezcla de bacterias recombinantes que portan distintos fragmentos de DNA exógeno, entre ellos el fragmento que interesa localizar y un marcador que confiere resistencia a un antibiótico determinado.* **(b)** *Se distribuye la muestra en una placa de Petri con un medio de cultivo sólido que contiene el antibiótico de selección. Sólo las bacterias que hayan adquirido el plásmido recombinante crecerán formando colonias aisladas. Cada colonia se origina por divisiones sucesivas de una única bacteria inicial y todas las células de una colonia son idénticas. Por lo tanto, contienen el mismo plásmido recombinante, es decir, constituyen un clon.* **(c)** *Por medio de la aplicación de un filtro de nitrocelulosa que se pone en contacto con la superficie de la placa de Petri, bacterias de cada una de las colonias se transfieren al filtro (técnica de blotting) y se forma una réplica.* **(d)** *La réplica se trata con una solución alcalina que rompe las células y desnaturaliza el DNA del plásmido. El DNA se une químicamente al filtro.* **(e)** *El filtro con el DNA desnaturalizado se incuba en una solución que contiene sondas radiactivas (moléculas de DNA o RNA de cadena simple, complementarias al fragmento de DNA de interés). Se deja que las sondas hibriden.* **(f)** *Se lava del filtro el exceso de solución que contiene las sondas que no han hibridado. Las moléculas de cadena doble que se hayan formado permanecen en su lugar en el filtro y se visualizan por medio de autorradiografía. En esta técnica, cada filtro se cubre con una película fotográfica y se deja en la oscuridad. Durante el período de exposición, el radioisótopo presente en las sondas radiactivas libera energía que impacta la emulsión fotográfica. Cuando se revela la película, la posición del fragmento radiactivo aparece como una marca oscura, como cuando se expone un sector de película a la luz. Las réplicas de las colonias que estén marcadas con la sonda radiactiva después de este tratamiento permiten identificar a las colonias originales que contenían vectores con el fragmento de DNA que se deseaba estudiar.*

vestigador, sino de una ocurrencia que hace referencia a su significado en inglés –"del norte"– como contrapartida del método anterior). Este método se utiliza para identificar moléculas de RNA separadas por electroforesis en gel, transferidas a un filtro e hibridadas con la sonda correspondiente. La técnica de *Northern* se utiliza para evaluar la expresión de un gen determinado en distintos tipos celulares o en diferentes momentos del desarrollo. Finalmente, la *transferencia de Western* (otra ocurrencia, por "del oeste"), es la transferencia de polipéptidos separados por electroforesis que luego son reconocidos por anticuerpos radiactivos que se les unen de manera específica. Por ahora nadie ha propuesto una técnica llamada transferencia de *Eastern* o "del este" para completar los puntos cardinales.

También hay una técnica que permite localizar secuencias específicas de DNA o RNA en células y tejidos mediante el uso de sondas de ácidos nucleicos. Se trata de la **hibridación *in situ*.** Las sondas, que pueden estar marcadas con un colorante fluorescente, se usan, por ejemplo, para localizar una secuencia determinada en un cromosoma (fig. 14-12); esta técnica recibe el nombre de *FISH* (*fluorescence in situ hybridization*). El método de hibridación *in situ* también sirve para detectar moléculas de RNA específicas en células de distintos tejidos y conocer, de esta manera, qué genes se expresan en esos tejidos y no en otros.

La secuenciación del DNA

Con el desarrollo de técnicas para cortar moléculas de DNA y multiplicar los fragmentos, hoy es posible determinar la secuencia de nucleótidos de cualquier fragmento de ácido nucleico aislado. Para secuenciar una molécula de DNA de gran tamaño, como el genoma completo de un virus, es preciso analizar porciones pequeñas y luego integrar los resultados.

Como vimos, una manera de obtener secciones definidas del genoma por analizar es cortarlo con enzimas de restricción. Diferentes enzimas parten las moléculas de DNA en sitios diferentes. La escisión de dos moléculas de DNA idénticas con diferentes enzimas de restricción produce dos conjuntos particulares y diferentes de fragmentos de DNA cuando se separan mediante la técnica de *electroforesis en gel*. Como algunos de los fragmentos de los dos conjuntos se superponen, estos

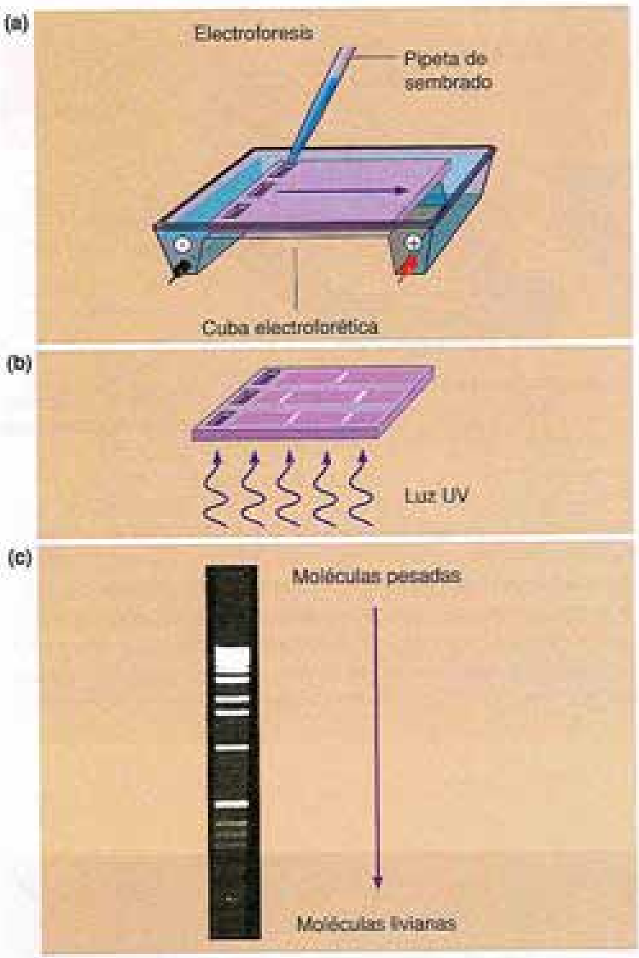


Fig. 14-10. SEPARACIÓN DE FRAGMENTOS DE DNA POR ELECTROFORESIS. ***(a)*** *Fragmentos de DNA de distinto tamaño obtenidos por digestión con enzimas de restricción son "sembrados" en una matriz porosa que se ha vertido en una cuba electroforética. La siembra se realiza en pequeños orificios ubicados en un extremo de la cuba. Cuando se aplica un campo eléctrico entre los extremos de la cuba, los fragmentos de DNA, de carga negativa, se desplazan hacia el polo positivo (+) y se separan de acuerdo con su tamaño.* ***(b)*** *Una vez finalizada la corrida electroforética, se aplica un colorante que permite visualizar las distintas fracciones de fragmentos de DNA. El colorante usado con más frecuencia en geles de agarosa es el bromuro de etidio, un compuesto que se intercala entre las bases del DNA. La exposición del gel teñido a la luz ultravioleta hace que el bromuro de etidio unido al DNA se torne fluorescente, lo cual hace visible la posición de los fragmentos en el gel.* ***(c)*** *La fotografía de una electroforesis en gel muestra fragmentos de DNA separados según sus diferentes longitudes, o número de pares de bases. Estos fragmentos pueden, subsiguientemente, extraerse intactos del gel. Este procedimiento de separación es esencial en el trabajo con DNA recombinante. Para separar fragmentos de DNA menores de 500 nucleótidos se utiliza como matriz un gel de poliacrilamida. El tamaño de poro de este gel permite separar moléculas cuyo tamaño difiere en un solo nucleótido. Para separar moléculas de DNA de mayor tamaño se utilizan matrices con poros mayores, como los geles de agarosa, un polisacárido aislado de ciertas algas. Existen distintos tipos de electroforesis en geles de agarosa que permiten separar moléculas muy grandes de DNA, como los cromosomas de levaduras.*

fragmentos se pueden ensamblar como en un rompecabezas y así deducir la secuencia completa de la molécula del DNA o del gen aislado (fig. 14-13).

Los primeros métodos de secuenciación se basaron en procedimientos químicos de corte de las cadenas de DNA. Sin embargo, en la actualidad, el método más utilizado –el de Sanger– se basa en procedimientos enzimáticos (fig. 14-14). En este método, desarrollado por el bioquímico británico Frederick Sanger, se sintetizan las cadenas de DNA complementarias a la cadena que se ha de secuenciar. El sitio de inicio de la síntesis queda fijado por un oligonucleótido sintético marcado radiactivamente (o con una molécula fluorescente) en su extremo 5', que se usa como cebador o iniciador de la cadena. Se realizan cuatro reacciones de polimerización separadas en cuatro tubos, para lo cual se utiliza una DNA polimerasa. En cada tubo, además de los nucleótidos usuales y la enzima, se agrega uno de cuatro nucleótidos "terminadores" en baja proporción (terminador de A, C, G o T). El nucleótido terminador es un didesoxinucleótido (ddATP, ddCTP, ddGTP y ddTTP) que se incorpora al azar y, como su nombre lo indica, produce la terminación de la síntesis de la cadena. Así, en cada reacción se origina una familia de fragmentos de distinta longitud que representan la terminación de la síntesis al azar en todas las posiciones posibles de la secuencia en que se encuentra esa base. Los fragmentos obtenidos en cada reacción se separan en un gel de poliacrilamida de alta resolución. Si se usaron cebadores radiactivos, se visualizan por autorradiografía.

Con el empleo de este método, Sanger estableció la primera secuencia completa de un genoma, la del bacteriófago ϕX174. Paul Berg, Walter Gilbert y Sanger recibieron el Premio Nobel en 1980 por sus logros en la secuenciación de ácidos nucleicos. Fue el segundo Premio Nobel para Sanger, ya que había recibido otro veintidós años antes por la primera secuenciación de una proteína, la insulina.

Estas técnicas de secuenciación no sólo permitieron conocer detalles de las secuencias reguladoras asociadas con distintos genes, su composición de codones, la distribución de los sitos de reconocimiento para enzimas de restricción, sino que abrieron la posibilidad de comparar secuencias homólogas de distintas especies y así conocer sus relaciones filogenéticas. Actualmente existen enormes bancos públicos de secuencias que pueden ser consultados por investigadores de todo el mundo. Dado que a partir de las secuencias de DNA se pueden obtener las posibles secuencias de aminoácidos de los polipéptidos que codifican, una secuencia de DNA dada se puede comparar con la de una proteína de función conocida y deducir así características funcionales en sus distintas regiones o dominios.

Se han desarrollado métodos automatizados que permiten realizar este proceso con mayor rapidez. Estos métodos se basan en la utilización de didesoxinucleótidos marcados con fluorocromos que producen fluorescencias de distintos colores (fig. 14-15). Cada uno de los cuatro didesoxinucleótidos tiene un fluorocromo que emite una señal específica. Se permite que los fragmentos separados en el gel de poliacrilamida vayan saliendo por la base donde un detector recibe la información en forma de señales fluorescentes y determina a qué nucleótido corresponde. La información es procesada por un programa que interpreta los colores y anota la secuencia, como puede observarse en la figura 14-15. Este método permite la secuenciación de unas 500 bases cada cuatro líneas del gel (una para cada nucleótido) y hay equipos que permiten la corrida de 96 líneas en paralelo.

Este tipo de metodología ha permitido avanzar rápidamente en el secuenciamiento de genomas de diversos organismos, entre ellos el de nuestra especie (ensayo 14-1, *El Proyecto Genoma Humano*).

Figura interactiva

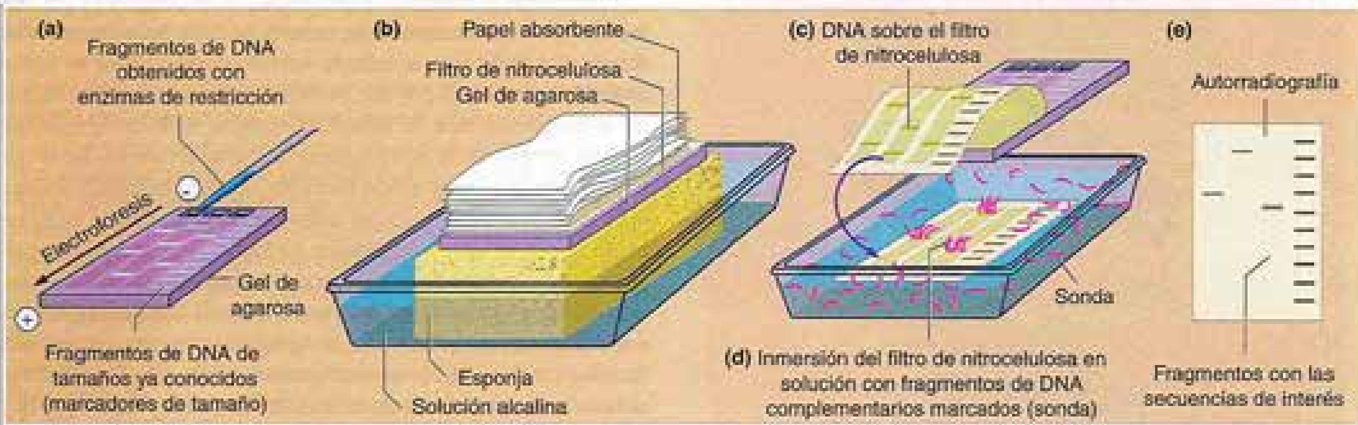


Fig. 14-11. HIBRIDACIÓN DE SOUTHERN BLOTTING. ***(a)*** *El DNA se fragmenta con una enzima de restricción y los fragmentos se separan mediante electroforesis.* ***(b)*** *Luego se transfieren los fragmentos desde el gel a una membrana de nailon o de nitrocelulosa. Para ello se extiende el gel sobre una esponja que está en contacto con una solución alcalina. Por sobre el gel se extiende el filtro de nitrocelulosa y sobre éste, una cantidad importante de papel absorbente. De esta manera, el líquido migra por difusión desde la solución alcalina hacia los papeles absorbentes arrastrando los fragmentos presentes en el gel que son desnaturalizados por la solución alcalina.* ***(c)*** *Al migrar, los fragmentos de DNA son retenidos en el filtro y luego se fijan a éste en forma covalente. El filtro contendrá así una réplica de los fragmentos que estaban en el gel, del mismo modo que el filtro en el método descrito en la figura 14-9 contenía una réplica que mostraba las posiciones de las colonias bacterianas.* ***(d)*** *Luego, el filtro se incuba con una sonda radiactiva que revelará la localización de los fragmentos complementarios a la sonda. Después de la incubación, el filtro se lava para eliminar toda la sonda que no se fijó al filtro.* ***(e)*** *Por último, la posición de las marcas radiactivas en el filtro muestra la ubicación de los fragmentos de interés en el gel original.*

La reacción en cadena de la polimerasa (PCR)

Como vimos en el capítulo 9, la PCR es un método que permite, a partir de una muestra muy pequeña de DNA, obtener millones de copias idénticas, en pocas horas y sin necesidad de usar células vivas. Este método, altamente sensible y específico, ha permitido detectar mutaciones asociadas con enfermedades hereditarias y distintos tipos de cáncer, monitorizar los tratamientos usados para tratar estas enfermedades y como herramienta fundamental en la medicina forense. Debido a su alta sensibilidad, la técnica de PCR permite el diagnóstico de enfermedades para las que los métodos clásicos fracasaban. Un ejemplo es el caso de los métodos de diagnóstico inmunológicos basados en la detección de antígenos en muestras provenientes de pacientes infectados, que en muchos casos resultan ineficientes por ser poco sensibles. Mediante la detección por PCR de secuencias específicas de estos agentes infecciosos se ha podido llegar al diagnóstico temprano de estas infecciones. De esta manera, infecciones provocadas por el HIV, el papilomavirus y por la bacteria *Mycobacterium tuberculosis* se pueden detectar en etapas tempranas de la enfermedad.

Por otra parte, el uso de la PCR para amplificar secuencias específicas de DNA permite obtener verdaderas huellas digitales moleculares que han abierto el camino a estudios de identidad y filiación en humanos y otras especies. Su aplicación se ha extendido a estudios de evolución que incluyen el análisis de muestras de DNA correspondiente a individuos desaparecidos hace millones de años (fig. 14-16).

Mediante una variante de la técnica, denominada *PCR en tiempo real* (*real time PCR*), se puede cuantificar con precisión la cantidad de partida de la secuencia inicial. Esto es particularmente útil en el segui-

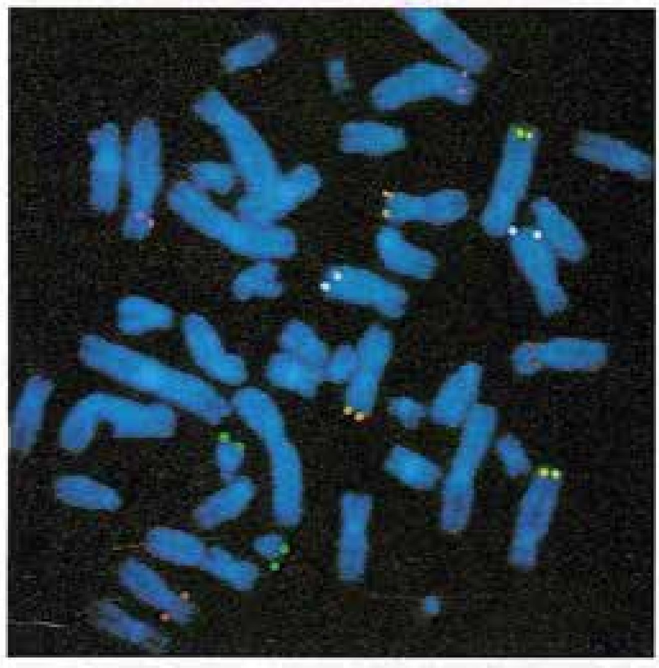


Fig. 14-12. HIBRIDACIÓN IN SITU. *Cromosomas humanos en metafase, en los cuales se identifican secuencias específicas de nucleótidos mediante la técnica de hibridación in situ de ácidos nucleicos o FISH (del inglés, fluorescence in situ hybridization). Las sondas están marcadas con colorantes fluorescentes. Cada color indica la localización de una secuencia de DNA diferente: rojo, localización en el cromosoma X del gen de la distrofina, cuya mutación provoca la distrofia muscular infantil más común; blanco, un oncogén en el cromosoma 8; violeta, un gen que codifica una proteína de membrana de los glóbulos blancos; amarillo, una secuencia sin determinar localizada en el cromosoma 5.*

Ensayo 14-1

El Proyecto Genoma Humano

A principios de 1990 se dio inicio al Proyecto Genoma Humano. Su meta era determinar la secuencia completa de nucleótidos de los genes del DNA humano e identificar y localizar esos genes en los cromosomas. Este proyecto comenzó con el mapeo de los diferentes genes a través de marcadores que permitieron su localización cromosómica y siguió con su secuenciación. Se estima que existen alrededor de 25.000 genes y se conoce la función de cerca de un tercio.

El proyecto original involucraba un consorcio de unos veinte laboratorios de los Estados Unidos y otros centros de Francia, Alemania y Japón. Sin embargo, la empresa privada Celera, liderada por el estadounidense Craig Venter, decidió encarar el proyecto en forma paralela e independiente del consorcio oficial. La meta original era finalizar la secuenciación en 2005, pero el veloz avance del proyecto adelantó la fecha al año 2003. El verdadero desafío para el consorcio internacional era evitar que la base de datos fuera privada; si la empresa privada ganaba en esta carrera, tendría la posibilidad de patentar la secuencia y usufructuar económicamente el uso de esa información. Francis Collins, director del Proyecto Genoma Humano "oficial" propuso publicar una "secuencia borrador"; de este modo, aunque los datos no fueran del todo correctos, pasaban al dominio público. Así, se podrían mejorar pero no patentar. Para evitar pugnas mayores, luego de un acuerdo entre los gobiernos de los Estados Unidos e Inglaterra, se anunció la finalización de la secuenciación del genoma humano en junio de 2000. La rivalidad entre ambos grupos, sin embargo, ha provocado una gran serie de mezquindades: promesas incumplidas, alianzas y acusaciones que aún continúan.

Desde algunos sectores científicos se pensó que el análisis detallado de la información genética contenida en nuestros cromosomas podría dar respuesta a interrogantes profundos: ¿Qué caminos tomó la evolución desde que surgió la vida?, ¿cómo se regula la expresión de los genes en los eucariontes?, ¿cuáles son los fenómenos moleculares que subyacen a las enfermedades humanas? Sin embargo, la descripción de la información contenida en los genes por sí sola es incapaz de responderlos. Por otra parte, también hay una gran preocupación en cuanto a que el conocimiento detallado de nuestros genes y sus funciones no se maneje en un marco consensuado que contemple los aspectos sociales, legales y éticos involucrados. En el capítulo siguiente analizaremos con más detalle los cuestionamientos que surgen del manejo de esta poderosa información.

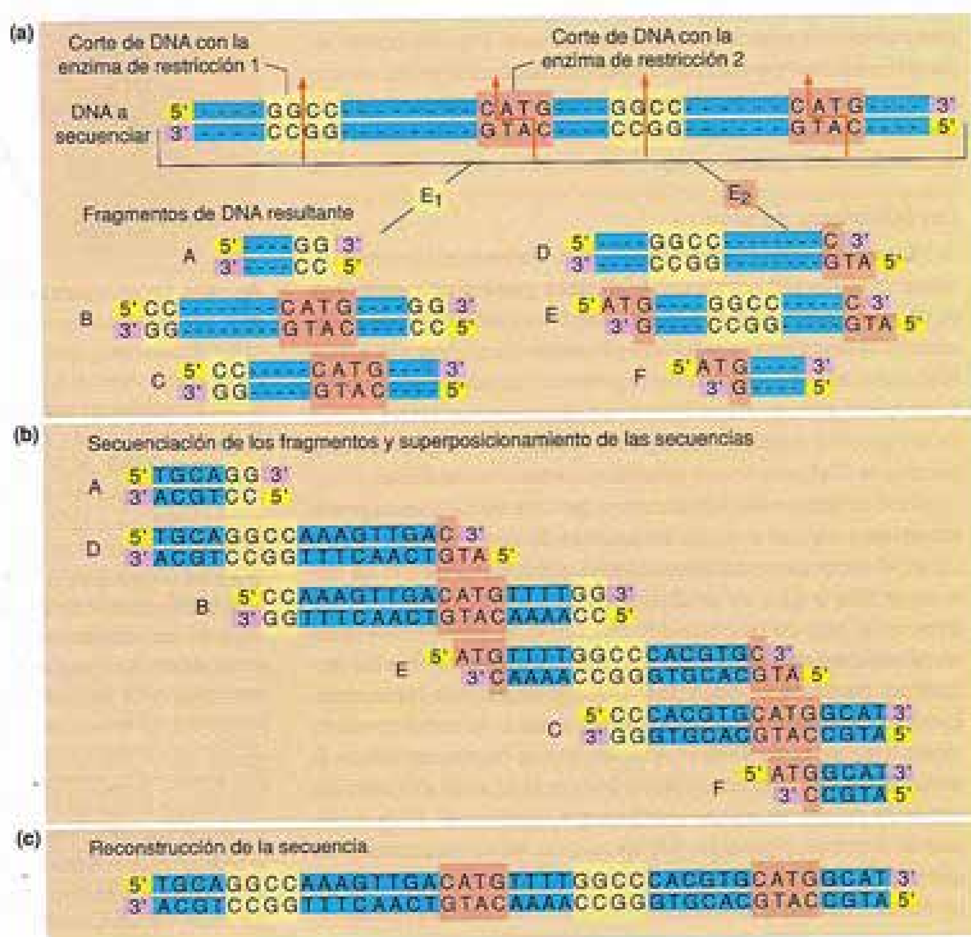


Fig. 14-13. SECUENCIACIÓN DE UN FRAGMENTO DE DNA. *Muestras idénticas de moléculas de DNA, previo a su secuenciación, son tratadas con dos enzimas de restricción distintas, que llamaremos 1 y 2. En **(a)** se muestran los sitios de corte de estas enzimas. Por cortar el DNA en sitios diferentes, las enzimas producen dos series distintas de fragmentos. Cada fragmento de cada serie se aísla por clonación para producir cantidades suficientes de DNA y se secuencia. **(b)** Las secuencias correspondientes a los fragmentos producidos por dos enzimas de restricción diferentes que fueron separados por electroforesis en gel se superponen. **(c)** Estas superposiciones permiten reconstruir la molécula y determinar la secuencia de nucleótidos completa. En este ejemplo hemos usado una secuencia de muy pocos nucleótidos. En la práctica no es posible clonar y secuenciar secuencias tan pequeñas como ésta.*

miento de respuesta a tratamientos de algunas infecciones, como la ocasionada por el virus de la hepatitis C. Esta técnica, a diferencia de la PCR tradicional, que detecta los productos de amplificación recién en los últimos ciclos (véase cap. 9, fig. 9-15), se basa en la detección de DNA de doble cadena en la etapa exponencial de la curva, por lo que las mediciones son proporcionalmente directas a la cantidad de secuencia inicial (fig. 14-17).

Éstos son sólo algunos ejemplos sobresalientes de los usos de esta técnica que permanentemente encuentra nuevas aplicaciones.

Las técnicas y las herramientas en acción

La clonación molecular: obtención de una población genéticamente homogénea

La clonación o clonado molecular se realiza para obtener una población de moléculas idénticas a partir de una molécula o de una mezcla de moléculas de DNA. Primero se aísla la molécula de interés y se introduce en una célula a través de un vector, que puede ser un plásmido, un fago, un cósmido o un cromosoma artificial, según el tipo de hospedador elegido. Luego, tras la reproducción de la célula y, junto con ella, de la molécula de DNA foránea, se obtiene una población genéticamente homogénea denominada **clon**. Cada célula de un clon posee múltiples copias de las moléculas recombinantes. De esta manera, mediante el cultivo del clon se obtienen suficientes cantidades de DNA recombinante, el cual puede extraerse de las células y emplearse para múltiples propósitos: analizar la secuencia del DNA introducido, expresar la proteína que ese DNA codifica introduciéndolo en otro hospedador o manipular la secuencia introducida por técnicas de ingeniería genética para hacer más eficiente su expresión u obtener nuevos productos derivados de ésta.

Las bibliotecas genómicas

Cuando se quiere clonar una secuencia determinada, muchas veces se comienza preparando una **biblioteca genómica** o **genoteca**, es decir, una colección de fragmentos de DNA genómico clonados en vectores (nuevamente, pueden ser plásmidos, bacteriófagos o cósmidos) que totalizan el genoma del organismo. Otras veces, como cuando se quiere generar una biblioteca para el secuenciamiento o mapeo de un genoma entero, es conveniente trabajar con fragmentos muy grandes de DNA, para lo cual se utilizan cromosomas artificiales.

Para construir estas bibliotecas, el genoma se corta en fragmentos aislados mediante el uso de enzimas de restricción adecuadas. Luego, el vector y los plásmidos se tratan con una enzima que los corta en un sitio único y así se obtienen moléculas con extremos pegajosos. En el caso de los plásmidos, que son moléculas de DNA circular, se obtienen moléculas lineales. Los fragmentos se unen a los vectores por medio de la acción de la DNA ligasa, que sella las uniones. El resultado es una mezcla de vectores: algunos no habrán recibido ningún fragmento de DNA y otros tendrán el fragmento inserto. A continuación, los vectores, con su DNA nuevamente en forma de círculo, se introducen en bacterias para que se repliquen. En la población de bacterias, algunas no habrán recibido ningún vector mientras que otras sí lo habrán recibido; se dice que estas últimas fueron transformadas. Pero entre las bacterias transformadas también habrá va-

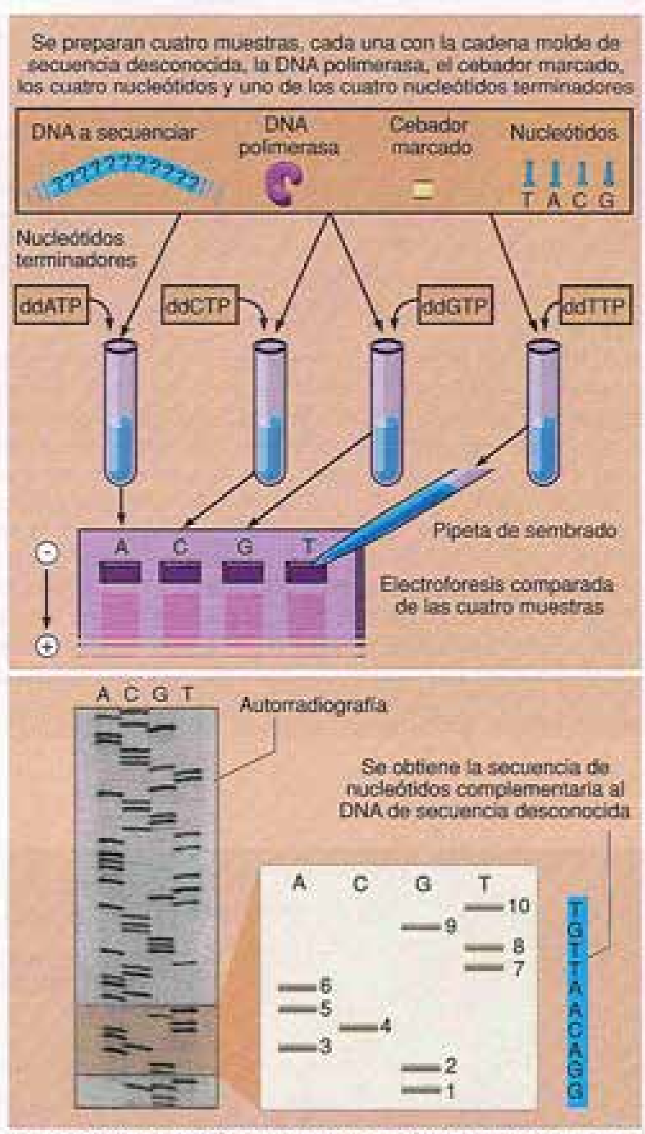


Fig. 14-14. SECUENCIACIÓN DEL DNA POR EL MÉTODO DE SANGER. *Se parte de un fragmento de DNA de cadena simple de secuencia desconocida. Un cebador marcado radiactivamente se aparea con el fragmento de DNA, luego de lo cual la DNA polimerasa inicia la síntesis de la cadena complementaria. La mezcla en la que se producirá la reacción de síntesis se separa en cuatro tubos, cada uno de los cuales contiene, además de las enzimas y el cebador, los cuatro nucleótidos usuales y uno de cuatro nucleótidos "terminadores" (ddATP, ddCTP, ddGTP o ddTTP) en baja proporción. Los terminadores son didesoxinucleótidos (carecen del OH en la posición 3'), por lo que, una vez que se agregan a la cadena que se está sintetizando, no pueden unirse con ningún otro nucleótido y frenan la síntesis, transformándose así en el último nucleótido de la cadena. Los productos de reacción se siembran luego en la parte superior de un gel, en "calles" separadas. Luego de la aplicación de la corriente eléctrica y una vez finalizada la corrida electroforética, se realiza la autorradiografía del gel. A la derecha de la fotografía del gel se muestra una porción aumentada en la que se señalan las posiciones de los fragmentos de DNA. De las posiciones se puede "leer" la secuencia de nucleótidos desconocida siguiendo un simple procedimiento. Primero se busca en qué calle se encuentra el fragmento que más lejos migró. Éste es el fragmento de menor tamaño e indica el primer nucleótido de la secuencia. En el ejemplo, este fragmento se ubica en la calle correspondiente a la guanina, por lo que deducimos que la secuencia comienza con guanina. Luego se busca en qué calle se ubica el fragmento siguiente en tamaño, el de dos nucleótidos, lo que nos indica la identidad del segundo nucleótido de la secuencia. En este ejemplo, se trata nuevamente de guanina. Así se procede ubicando los demás fragmentos y se deduce la secuencia de nucleótidos complementaria a la cadena incógnita. En este ejemplo se trata de GGACAATTGT.*

Galería de imágenes

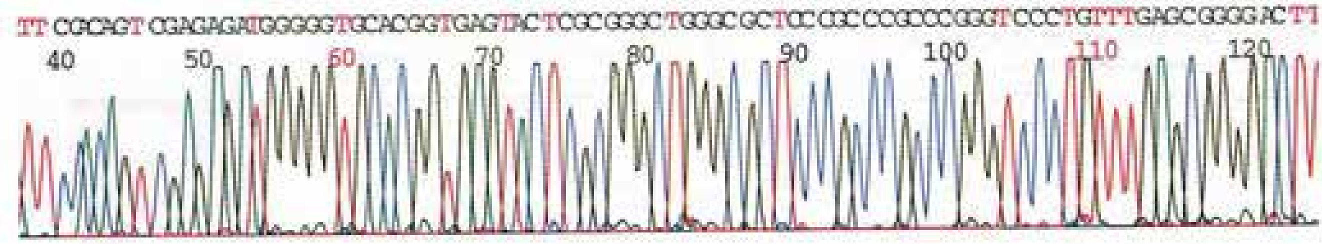


Fig. 14-15. SECUENCIACIÓN AUTOMÁTICA DE DNA. *El detector de fluorescencia va identificando las señales de los distintos fluorocromos a medida que los fragmentos de la reacción de secuenciación salen de un gel de poliacrilamida. Cada fluorocromo corresponde a un nucleótido definido. El programa asociado con el equipo de detección va leyendo los picos de fluorescencia y representándolos como secuencias de nucleótidos.*



Fig. 14-16. LAS APLICACIONES DE LA PCR. *Desde la creación de la técnica de PCR, sus aplicaciones se multiplican día a día y su gran versatilidad promete más y nuevos usos en los más diversos campos de la biología y la medicina.*

Galería de imágenes

riantes. Algunas habrán adquirido el vector sin el DNA de interés y otras tendrán el vector con la secuencia buscada. Entre estas últimas estará el vector recombinante con el fragmento que se desea clonar. Si estas bacterias se hacen crecer y multiplicar en un medio de cultivo selectivo sólido, cada célula individual originará una colonia separada del resto, formada por células idénticas. Si el vector fue diseñado con un gen de resistencia a un antibiótico determinado que actúa como marcador de selección del vector, y si el medio de cultivo contiene el antibiótico, sólo crecerán las bacterias resistentes; en otras palabras, sólo crecerán las bacterias que hayan recibido el vector. Entre ellas, las bacterias de algunas de esas colonias llevarán el vector recombinante con el fragmento que se quería multiplicar (fig. 14-18). La identificación de la o las colonias portadoras del fragmento puede realizarse por hibridación de colonias como se describió en la figura 14-9.

Además de las bibliotecas genómicas, pueden prepararse bibliotecas de DNA complementario, o cDNA. Como vimos, las moléculas de cDNA representan la colección completa de los mRNA que se sintetizan en un momento dado en una célula dada y sólo se diferencian de ella en que sus secuencias están formadas por desoxirribonucleótidos y son complementarias al RNA. Para construir una biblioteca de cDNA, todo el mRNA de la célula se usa como molde para sintetizar cDNA. Los fragmentos de cDNA obtenidos son clonados en vectores e introducidos en bacterias, del mismo modo que para las bibliotecas genómicas. Sin embargo, hay una diferencia importante: las bibliotecas de cDNA no representan todo el genoma, sino sólo los genes que se estaban expresando en las condiciones de crecimiento de esa célula y, en el caso de organismos multicelulares, los genes que se expresan en el tipo particular de células de donde se extrajo el mRNA.

Estas bibliotecas son de particular utilidad en el caso de organismos eucariontes. Como se vio en los capítulos 9 y 10, los genes de los eucariontes están interrumpidos por secuencias no codificantes (intrones) que son eliminadas luego de la transcripción y, por lo tanto, no están presentes en las moléculas de mRNA maduras. Por esta razón, la construcción de la biblioteca a partir de los mRNA representa una ventaja.

Por otra parte, sólo un porcentaje pequeño del genoma eucarionte codifica proteínas. Por esta razón, trabajar con bibliotecas de cDNA facilita enormemente la búsqueda de genes específicos en los eucariontes. Por supuesto, para construir bibliotecas de cDNA es necesario elegir células de las que se tiene certeza de que están expresando el gen de interés.

Con el desarrollo de la PCR, el proceso de clonado molecular se facilitó enormemente. Mediante la elección de los iniciadores adecuados se puede amplificar de manera específica una secuencia de interés a partir del genoma completo del organismo o de los mRNA de una célula, en ese caso, con ayuda de la transcriptasa inversa.

La expresión de genes

En muchos casos se quiere expresar el gen que está en la secuencia de interés para obtener el polipéptido que ese gen codifica. Para esto se usan los llamados **vectores de expresión**. Estos vectores, además de las características generales de los vectores utilizados para clonación, poseen secuencias que dirigen la transcripción y la traducción del gen que portan. Esas secuencias incluyen promotores y terminadores de la transcripción, regiones de unión a ribosomas para los mRNA, un codón de iniciación y de terminación y otras secuencias reguladoras que permiten, por ejemplo, la inducción o la

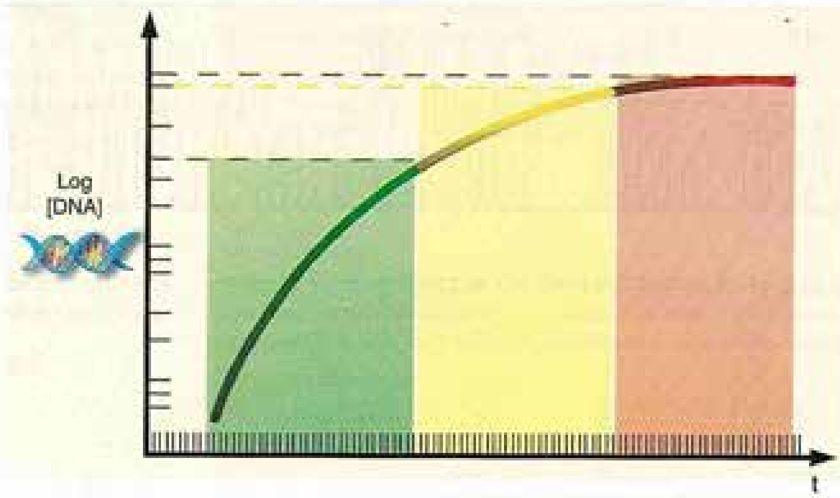


Fig. 14-17. PCR EN TIEMPO REAL. *A medida que avanza la reacción de amplificación de la PCR, se pueden establecer tres fases: una fase geométrica (en verde) en la que la cantidad de producto formado es proporcional a la cantidad de material inicial; una fase lineal (en amarillo), en la que los componentes de la reacción comienzan a consumirse y la reacción se enlentece y una fase final (en rojo), en la que la reacción se frena y se llega a una meseta en la que se estabiliza. La técnica se basa en la detección de DNA de doble cadena en la fase geométrica de la curva. Así, las mediciones son proporcionalmente directas a la cantidad de secuencia inicial. Las mediciones se obtienen mediante la incorporación a la mezcla de reacción de un fluorocromo, por ejemplo, Syber Green, que, unido específicamente al DNA de doble cadena, emite una señal luminosa que es detectada por un sistema óptico.*

amplificación de la transcripción o la secreción del péptido expresado (fig. 14-19).

La elección del hospedador también está supeditada a cuál es el producto del gen que se quiere expresar. Ciertos genes sólo se expresan correctamente en determinados tipos de células, como las células eucariontes. Por ejemplo, algunos péptidos requieren la adición de moléculas de hidrato de carbono –glucosilación– para activarse y esta función sólo la llevan a cabo las células eucariontes. De la misma manera, los genes que poseen intrones sólo pueden ser expresados en células eucariontes, capaces de procesar el mRNA antes de su traducción.

Las aplicaciones de la biotecnología moderna

El término biotecnología fue creado en 1917 por un ingeniero húngaro, Karl Ereky, para describir procesos en los que se forman produc-

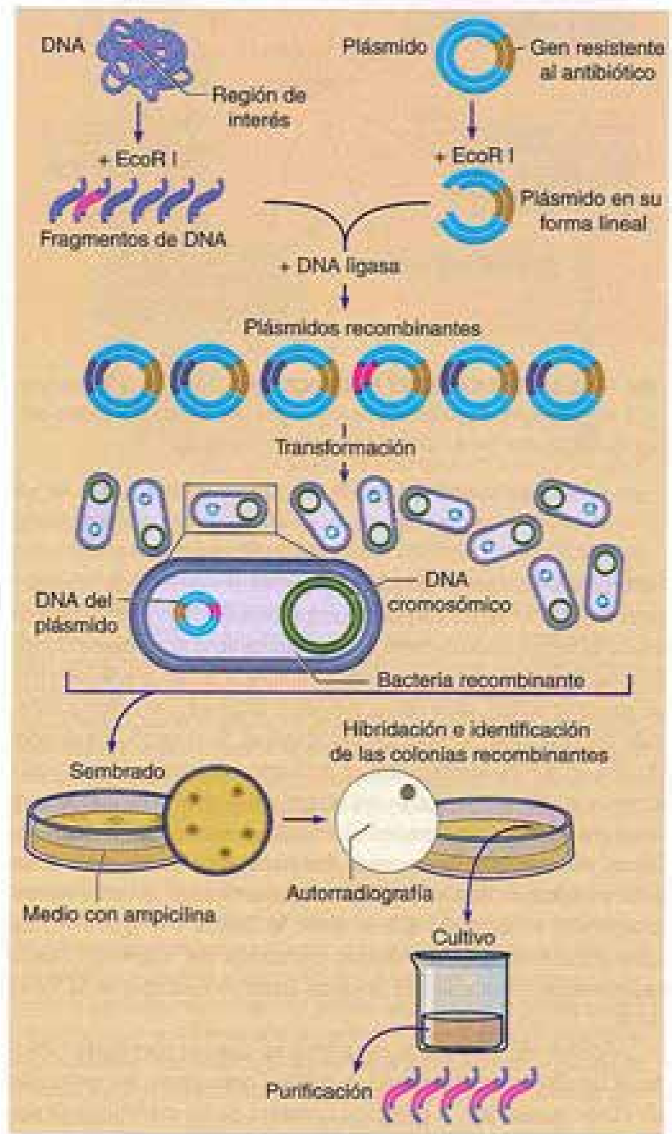


Fig. 14-18. OBTENCIÓN DE UNA BIBLIOTECA GENÓMICA. *El vector y el DNA de origen se cortan con la misma enzima (EcoRI) y se obtiene, por un lado, el vector en su forma lineal y, por el otro, una mezcla de fragmentos con los mismos extremos "pegajosos" (cohesivos), entre ellos el fragmento de interés. Los extremos cohesivos del plásmido y los de los fragmentos de DNA se unen por complementariedad y la DNA ligasa sella esta unión creando uniones covalentes entre los insertos y los vectores. Así se forman los plásmidos recombinantes. Posteriormente, bacterias E. coli son transformadas de manera que recibirán, al azar, plásmidos recombinantes con fragmento de interés y sin él. Las bacterias se dejan crecer en cajas de Petri con un medio de cultivo sólido que contiene ampicilina como marcador de selección. Sólo las bacterias que incorporaron el plásmido podrán crecer. Cada colonia se origina a partir de una única bacteria que sufrió repetidas divisiones. Los distintos plásmidos recombinantes formados en la reacción de ligación estarán representados en la población de colonias conformando una biblioteca genómica. Mediante la técnica de hibridación de colonias se detecta cuál de ellas posee el plásmido recombinante con el inserto de interés. La colonia se aísla y se cultiva en medio líquido; así se pueden obtener cantidades de plásmido recombinante suficientes para análisis y manipulaciones posteriores.*

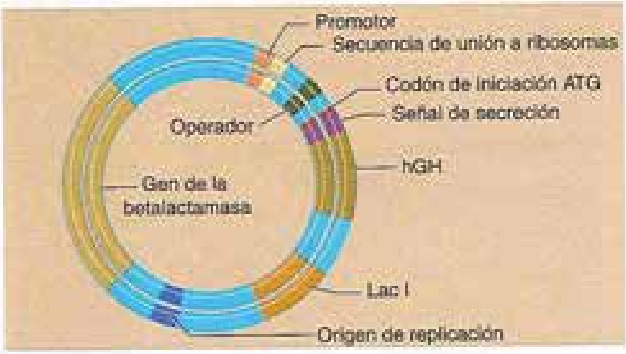


Fig. 14-19. VECTOR UTILIZADO PARA LA EXPRESIÓN DE LA HORMONA DEL CRECIMIENTO HUMANA EN E. COLI. *Este vector se utiliza en la industria farmacéutica para producir hormona del crecimiento humana (hGH). Además de los elementos comunes a otros vectores usados en E. coli, posee secuencias que regulan la transcripción y la traducción de la hGH. El gen Lac I produce un péptido represor que inhibe la transcripción del gen de hGH por interacción con el operador del operón lac (véase cap. 11, El modelo del operón). De esta manera, sólo en presencia de un inductor como la lactosa, la RNA polimerasa interactúa con el promotor y transcribe el gen de hGH. El mRNA se une a los ribosomas por la llamada secuencia de unión a ribosomas o de Shine-Dalgarno (véase cap. 10, recuadro 10-3) y se traduce a partir del codón de iniciación ATG. En el vector de la figura se agregó una secuencia, la señal de secreción, que codifica un péptido que se une a la hGH y la dirige a la membrana de la bacteria. Allí, una enzima rompe la unión péptido-hormona y libera la hormona al periplasma, es decir, al espacio entre la membrana interna y la pared de la bacteria.*

tos a partir de materiales crudos con la ayuda de la actividad metabólica de organismos vivos.

Hoy, el término biotecnología engloba todo tipo de producción de "bienes y servicios" por medio de procesos que utilizan organismos, sistemas o procesos biológicos.

El uso de microorganismos para la elaboración de pan, queso o vino son ejemplos clásicos de procesos biotecnológicos. A medida que aumentó el conocimiento biológico, la biotecnología tomó nuevo impulso, en particular durante el siglo XX, cuando se descubrió que ciertos microorganismos producían antibióticos. En esa época, la biotecnología aprovechaba las propiedades de distintos organismos para obtener productos de uso humano.

Con el advenimiento de la ingeniería genética fue posible modificar las propiedades de un organismo para adecuarlo a las necesidades de una investigación o ponerlo al servicio de un proceso productivo. Así nació la **biotecnología moderna**. En la actualidad, el empleo de proteínas recombinantes en la industria farmacéutica es moneda corriente. También está muy extendido el uso de microorganismos para controlar problemas de contaminación ambiental y la modificación genética de plantas de importancia agropecuaria. Día a día se va incrementando el desarrollo de técnicas asociadas con la producción de animales transgénicos (véase cap. 11, La expresión génica en animales: transgénicos y clones) y la terapia génica aplicada a la medicina (véase cap. 16, La terapia génica).

Análisis *in vitro* de la expresión génica

Uno de los grandes aportes de la ingeniería genética fue la revelación de los detalles de la regulación de la expresión de una gran diversidad de genes. Las técnicas de hibridación de ácidos nucleicos permiten conocer en qué células y con qué intensidad se transcriben los mRNA de determinados genes, en qué etapa de la diferenciación celular se expresan y a qué factores celulares responden. El uso de vectores de expresión posibilita la caracterización bioquímica e inmunológica de péptidos que se encuentran en escasa cantidad en las células u organismos estudiados. Por otra parte, la introducción de ciertas secuencias de nucleótidos en cultivos establecidos de células permite dilucidar tanto el efecto que su producto causa en el metabolismo como la respuesta de las células modificadas frente a distintas situaciones experimentales. Por ejemplo, se puede estudiar el efecto de una hormona, de un cambio de nutrientes en el medio o de cualquier otro factor sobre el metabolismo celular en el que la secuencia de nucleótidos introducida pueda estar involucrada, ya sea por la regulación que ejerce como por el efecto del producto que codifica.

La obtención de proteínas recombinantes

En los albores de la investigación del DNA recombinante, los biólogos se dieron cuenta de que si ciertos genes pudieran transferirse a bacterias y ser expresados en ellas, las bacterias podrían funcionar como una fuente virtualmente ilimitada de proteínas. La primera proteína de mamífero sintetizada por una célula bacteriana fue la hormona somatostatina (recuadro 14-2, *La primera proteína recombinante*).

El caso de la somatostatina recombinante marcó el comienzo de la producción por ingeniería genética de proteínas de importancia mé-

Recuadro 14-2

La primera proteína recombinante

El éxito en la primera síntesis de una proteína recombinante fue comunicado por Keiichi Itakura y sus colaboradores en el Centro Médico de City of Hope, Estados Unidos. Estos investigadores eligieron para su experimento el gen de la somatostatina (véase cap. 34, El páncreas endocrino: control hormonal de la glucemia), ya que esta hormona es una proteína de sólo 14 aminoácidos y se detecta con facilidad aun en cantidades muy pequeñas. Partiendo de la secuencia de aminoácidos, los investigadores determinaron las posibles secuencias de nucleótidos en el DNA. Como el código genético es degenerado (véase cap. 10, El código genético), un mismo aminoácido puede ser codificado por distintos codones; por lo tanto, había más de una secuencia de DNA posible para la somatostatina. Posteriormente, prepararon un gen sintético que incluía un codón de iniciación y los oligonucleótidos, que fueron agregando uno tras otro. De esta manera, construyeron un cDNA capaz de expresarse en bacterias. Una vez sintetizado el gen, lo clonaron, para lo cual utilizaron un vector de expresión, y así obtuvieron somatostatina recombinante en grandes cantidades.



Fig. 14-20. CRISTALES DE INSULINA PRODUCIDOS POR TÉCNICAS RECOMBINANTES. *Cristales de insulina humana producidos por bacterias modificadas por ingeniería genética.*



Fig. 14-21. PRODUCCIÓN DE ERITROPOYETINA HUMANA. *Cultivos de células de mamíferos en botellas tipo Roller permiten la obtención de eritropoyetina humana producida por técnicas recombinantes. Esta hormona se secreta al medio de cultivo a partir del cual se extrae y se purifica hasta la obtención de un producto inyectable que se utiliza en pacientes con insuficiencia renal.*

dica y agropecuaria. A la lista se agregaron la insulina humana (fig. 14-20), el interferón, los factores estimulantes de granulocitos y macrófagos y la somatotropina u hormona del crecimiento. El caso de la somatotropina ilustra con claridad las ventajas de las proteínas recombinantes. Por mucho tiempo, esta hormona, ampliamente utilizada para tratar cierta forma de enanismo en los niños, presentaba el problema de que sólo se obtenía de la hipófisis humana y en cantidades muy pequeñas. Además, se comunicaron varios casos de contaminación de estos extractos hipofisarios con virus que causan enfermedades neurológicas. La síntesis bacteriana de esta hormona elimina este tipo de riesgos.

Otro ejemplo interesante lo provee la eritropoyetina recombinante, producida en células de mamíferos. Esta proteína, normalmente sintetizada por el riñón, actúa sobre la médula ósea por inducción de la síntesis de glóbulos rojos. Los pacientes con deficiencia renal sufren en consecuencia de anemia y requieren grandes cantidades de eritropoyetina. La producción de esta hormona por técnicas de DNA recombinante asegura un suministro adecuado de la proteína. La proteína recombinante ha permitido eliminar la necesidad de transfusiones que, en los trasplantes de riñón, aumentaban el riesgo de rechazo del órgano trasplantado (fig. 14-21).

Otros organismos que se lograron modificar para beneficio humano son las levaduras, que se han utilizado para producir una vacuna contra la hepatitis B. Esta vacuna se obtuvo, por muchos años, a partir de los antígenos que los individuos infectados por el virus de la hepatitis B tenían en su sangre (véase cap. 40, Aplicaciones inmunoterapéuticas). El antiguo método presentaba problemas similares a los de la hormona del crecimiento, ya que el proceso de obtención del producto podía constituir una fuente de contaminación. La síntesis de proteínas en un hospedador como las levaduras elimina este tipo de riesgos.

La síntesis heteróloga de proteínas recombinantes, es decir, la que resulta de la introducción en una célula de un gen obtenido de otra especie, también se aplica en otro tipo de industrias. Por ejemplo, la enzima renina vacuna se usa en la elaboración de quesos y la celulasa, producida en la naturaleza por ciertos hongos, se emplea en la fabricación de papel para degradar la celulosa.

Microorganismos recombinantes

Aplicaciones más inesperadas del uso de microorganismos recombinantes aumentan día a día. Estos usos novedosos incluyen bacterias que producen polímeros biodegradables, microorganismos que sintetizan combustibles como el hidrógeno o aminoácidos y vitaminas que se utilizan en la industria de la alimentación. La *biorremediación*, es decir el empleo de microorganismos recombinantes para el tratamiento de problemas ambientales, es otro campo potencialmente importante: el impacto sobre el medio ambiente de elementos tóxicos provenientes de la industria puede atenuarse con el uso de microorganismos que degradan hidrocarburos o participan en otros procesos de degradación de los desechos industriales. La degradación química de sustancias como pesticidas y el procesamiento de metales pesados completan un cuadro de interés en la utilización de microorganismos.

Animales transgénicos

El análisis de la expresión génica in vivo

Cuando se conocieron los primeros resultados de la introducción de genes extraños en organismos vivos, pocos investigadores imaginaban que a la lista de hospedadores, en la que figuraban sólo las bacterias, se agregarían los hongos, las levaduras, las células aisladas en cultivo e incluso organismos más complejos como las plantas y los animales. Entre los animales, los ratones transgénicos resultaron un modelo experimental ideal para conocer la regulación de ciertos genes en un organismo entero, en donde hay una interacción entre distintos tejidos (recuadro 14-3, *Animales transgénicos como biorreactores*). Esto es muy diferente de lo que ocurre en un cultivo aislado de células. Dado que la expresión de un gen depende de factores específicos presentes en cada tejido, el estudio de los niveles de RNA mediante técnicas como hibridación o PCR, en animales transgénicos, permiten conocer el patrón de expresión de sus genes en los distintos tipos de células del cuerpo y en las distintas etapas de desarrollo.

Muchas veces es interesante conocer el efecto que produce la au-

Recuadro 14-3

Animales transgénicos como biorreactores

Entre los animales que se han utilizado como *biorreactores*, es decir, como sistemas capaces de ofrecer la maquinaria biocatalítica necesaria para la obtención de un producto biológico, se encuentran las vacas, las ovejas, las cabras, los cerdos y las aves. Su uso se basa en que algunos tejidos, como el de la glándula mamaria, poseen la capacidad de producir grandes cantidades de proteínas características, lo que ha llevado a la utilización de la leche como un medio en el cual producir proteínas de interés industrial.
Como vimos en el capítulo 11, los animales transgénicos en la actualidad se obtienen por medio de la técnica de transferencia nuclear. La construcción genética incorporada al animal debe poseer elementos genéticos que direccionen la expresión de las proteínas recombinantes al tejido de interés. Si se quiere expresar una proteína en la leche, se suele colocar el transgén bajo la regulación de un promotor específico de la glándula mamaria como el de la betacaseína; en cambio, si se trabaja con aves transgénicas y lo que se quiere es obtener expresión de la proteína en el huevo, se puede utilizar un promotor específico como el de la ovoalbúmina.
La industria farmacéutica utiliza los animales transgénicos para producir algunas proteínas recombinantes. Por medio de esta metodología se han expresado proteínas de aplicación terapéutica importante, como la hormona del crecimiento humano, la antitrombina III y la albúmina humana, entre otras.
Esta técnica se ha utilizado también para la síntesis de proteínas, como las inmunoglobulinas humanas, y de grandes cantidades de la proteína de tela de araña, que se caracteriza por su flexibilidad y resistencia. Se ha encontrado que esta proteína es de particular utilidad para la fabricación de hilos de sutura y fibras extremadamente resistentes.

Otras aplicaciones de los animales transgénicos en medicina

Hasta hace poco, la utilización de animales transgénicos como modelos para el estudio de enfermedades se circunscribía al uso de ratones. Ello fue de gran utilidad para entender la participación de muchos genes vinculados con ciertas enfermedades. La fibrosis quística, la β-talasemia o el retinoblastoma humanos han encontrado su contraparte en ratones en los que el gen normal se eliminó o se reemplazó por un gen mutado. Algunas enfermedades de origen viral que carecen de modelos en animales en los que ellas se puedan estudiar, también se han recreado mediante la inserción de los genes virales responsables de la patología en ratones.
Mediante la aplicación de la técnica de transferencia nuclear ahora se generan modelos de enfermedades humanas en animales que desarrollan la patología de manera muy similar a la que se produce en el hombre. Entre otros, se están desarrollando modelos de arterioesclerosis en cerdos y de fibrosis quística en ovejas, que permitirán una evaluación más precisa de los medicamentos que se emplean en su tratamiento.

Modificación de los productos de la granja

Se han desarrollado animales transgénicos en especies de uso frecuente en la industria de la alimentación. Muchos de estos desarrollos apuntan a mejorar las características nutricionales de alimentos como la leche, ya sea aumentando su composición de proteínas o eliminando componentes que puedan ser nocivos para algunas patologías, como ocurre con la lactosa. Si bien algunos de estos objetivos se han alcanzado, aún no se ha encontrado una justificación económica para llevar adelante estas prácticas. Además, buena parte de la población percibe a estos alimentos de un modo controversial.

sencia de un gen en un organismo. Esto se puede lograr mediante la inactivación del gen de interés en un estado muy temprano del desarrollo del animal de experimentación, de manera que la alteración se propague a todas sus células. Los animales así modificados se denominan *knock out*. Un método para obtener animales *knock out*, por ejemplo un ratón *knock out*, comienza con la preparación de un plásmido que contenga el gen de interés, el cual se inactiva insertándole un marcador de selección que interrumpa su secuencia de nucleótidos. Luego, el plásmido se transfiere a una célula aislada de un blastocisto de ratón (un estado muy temprano del desarrollo embrionario). Una vez dentro de la célula, el plásmido se aparea con su región homóloga en el cromosoma del ratón que contiene el gen de interés y se produce una recombinación homóloga (véase cap. 13, Las estrategias de recombinación). Así, se intercambia el gen salvaje por el inactivado. Las células embrionarias que incorporaron el gen inactivado también tendrán el marcador y así se podrán seleccionar. Estas células son las que se insertan en otro blastocisto, el cual, reimplantado en el útero de un ratón hembra, dará lugar a un organismo con uno de los alelos del gen de interés inactivo. Una vez que se obtiene el ratón *knock out*, se pueden examinar los efectos de la falta del gen de interés. En otros casos, el gen de interés no se inactiva, sino que se reemplaza por otro gen. Los ratones que se obtienen por esta técnica se denominan *knocking*.

Para bloquear la traducción de un gen, o "silenciarlo", se pueden utilizar organismos transgénicos a los que se les introduce una secuencia complementaria al gen que se quiere silenciar. Esta secuencia lleva un promotor con gran afinidad por la RNA polimerasa. De esta manera, el organismo modificado producirá una gran cantidad de copias de esa secuencia de RNA complementaria, que se denomina "antisentido". Las moléculas de RNA antisentido se unen espontáneamente al RNA normal del gen, por complementariedad de bases, y así bloquean su traducción.

Las plantas transgénicas

Agrobacterium tumefaciens es una bacteria común del suelo que infecta a las plantas y produce una tumefacción o tumor del tejido, conocido como agalla de corona (fig. 14-22). Se ha demostrado que la causa de esta agalla es un plásmido relativamente grande, de

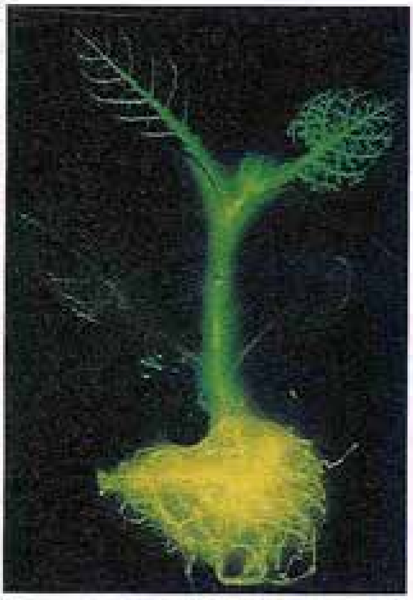


Fig. 14-22. AGALLAS DE CORONA CRECIENDO SOBRE UN TALLO DE LA PLANTA DE TABACO. *Se insertan genes para la producción de la enzima luciferasa en células aisladas de la planta de tabaco normal* (Nicotiana tabacum), *y se une* Agrobacterium *como microorganismo portador del plásmido Ti recombinante. Después de que las células del callo indiferenciado se desarrollan en una planta madura, las que han incorporado el gen de la luciferasa a su DNA son luminiscentes en presencia de luciferina, ATP y oxígeno.*

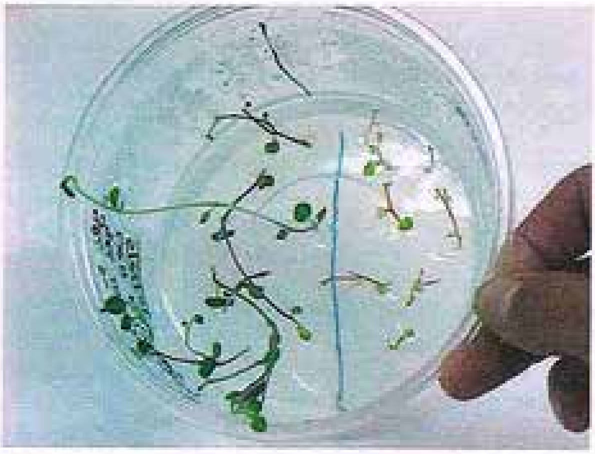


Fig. 14-23. PLANTAS RESISTENTES A HERBICIDAS. *En un medio semisólido que contiene glifosato se cultivaron dos variedades de papa, una resistente al herbicida (izquierda) y otra variedad salvaje y por lo tanto sensible a él (derecha).*

200.000 pares de bases, denominado Ti, que está contenido en la bacteria. Una región de este plásmido (T-DNA) se integra al DNA de la célula vegetal hospedadora y codifica alrededor de ocho genes, algunos de los cuales promueven el crecimiento del tumor y unos aminoácidos llamados opinas que la bacteria utiliza como alimento. De alguna manera, este plásmido redirecciona la maquinaria sintética de la célula para uso propio.

El plásmido Ti se utilizó eficientemente como vector para introducir genes en plantas aprovechando la capacidad de integración de la región T-DNA. Para ello se suprimieron los genes responsables del crecimiento tumoral.

Mediante la aplicación de las técnicas de transferencia de genes en células vegetales y el uso de técnicas de micropropagación (véase cap. 46, ensayo 46-1) se desarrollaron plantas transgénicas que expresan genes con diversas finalidades.

De manera similar a lo descrito para animales transgénicos, la generación de plantas transgénicas permitió el estudio *in vivo* de la función de determinados genes, ya sea por la incorporación de un gen o por su represión.

Por otro lado, el desarrollo de plantas transgénicas ha encontrado rápida aplicación a nivel productivo. Así, se han obtenido plantas con resistencia al herbicida glifosato (sustancia que bloquea un paso metabólico en la síntesis de aminoácidos indispensables para la célula vegetal) mediante la expresión de una enzima similar, pero que tiene resistencia al herbicida (fig. 14-23). En el caso de resistencia a insectos, los nuevos desarrollos se han basado en la obtención de variedades que expresan toxinas de la bacteria *Bacillus thuringiensis*. La toxina de este bacilo tiene un efecto directo sobre las células intestinales de larvas de una variedad de insectos que constituyen plagas en la agricultura. Plantas transgénicas como la soja, el maíz, el algodón y la colza presentan una o ambas características. En forma similar se han desarrollado plantas con resistencia a virus (papa, papaya) y plantas con mayor tolerancia a condiciones ambientales extremas como frío o alta salinidad.

También se han generado variedades de arroz con contenido de vitamina A o aceites con composiciones optimizadas de sus ácidos grasos.

Finalmente, se utilizan plantas como biorreactores para la expresión de proteínas de uso farmacéutico, por ejemplo, la producción de anticuerpos o la expresión de antígenos virales para la producción de vacunas comestibles.

La secuenciación de genomas completos

El desarrollo de nuevos vectores que permiten el clonado de largos fragmentos de DNA, los métodos automatizados de secuenciación, la creación de bancos de secuencias de genes y la generación de herramientas de bioinformática permitieron el análisis y la descripción de los genomas de distintos organismos. Desde que se empezó a contar con técnicas de secuenciación del DNA, la descripción de las secuencias de una enorme cantidad de genes fue creciendo, e incrementando las bases de los bancos de datos. En la actualidad, decenas de miles de organismos están representados en el banco *Gene Bank*. Mediante la comparación con secuencias de funcionalidad conocida se podrá avanzar en la interpretación del significado biológico de la enorme cantidad de información que se obtiene (recuadro 14-4, *Banco de genes*).

De esta forma, el advenimiento de técnicas de identificación molecular de secuencias junto con la bioinformática ha podido definir con mayor precisión la existencia de genes en muchos genomas complejos. No hace muchos años se infería que, por su complejidad, el genoma humano estaría compuesto por unos 100.000 genes. La secuenciación permitió observar que este número era significativamente menor. En la actualidad, gracias a la utilización combinada de

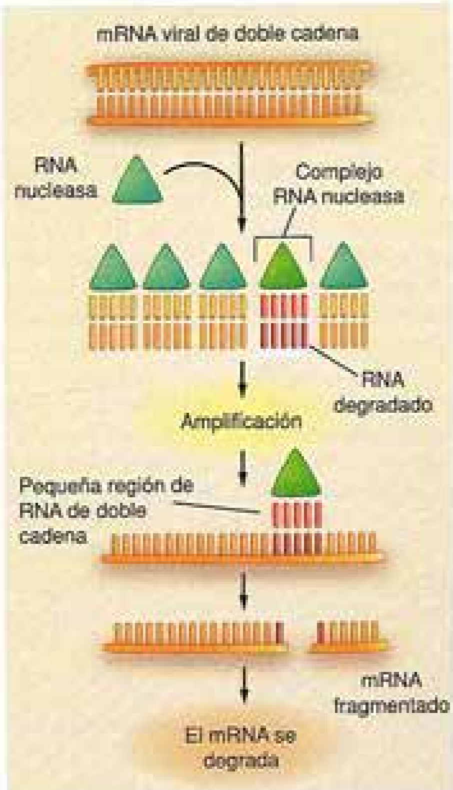


Fig. 14-24. MECANISMO DE ACCIÓN DEL SIRNA. *Algunos RNA de virus, al replicarse, pasan transitoriamente por una etapa de RNA de doble cadena e incluso en otros, como los reovirus, su material genético consiste en RNA de doble cadena. Ante la presencia de RNA de doble cadena en las células eucariontes, se forma un complejo con la RNA nucleasa. Este complejo produce la fragmentación del RNA de doble cadena en trozos de alrededor de 25 pares de bases. Posteriormente, estos pequeños fragmentos de RNA son disociados en cadenas simples por acción de una RNA helicasa. Las pequeñas cadenas simples de RNA así formadas se unen luego por complementariedad a otras moléculas de mRNA. Así, nuevamente se forma el complejo con la RNA nucleasa y se fragmenta la molécula de mRNA. La manipulación de este proceso se convierte así en una herramienta muy específica de destrucción de RNA, por lo que recibe la denominación de silenciador de RNA o siRNA. El silenciamiento específico de una función celular se puede orientar mediante la introducción en la célula de un fragmento de RNA complementario al RNA mensajero del gen cuya expresión se quiere suprimir.*

programas de bioinformática, se sabe que el genoma humano contiene alrededor de 25.000 genes (recuadro 14-5, *Biotecnología y bioinformática*).

Silenciamiento del RNA

Un descubrimiento relativamente reciente ha puesto a disposición de la biotecnología una potente herramienta. Se trata del fenómeno de silenciamiento de RNA, un mecanismo de represión de la expresión basado en la destrucción de RNA. Este mecanismo está muy difundido y conservado en la naturaleza, tanto en hongos unicelulares como en eucariontes (véase cap. 11, recuadro 11-4). Es posible que haya evolucionado como un mecanismo de defensa frente a infecciones virales.

De esta manera, si experimentalmente se introduce RNA de doble cadena en una célula, se produce la degradación de los RNA mensajeros con complementariedad hacia el RNA administrado. Este proceso

Recuadro 14-4

Banco de genes

La mayor parte de la información de los bancos de genes es de dominio público y se puede acceder a ella a través de Internet. Si entramos en las páginas del NCBI (*www.ncbi.nlm.nih.gov*) o TIGR (*www.tigr.org*), podremos observar la lista de los proyectos de secuenciación de genomas finalizados y en curso.

Recuadro 14-5

Biotecnología y bioinformática

Una vez obtenida la secuencia de un genoma, uno de los principales desafíos es el de definir los genes que contiene. Para realizar esta tarea, se utilizan tanto herramientas de ingeniería genética como de informática.

La información de todos los fragmentos secuenciados de cada clon se introduce en computadoras que, mediante programas adecuados, producen la alineación por superposición de las secuencias en forma semejante a la descrita en la figura 14-12, aunque de manera mucho más compleja por la gran cantidad y tamaño de los fragmentos. Las secuencias de todos los clones de la biblioteca se analizan de la misma manera. Por otro lado, existen programas que permiten definir rápidamente los marcos abiertos de lectura. Esta regiones son secuencias de nucleótidos que resultan compatibles con la codificación de un gen, es decir que poseen un codón de iniciación, uno de terminación y un número de codones compatible con el tamaño de una proteína. Una secuencia dada de DNA se puede leer en tres formas posibles, según se lean los codones empezando desde la primera, la segunda o la tercera base. Esta lectura se puede hacer en una cadena del DNA y en su complementaria, por lo que en total se obtienen seis marcos posibles de lectura. Estos programas "leen" las secuencias en estas seis posibles formas y buscan los marcos abiertos de lectura que sean compatibles con un gen.

En el caso de los procariontes, el trabajo de búsqueda de genes es relativamente sencillo. Los datos obtenidos por análisis computacional se contrastan con informaciones adicionales, como la búsqueda de homología con genes ya descritos, el estudio de la frecuencia de uso de los codones, la presencia de secuencias de sitios de unión a ribosomas o de secuencias típicas de promotores. La longitud de los marcos abiertos de lectura es otro parámetro para considerar.

En eucariontes multicelulares, la búsqueda de genes es mucho más compleja. En estos organismos, los genes están separados por largas regiones intergénicas y esto se suma al hecho de que los genes presentan numerosos intrones, con la posibilidad adicional de que ocurra *splicing alternativo* (véase cap. 10, El procesamiento del RNA mensajero). Genomas como el humano tienen sólo un 1,5% de secuencias codificantes en su secuencia total.

Además de la determinación de los marcos abiertos de lectura, en el estudio de los genomas de eucariontes es de especial relevancia la localización de exones e intrones y de islas CpG, que son secuencias asociadas con fenómenos de *imprinting* mediadas por fenómenos de metilación y, en consecuencia, relacionadas con la regulación de la expresión génica, entre las cuales se suelen ubicar los genes (véase cap. 11, El control de la transcripción). También se puede definir si una secuencia dada codifica un gen mediante la técnica de hibridación de *Northern blot* con mRNA del mismo organismo o con una biblioteca de cDNA obtenida a partir de éste. Técnicas basadas en PCR permiten también la detección específica de exones e islas CpG dentro de una secuencia nueva.

Si bien estas técnicas son de gran utilidad, la mayor parte del trabajo de búsqueda de genes en la actualidad se basa en la utilización combinada de programas de computación. Entre ellos se pueden distinguir dos tipos principales: los que realizan búsquedas de homología con fuentes de secuencias provenientes del *Gene Bank* o *EMBL* y aquellos que realizan la búsqueda de aspectos relativos a genes, como por ejemplo la búsqueda de exones. En el primer caso, ciertos programas realizan la búsqueda de homologías considerando las tres posibilidades de lectura y su comparación con secuencias descritas, tanto de DNA como de proteínas (estas últimas en bases públicas). En el segundo caso, la utilización de otros programas permiten la identificación de exones, secuencias de poliadenilación, elementos repetitivos, islas CpG y los codones que codifican un aminoácido determinado, teniendo en cuenta que el código genético es degenerado (véase cap. 10, El código genético), entre otras características.

El análisis de una secuencia genómica se realiza utilizando un paquete de programas que combinan distintas maneras de buscar genes. Algunos de estos paquetes, como el EMBOSS, se encuentran en forma accesible y gratuita en Internet.

constituye un mecanismo muy específico de destrucción de RNA y por ello se denomina silenciador de RNA o siRNA.

Los pequeños fragmentos de RNA de doble cadena se pueden sintetizar o se pueden introducir en las células utilizando plásmidos como vectores. En este caso, llevan un gen que, al expresarse como mRNA, forma una estructura de hebilla que posee regiones de doble cadena (👁 fig. 14-24).

Las aplicaciones de este fenómeno no se hicieron esperar. De inmediato se comenzó a estudiar el alcance que tenía la manipulación de este proceso mediante una tecnología que posibilitara la represión de genes específicos. Así, mediante siRNA se realizó el silenciamiento *in vitro* de genes asociados con determinadas funciones celulares o con procesos relacionados con el cáncer y se estudió su eficacia para controlar infecciones. En la actualidad son muchas las aplicaciones que se le están encontrando al uso de siRNA. Potencialmente, su empleo en terapia génica (véase cap. 16, La terapia génica) prevé la supresión de genes asociados con tumores, así como la infectividad de virus como el causante del SIDA u otros parásitos. La producción de animales transgénicos permitirá el análisis *in vivo* de la función de genes particulares, como también la generación de plantas transgénicas con resistencia a agentes infecciosos. Una gran aplicación del siRNA es la denominada genómica funcional. Como vimos, una cantidad creciente de genomas se están secuenciando en su totalidad. Como consecuencia de esto, se está descubriendo una enorme cantidad de genes cuya función se desconoce. El uso de la tecnología de siRNA permite el análisis puntual de la funcionalidad de estos genes mediante la generación de fragmentos de RNA de doble cadena basados en las secuencias descubiertas. De esta manera, se han llevado a cabo estudios de supresión de genes en el nematodo *Caenorhabditis elegans* y en *Drosophila*. Por el tema de interferencia de RNA-silenciamiento génico por RNA de doble cadena, los investigadores estadounidenses Andrew Fire y Craig Mello recibieron el Premio Nobel en 2006.

Algunos cuestionamientos éticos

A medida que avanzaron las técnicas de manipulación genética, fueron aumentando los cuestionamientos éticos sobre su utilización. Desde un comienzo se temieron los alcances que podría tener la ma-

ENSAYO 14-2

Organismos genéticamente modificados

C/S

La producción y el consumo de organismos genéticamente modificados (OGM) ha enfrentado a distintos sectores de la sociedad que difieren en su opinión sobre las ventajas y los riesgos de su uso. Los OGM son bacterias, hongos, plantas o animales a los que se les ha introducido uno o más genes por medio de técnicas de ingeniería genética. La modificación genética se realiza con el objetivo de producir proteínas de interés industrial o de mejorar determinadas características, como la resistencia a plagas, la calidad nutricional, la tolerancia a heladas, entre muchos otros.

Muchos científicos que apoyan la creación y el uso de OGM opinan que las técnicas usadas en ingeniería genética no difieren de manera sustancial de las técnicas de hibridación entre organismos de distintas especies que se ha llevado a cabo por siglos. Los oponentes, en cambio, afirman que las manipulaciones que realizan los biólogos moleculares –corte, modificación e inserción de secuencias de DNA extrañas en diversos animales– son radicalmente diferentes.

Tanto los opositores como los defensores de los OGM tienen fuertes argumentos. A los primeros les preocupa la falta de control que existe sobre los genes introducidos en el genoma de una especie; sostienen que los genes pueden producir cambios no detectables o impredecibles en las especies introducidas. Otra preocupación es que los genes introducidos modifiquen la expresión de otros, de modo que se sinteticen nuevas proteínas que puedan resultar tóxicas o alergénicas para los consumidores de alimentos elaborados a partir de organismos transgénicos. Por último, muchos advierten que las especies modificadas genéticamente liberadas al medio ambiente pueden transmitir sus genes a especies silvestres emparentadas o a variedades no transgénicas del mismo cultivo. La consideración de que pueda ocurrir este proceso, denominado "escape genético", sería de gran importancia dada su irreversibilidad. Por ejemplo, la incorporación de un gen de resistencia a un herbicida permite eliminar las malezas de un cultivo mediante el uso de este herbicida, sin afectar a la planta de interés comercial. Pero si este gen pasara de esa planta de importancia económica a una maleza provocaría el efecto opuesto al buscado y podría tener consecuencias desastrosas. De modo similar, un OGM portador de un gen de resistencia a un antibiótico que se incorporara a la cadena alimentaria y fuera ingerido por el hombre, facilitaría la transferencia horizontal de ese gen a bacterias patógenas, y así afectaría la eficacia de los antibióticos para controlar infecciones en nuestra especie. Si se considera que la transferencia horizontal es un fenómeno frecuente en la naturaleza, que la utilización de vectores artificiales como portadores de genes de resistencia es muy eficiente, que los organismos transgénicos presentan inestabilidad genética y que la introducción masiva de OGM se realiza en ambientes abiertos y en la alimentación humana, la argumentación que advierte sobre estos riesgos cobra mucho peso.

Ante estas opiniones, los defensores de los OGM contraatacan, sosteniendo que los cambios genéticos realizados en las especies transgénicas son definidos y conocidos, algo que no ocurre en las variedades híbridas obtenidas por métodos tradicionales, en las que estos cambios se generan al azar. Resaltan, además, que las ventajas de estos cultivos, como el mejoramiento nutricional y productivo de las variedades modificadas, conllevan un indiscutible beneficio para la sociedad. Con respecto a los alérgenos, uno de los argumentos utilizados con más frecuencia en defensa de los OGM es que el riesgo de que una proteína no deseada –resultado de la manipulación de las técnicas de ingeniería genética– produzca una reacción alérgica en humanos no es mayor que la de un producto presente en organismos obtenidos por prácticas de agricultura tradicionales. Como solución, la potencialidad de generar una nueva variedad con componentes alergénicos, sostienen los defensores, debe evaluarse en forma exhaustiva en todas las variedades, ya sean modificadas genéticamente o no. Finalmente, frente a la posibilidad de que los cambios genéticos introducidos en los OGM sean transmitidos a especies salvajes al ser liberadas al campo abierto, los defensores aseguran que las extensas pruebas de liberación controlada por las que deben pasar los OGM son suficientes para evitar la difusión descontrolada de genes. Las ventajas del uso de los OGM son tan grandes, argumentan, que es necesario asegurar la viabilidad de su producción y comercialización.

Pero el problema de la evaluación y el control de los OGM es complejo y va más allá de los deseos de los científicos. Muchos ciudadanos piensan que en esta época, en la que predomina la libertad de empresa, la falta de intervención de los organismos estatales podría conducir a una regulación laxa, que otorgue libertades a las empresas que podrían tener consecuencias peligrosas. Por otra parte, los Estados con gran capacidad de intervención tampoco están exentos de sucumbir a sus propios intereses económicos. Asimismo, se advierte una notable desproporción entre la enorme masa de investigación, tanto pública como privada, destinada al desarrollo de nuevos OGM y la escasa cantidad de investigaciones independientes que apunten a evaluar el impacto y los riesgos sociales, ambientales y sanitarios de la introducción de estas tecnologías y sus productos. Esta discusión no ha terminado y nosotros, como ciudadanos, tenemos la responsabilidad de dar cuenta de los actos de nuestra especie. La única manera de poder tomar partido en esta argumentación tan compleja es conocer los pros y los contras del uso de OGM, así como de las muchas otras innovaciones científicas que nos afectan directamente. Sólo el conocimiento de qué riesgos traen aparejadas estas innovaciones y qué controles se realizan respecto de su aplicación nos permitirá formar una opinión responsable.

nipulación de procesos tan esenciales como la regulación de la expresión genética de los seres vivos. Tan pronto se realizaron los primeros experimentos exitosos con el uso de técnicas de DNA recombinante, varios investigadores comenzaron a mostrar preocupación por los riesgos que podría acarrear el empleo de estas técnicas. En varios países se crearon comités para discutir el uso y la aplicación de técnicas de ingeniería genética, formados no sólo por científicos, sino también por representantes de distintos sectores de la sociedad. Pero su influencia está limitada por fuerzas políticas y por la presión de las empresas involucradas en el desarrollo y la comercialización de los productos biotecnológicos (ensayo 14-2, *Los organismos genéticamente modificados*). Ello destaca la necesidad de promover la participación informada

de todos los ciudadanos en la definición de políticas públicas sobre este tema, que no puede ser resuelto sólo por expertos, dado que las consecuencias de las decisiones que se toman involucran a toda la sociedad. A lo largo de este capítulo, usted habrá sacado sus propias conclusiones.

En síntesis

La tecnología del DNA recombinante

1. La tecnología del DNA recombinante es un conjunto de técnicas que permiten analizar y manipular la información genética. Su aparición revolucionó la forma de estudiar la estructura y la función de los genes. También posibilitó una nueva comprensión de la salud humana, al permitir el diagnóstico preciso de las enfermedades hereditarias.

Las herramientas del oficio

2. Las principales herramientas de la tecnología del DNA recombinante son las enzimas que intervienen en la síntesis y la degradación de los ácidos nucleicos (polimerasas, transcriptasas inversas, ligasas y nucleasas). Las enzimas de restricción son un grupo de endonucleasas que reconocen y cortan secuencias específicas de nucleótidos.
3. La materia prima habitual de la tecnología del DNA recombinante está constituida por el DNA de origen, los nucleótidos y los oligonucleótidos. Los oligonucleótidos sintéticos se obtienen en condiciones de laboratorio, por unión sucesiva de nucleótidos en un orden intencionalmente predeterminado.
4. Los vectores son moléculas de DNA en las que se inserta el DNA de interés para que se mantenga y se replique en las células hospedadoras. En general tienen un tamaño pequeño y cuentan con un origen de replicación, un sitio de clonado y marcadores de selección. Los principales vectores son plásmidos, bacteriófagos y cósmidos.
5. Los hospedadores son células en las que se introducen los vectores que llevan el DNA de interés. Los hospedadores más usados son las bacterias *Escherichia coli* y *Bacillus subtilis*, la levadura *Saccharomyces cerevisiae* y las células CHO obtenidas de los ovarios de hámsters chinos.

Las técnicas para manipular el DNA

6. La hibridación consiste en desnaturalizar el DNA e incubarlo con sondas moleculares. Estas sondas son fragmentos cortos y de una sola cadena de DNA o RNA, marcados con átomos radiactivos. Las sondas se aparean con secuencias específicas, que permiten la identificación de un fragmento determinado de DNA que forma parte de una molécula mucho mayor.
7. Secuenciar el DNA es determinar el orden en que se encuentran en la molécula los nucleótidos que la constituyen. El método más usado en la actualidad es el de Sanger, que se basa en procedimientos enzimáticos. Existen aparatos que lo realizan en forma automática.
8. La reacción en cadena de la polimerasa (PCR) permite obtener millones de copias de una molécula de DNA a partir de una muestra muy pequeña, sin necesidad de usar células vivas.

Las técnicas y las herramientas en acción

9. La clonación molecular permite obtener una gran cantidad de copias de un fragmento de DNA usando células vivas. El procedimiento consiste en aislar un fragmento de DNA, insertarlo en un vector e introducirlo en un hospedador que luego se deja crecer. De esa manera se obtiene una población genéticamente homogénea (clon), en la que cada célula posee múltiples copias del fragmento de DNA en cuestión.
10. Las bibliotecas genómicas son colecciones de fragmentos de DNA clonados en vectores. En conjunto, cada colección representa el genoma total de un organismo. También existen bibliotecas de cDNA, obtenidas a partir de todo el mRNA presente en una célula en un momento dado.
11. Cuando se desea expresar un gen inserto en un vector, se usan vectores de expresión. Estas construcciones moleculares poseen secuencias que dirigen la transcripción y la traducción del gen que portan.

Las aplicaciones de la biotecnología moderna

12. El término biotecnología se refiere a la producción de "bienes y servicios" por medio de procesos que utilizan organismos, sistemas o procesos biológicos.
13. El análisis *in vitro* de la expresión génica facilita el estudio de proteínas que son escasas en condiciones naturales. También permite estudiar la respuesta de células modificadas frente a distintas condiciones experimentales.
14. Las proteínas recombinantes han adquirido una gran importancia económica (por ejemplo, en la producción de enzimas para la elaboración de quesos y papel) y sanitaria (producción de vacunas, hormonas y moléculas relacionadas con la respuesta inmunitaria).
15. Los campos de aplicación de los microorganismos recombinantes aumenta día a día, y ya se usan para producir polímeros biodegradables y bioremediar ambientes contaminados.
16. Los organismos transgénicos son aquellos en los que se ha introducido información genética ajena a su genoma. Los animales transgénicos han permitido, entre otras cosas, estudiar los efectos de inactivar o reemplazar un gen. Las plantas transgénicas resistentes a herbicidas o al ataque de insectos han encontrado rápida aplicación a nivel productivo. También se han obtenido plantas que producen niveles altos de vitamina A o aceites con composiciones específicas de ácidos grasos. Otras plantas transgéni-

En síntesis *(Cont.)*

cas se usan como biorreactores para la expresión de proteínas de uso farmacéutico.

17. Actualmente, en bancos de datos accesibles por Internet se pueden consultar las secuencias de una enorme cantidad de genes y otras regiones de DNA de decenas de miles de organismos. También se conocen las secuencias completas de varios genomas de microorganismos, plantas y animales, incluida la especie humana.
18. El silenciamiento del RNA es un mecanismo de represión muy difundido y conservado en la naturaleza que consiste en la destrucción del RNA. Su utilización *in vitro* ha permitido silenciar genes asociados con ciertas funciones celulares y con procesos relacionados con el cáncer.

Algunos cuestionamientos éticos

19. La preocupación por los alcances de la manipulación genética no ha dejado de crecer desde los primeros experimentos en esta área del conocimiento. En varios países se han creado comités formados por representantes de distintos estratos de la sociedad, pero su influencia está limitada por las fuerzas políticas y económicas.

Cuestionario

1. Suponga que se conoce la secuencia de aminoácidos de una proteína determinada. Con esta información:
   a. ¿Es posible determinar la secuencia exacta del gen que codifica dicha proteína?, ¿por qué?
   b. ¿Cómo se podría localizar y aislar el gen?
2. En el caso de la somatostatina recombinante, los científicos insertaron en el plásmido vector los elementos reguladores del operón *lac*, el gen de la betagalactosidasa y a continuación el gen sintético de la somatostatina. ¿Por qué lo hicieron de esta manera?
3. En agosto de 1998, el científico Arpad Pusztai se presentó en un programa de la televisión inglesa para advertir sobre los peligros que implicaba el consumo de alimentos derivados de plantas modificadas genéticamente. Pusztai había alimentado a un grupo de ratas con papas que, con fines experimentales, se habían modificado genéticamente. Al poco tiempo encontró que los animales presentaban daños en el sistema digestivo, alteraciones en el sistema inmunológico y un retardo en el crecimiento. Como consecuencia de sus declaraciones, Pusztai fue despedido del instituto donde trabajaba por revelar sus resultados antes de someterlos al examen de la comunidad científica. Se generó un gran debate entre científicos, empresarios y organismos no gubernamentales (ONG). Por lo general, los temas centrales de las discusiones eran si los organismos transgénicos son peligrosos, si se debería prohibir el cultivo de plantas modificadas genéticamente y, en algunas ocasiones, si se debería prohibir la modificación genética de los seres vivos. Algunas ONG usaron el caso como estandarte en sus campañas contra las plantas transgénicas, alegando que los resultados obtenidos por Pusztai demostraban el peligro inherente a la manipulación genética. ¿Qué opinión le merece este caso? ¿Hizo bien el científico en presentar sus resultados en un programa de televisión antes de publicarlos en una revista científica?; ¿hicieron bien las ONG en usar el caso para poner en una misma bolsa a todas las plantas transgénicas?; los riesgos inherentes a los logros científicos, ¿dependen de la metodología usada para conseguirlos o del modo en que se los use?; ¿deben aceptarse solamente los adelantos científicos que impliquen cero riesgo, o tal cosa no existe?, ¿quién o quiénes deberían autorizar el cultivo y la venta de plantas transgénicas y en qué debería basarse tal decisión?
4. Los experimentos con virus que Howard Temin realizó durante la década de 1960 lo llevaron a predecir la existencia de una enzima que cataliza la síntesis de DNA usando RNA como molde. Sin embargo, esta idea fue enérgicamente rechazada por la comunidad científica, y sólo fue aceptada varios años después, cuando Temin y David Baltimore lograron aislar la transcriptasa inversa. ¿A qué podría deberse el rechazo inicial de la idea de Temin?
5. *E. coli*, una bacteria que vive en el tubo digestivo de muchos animales, incluidos los humanos, es uno de los hospedadores más usados en los trabajos de DNA recombinante. Las células usadas en estos trabajos son incapaces de sintetizar timina o componentes esenciales de sus paredes celulares, a menos que se les suministren los nutrientes adecuados a través del medio de cultivo. ¿Por qué trabajan los científicos con estas bacterias deficientes?

Sección 3 / Situación problemática 2
Secuenciación de DNA



Desarrollo: la ejecución de un programa genético

En poco tiempo, la bioquímica y la morfología se mezclarán y amalgamarán la una con la otra sin ninguna diferencia o desigualdad... La forma ya no será un privilegio único del morfólogo, ni la exactitud molecular será ya un santuario exclusivo del químico.

JOSEPH NEEDHAM

La aspiración de Needham de amalgamar la morfología con los enfoques moleculares parece, en parte, haberse concretado en la actualidad. Sin embargo, el desarrollo embriológico implica procesos complejos que probablemente no sólo involucran acontecimientos que ocurren en el nivel molecular, sino también el celular y el tisular, muchos de los cuales todavía no se comprenden por entero. En este capítulo analizaremos mecanismos y procesos que se han descrito en las últimas décadas, que destacan el papel de ciertos genes en los procesos del desarrollo.

La mayoría de los animales y las plantas comienzan su vida como una única célula: el cigoto o huevo fecundado. Luego de la fecundación, el cigoto se divide repetida y ordenadamente produciendo los distintos tipos de células de las diversas partes de un organismo multicelular. El conjunto de procesos moleculares, celulares y fisiológicos que transforman al cigoto en un adulto se conoce como **desarrollo**.

Como todas las células de un organismo en desarrollo provienen de una única célula que se divide por mitosis, por lo general cada una posee información genética idéntica. Por lo tanto, la especialización funcional progresiva de las células derivadas del cigoto no es el resultado de que las distintas células posean diferentes genes, sino la consecuencia de la regulación de la expresión de estos genes en distintas células del embrión (véase cap. 11).

Exploraremos el proceso de desarrollo tratando de comprender los principios lógicos que gobiernan "la construcción" de los animales. Así veremos que ciertos genes actúan como procesadores de información, estableciendo patrones de comportamiento celular altamente complejos a partir de señales iniciales relativamente simples.

Iniciaremos el capítulo concentrándonos en la identificación de aquellos genes cuya actividad es esencial en el desarrollo normal del organismo. Luego describiremos algunos mecanismos moleculares que regulan la expresión de estos genes y analizaremos cómo

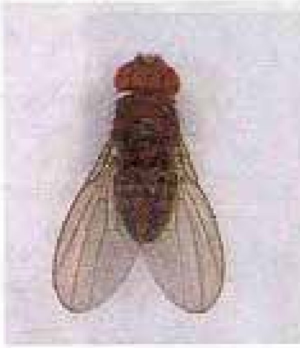


***Fig. 15-1. LA MOSCA DE LA FRUTA* DROSOPHILA MELANOGASTER.** *Fotografías de un macho y una hembra de la mosca de la fruta Drosophila melanogaster. Su pequeño tamaño, su ciclo de vida corto, la rapidez de su procreación y su fácil mantenimiento en cautiverio han convertido a D. melanogaster en el modelo experimental por excelencia para el estudio de las bases genéticas del desarrollo animal.*

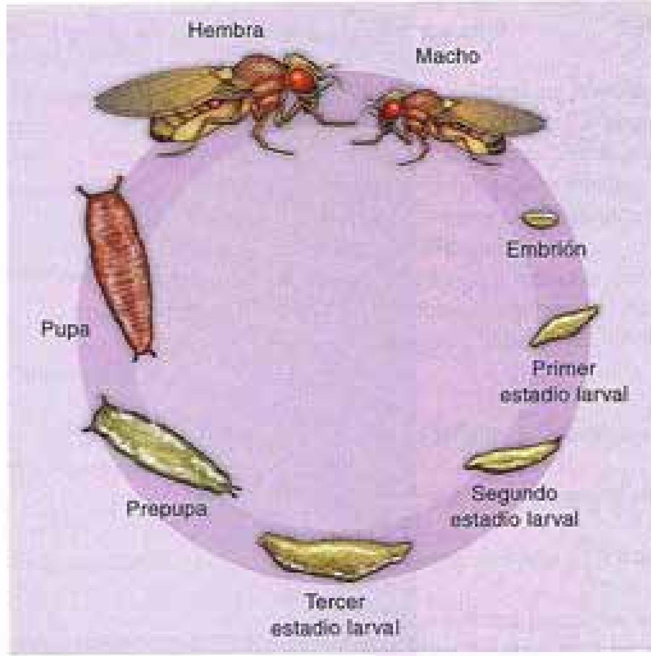


***Fig. 15-2. EL CICLO DE VIDA DE* DROSOPHILA MELANOGASTER.** *Una de las razones para la elección de Drosophila como modelo experimental en genética es la corta duración de su ciclo de vida, lo cual permite obtener una nueva generación de moscas en aproximadamente diez días. El organismo permanece 1 día como embrión, 1 día en el primer estadio larval, 1 día en el segundo estadio larval, 2-3 días en el tercer estadio larval, 5 días en estadio de prepupa y pupa (período en el que transcurre la metamorfosis) y finalmente eclosiona desde el pupario como adulto, en el décimo día. En la figura se respetan los tamaños relativos.*

los cambios en la actividad génica se relacionan con procesos morfológicos específicos que tienen lugar durante el desarrollo del embrión, o *embriogénesis*. Finalmente, se mencionarán algunas de las tendencias actuales de este dinámico y fascinante campo de la biología moderna.

En el capítulo 42 retomaremos el tema de desarrollo, esta vez para centrarnos en experimentos de embriología clásica y analizar en detalle el desarrollo embrionario de equinodermos, anfibios, aves y mamíferos como el ser humano.

La mosca de la fruta *Drosophila melanogaster*

El descubrimiento de los principios genéticos y moleculares que controlan el desarrollo de *Drosophila melanogaster* (fig. 15-1) ha revolucionado el nivel de conocimiento sobre el desarrollo animal en general y los principales mecanismos que lo regulan.

Gracias a los estudios fundacionales del laboratorio de Thomas Hunt Morgan durante la primera década del siglo XX, la genética de *Drosophila* se conoce mejor que la de cualquier otro organismo multicelular (véase cap. 8, Las moscas del género *Drosophila*). La combinación de estos conocimientos junto con la complejidad y la riqueza de su anatomía, la corta duración de su ciclo de vida y la facilidad de su mantenimiento en el laboratorio han convertido a *Drosophila* en el modelo experimental por excelencia para el estudio de procesos de desarrollo. Más recientemente, el desarrollo de técnicas de genética molecular, la creación de numerosas bases de datos que compilan información molecular, genética y genómica disponible públicamente (véase cap. 14, recuadro 14-4) y la finalización del proyecto de secuenciación de su genoma han reforzado aún más la posición privilegiada de *Drosophila* como modelo experimental para estudios de desarrollo.

Los distintos estadios del ciclo de vida de *Drosophila* se resumen en la figura 15-2. Entre la fecundación y el nacimiento, el organismo en desarrollo se denomina embrión. En *Drosophila*, el período de desarrollo embrionario comienza en el momento de la fecundación y a 25 °C tiene una duración aproximada de un día. Al cabo de este período, el embrión rompe la cáscara del huevo y emerge como una larva. Esta larva pasa por tres estadios sucesivos, a través de los cuales aumenta sustancialmente su tamaño (fig. 15-2). El cambio de estadio se produce cuando la larva muda, es decir, cuando el animal se deshace de la rígida cutícula externa que ya le resulta pequeña y queda cubierto por una nueva envoltura cuticular adecuada para un animal de mayor volumen.

Al final del tercer estadio larval, la larva se vuelve inmóvil, secreta un nuevo tipo de cutícula externa y se encapsula en una estructura conocida como pupario y se convierte en pupa. Dentro del pupario, la mayoría de los tejidos y las estructuras larvales son degradados, mientras que en forma progresiva se van ensamblando los tejidos y los órganos que constituirán la mosca adulta. Este fascinante período de remodelación radical de todos los tejidos corporales del animal se conoce como metamorfosis (véase cap. 28, Los mandibulados terrestres con tres regiones corporales: insectos). Luego de unos nueve días desde el momento de la fecundación, del pupario emerge una mosca adulta.

El desarrollo embrionario de *Drosophila*

El oocito maduro de *Drosophila* tiene menos de medio milímetro de largo y posee, en la región que será el futuro extremo anterior del animal, una estructura característica llamada *micropilo* (fig. 15-3a). El proceso de fecundación se inicia cuando el espermatozoide entra en el oocito maduro a través del micropilo. Luego de la fusión de los núcleos de los gametos, el núcleo del cigoto experimenta una serie de rápidas divisiones mi-

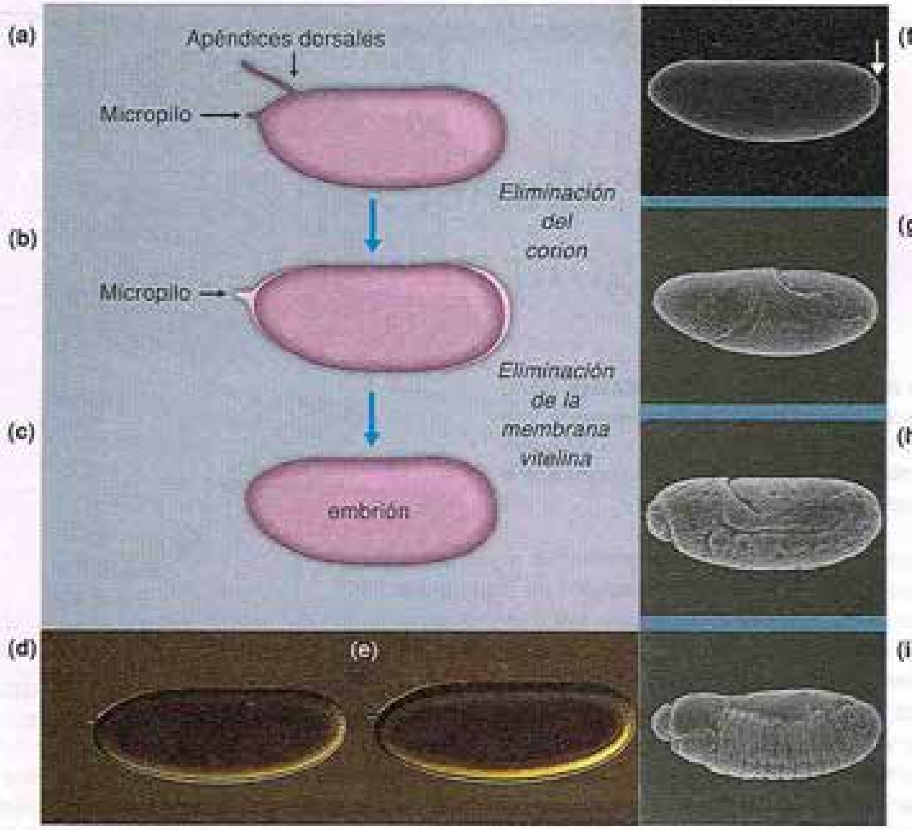


Fig. 15-3. ASPECTOS DEL DESARROLLO EMBRIONARIO* EN DROSOPHILA MELANOGASTER.** ***(a-c) *Diagrama de las estructuras y membranas de un embrión temprano.* ***(a)*** *El embrión posee una capa o cáscara rígida externa llamada corion, la cual presenta dos proyecciones características en la zona anterodorsal: apéndices dorsales, los cuales facilitarían el intercambio gaseoso con el medio ambiente y especialmente la difusión de oxígeno hacia el embrión durante la embriogénesis, y el micropilo, un pequeño canal por el cual entra el espermatozoide y fecunda al oocito maduro.* ***(b)*** *Mediante tratamientos químicos o mecánicos, se puede eliminar el corion y dejar expuesta la membrana vitelina, que recubre al oocito en su totalidad.* ***(c)*** *Ciertos tratamientos desprenden el corion y la membrana vitelina para llevar a cabo algunas técnicas. Si bien se afecta la viabilidad del embrión, éste mantiene su integridad.* ***(d-e)*** *Imágenes de microscopía de Nomarski que muestran embriones de Drosophila en estadios de desarrollo temprano. Uno de los embriones* ***(d)*** *se encuentra en estadio de blastodermo sincicial mientras que el otro* ***(e)*** *se encuentra en estadio de blastodermo celular. Nótese la ausencia y la presencia de células individuales en la periferia del huevo en (d) y (e) respectivamente.* ***(f-i)*** *Imágenes de microscopía electrónica de barrido de embriones de Drosophila de distintas edades.* ***(f)*** *Embrión en blastodermo celular. Obsérvese la presencia de las células germinales en el extremo posterior del embrión (flecha).* ***(g)*** *Embrión al comienzo de la gastrulación. Nótese que ya en este momento temprano de la embriogénesis se observa una clara división entre la región de la cabeza y el resto del cuerpo. Las regiones más posteriores del embrión comienzan a extenderse hacia las zonas dorsales del huevo.* ***(h)*** *Embrión en gastrulación tardía. Se pueden observar los primeros signos de segmentación. Nótese que las regiones más posteriores del embrión están totalmente extendidas sobre la región dorsal como resultado de un movimiento llamado extensión de la banda germinal.* ***(i)*** *Embrión tardío en el cual las regiones más posteriores ya se han retraído y se encuentran en la zona posterior del huevo. Nótese la clara división del cuerpo del embrión en unidades repetitivas o segmentos en estadio de desarrollo.*

tóticas, aproximadamente una cada 9 minutos. Tal como ocurre en otros insectos, pero a diferencia de lo que sucede en vertebrados durante esta etapa temprana del desarrollo, la mitosis no es seguida de citocinesis (véase cap. 7, figs. 7-10 y 7-11), es decir, de la división del citoplasma. El resultado de este proceso de división nuclear sin separación en células individuales es la formación de un *sincicio* en el cual muchos núcleos comparten un citoplasma común. En este contexto, aun moléculas de gran tamaño, como las proteínas, son capaces de difundirse entre los núcleos. Como veremos más adelante, esta posibilidad de libre difusión de moléculas a lo largo del embrión será muy importante para el establecimiento de los principales patrones corporales del animal.

Luego de nueve divisiones mitóticas, los núcleos migran hacia la periferia del huevo y forman el *blastodermo sincicial* (fig. 15-3d). Este estadio es equivalente al estadio de blástula o blastodermo que tiene lugar en otros animales (véase cap. 42, fig. 42-3). Más tarde, unos 15 núcleos migran hacia el extremo posterior del embrión y forman las primeras células, llamadas *células polares*. Estas células son las precursoras de la *línea germinal*, una familia de células que posteriormente participará en la producción de gametos.

Poco después, la membrana celular que recubre la totalidad del embrión crece desde la superficie del huevo hacia adentro, invaginándose y rodeando a cada núcleo, y se forman así células individuales. De este modo, el blastodermo se "celulariza" casi por completo luego de trece divisiones mitóticas, formando en total cerca de 6.000 células que se mantienen en la periferia del embrión. En este momento se dice que el embrión está en estadio de *blastodermo celular* (fig. 15-3e). A esta altura, la mayoría de las células conforman una única capa celular en la periferia del embrión, dispuestas como una "camisa" que rodea la ye-

ma central. Todos los futuros tejidos del embrión derivarán de esta única capa celular.

Luego de la formación del blastodermo celular, el embrión inicia su **gastrulación**. Éste es un momento crítico en el desarrollo de la mayoría de los animales, ya que las células del embrión se reorganizan, localizándose en nuevas posiciones y entrando en contacto con nuevas células vecinas.

Es importante señalar que los movimientos celulares que ocurren durante la gastrulación establecen el plan fundamental que "construye" el cuerpo de todos los animales multilaminados, ya sean diblásticos o triblásticos (véase cap. 28, Verdaderos animales: eumetazoos). Éstos son todos aquellos animales compuestos de dos capas –ectodermo y endodermo– o de tres capas –ectodermo, mesodermo y endodermo– de células embrionarias, respectivamente.

Durante la gastrulación de *Drosophila*, las células que formarán los músculos y los tejidos internos del embrión se internalizan, mientras que las células que formarán la piel y el sistema nervioso del animal se esparcen sobre la superficie exterior del embrión. Durante este período se forman los primordios de los futuros órganos del embrión, se diferencia el sistema nervioso y se segregan los llamados *discos imaginales* (recuadro 15-1, *Discos imaginales*).

Durante las fases finales de la gastrulación, en la superficie del embrión aparece una serie de muescas a intervalos más o menos regulares (fig. 15-3 g, h, i). Éstos son los primeros signos que evidencian la subdivisión del cuerpo en unidades repetitivas o *parasegmentos* que más tarde darán lugar a los segmentos en la larva y el adulto. Los parasegmentos son 14, tres de los cuales darán lugar a piezas bucales en la cabeza del animal, seguidos por tres unidades torácicas y ocho unidades abdominales. Este proceso de generación de unidades repetitivas se conoce como **segmentación**. En muchos otros animales también ocurren procesos de segmentación, incluidos la formación de vértebras, músculos y sistema nervioso en vertebrados (véase cap. 42, Se forma la blástula: la segmentación).

Una serie de eventos embriológicos fundamentales caracterizan el desarrollo de todos los animales:

1. *División celular inicial: rápidas divisiones fraccionan el citoplasma del cigoto en numerosas células.*
2. *Gastrulación: las células del embrión se reordenan generando las distintas capas embrionarias (véase cap. 42, Establecimiento del plan corporal: la gastrulación).*
3. *El establecimiento de ejes corporales: se definen los principales ejes, anteroposterior y dorsoventral.*

El "diseño corporal" de *Drosophila* durante el desarrollo

El "diseño corporal" o *bauplan* (del alemán, plano de construcción) de *Drosophila* es básicamente el mismo en el embrión, la larva y el adulto: en todos estos estadios se pueden distinguir con claridad una región anterior, una región posterior y una serie de unidades repetitivas en la zona media del animal. En la figura 15-4 se muestran las correspondencias entre los segmentos del embrión y el adulto (fig. 15-4). Cada una de las unidades en la mosca adulta tiene su propia identidad.

Durante las dos últimas décadas, la combinación de estudios moleculares, genéticos y embriológicos en *Drosophila* ha permitido definir ciertos mecanismos:

- Aquellos capaces de establecer la orientación de los principales ejes corporales del animal.
- Los que generan un patrón de unidades repetitivas a lo largo del eje anteroposterior.
- Los que definen cómo cada segmento adquiere su identidad única.

En el resto de este capítulo nos concentraremos, precisamente, en estos tres temas ilustrando los principios que subyacen a estos procesos en el contexto de la embriogénesis de *Drosophila*. El análisis de los patrones y procesos característicos de estadios más tardíos del desarrollo de *Drosophila* no serán abordados en este capítulo.

Establecimiento de los ejes corporales

Aunque hemos detallado los aspectos básicos del desarrollo embrionario de *Drosophila*, aún no nos hemos preguntado cómo se establecen los principales ejes corporales. En términos metafóricos, esto equivale a preguntarnos qué señala al cigoto dónde debe formar la cabeza y dónde la cola, o cuáles son los lugares adecuados para formar estructuras ventrales y dorsales.

Una posible explicación para este fenómeno es que se trate de señales bioquímicas, y que ya desde el inicio el embrión contenga componentes distintos en sus extremos anterior y posterior. Experimentos de embriología clásica han confirmado esta idea, al mostrar que si se extrae material del extremo anterior de un joven embrión "dador" y se inyecta en la zona posterior de otro embrión "aceptor" (también de edad temprana), este material inyectado induce la formación de estructuras características de las zonas anteriores en el extremo posterior del

Recuadro 15-1

Discos imaginales

Los discos imaginales consisten en sacos compuestos de dos láminas de epitelio con forma de disco (de allí su nombre). Estas estructuras aumentarán en forma progresiva su tamaño casi mil veces pero se mantendrán esencialmente indiferenciadas durante el resto de la embriogénesis y de la vida larval. Más tarde, durante la metamorfosis, los discos imaginales cambiarán radicalmente su forma, plegándose y extendiéndose para dar lugar a las diversas partes individuales que compondrán el futuro adulto (ojos, patas, alas, antenas, etc.). Al final de la metamorfosis, estas partes se ensamblan unas con otras y, finalmente, el adulto ya formado emerge del pupario.

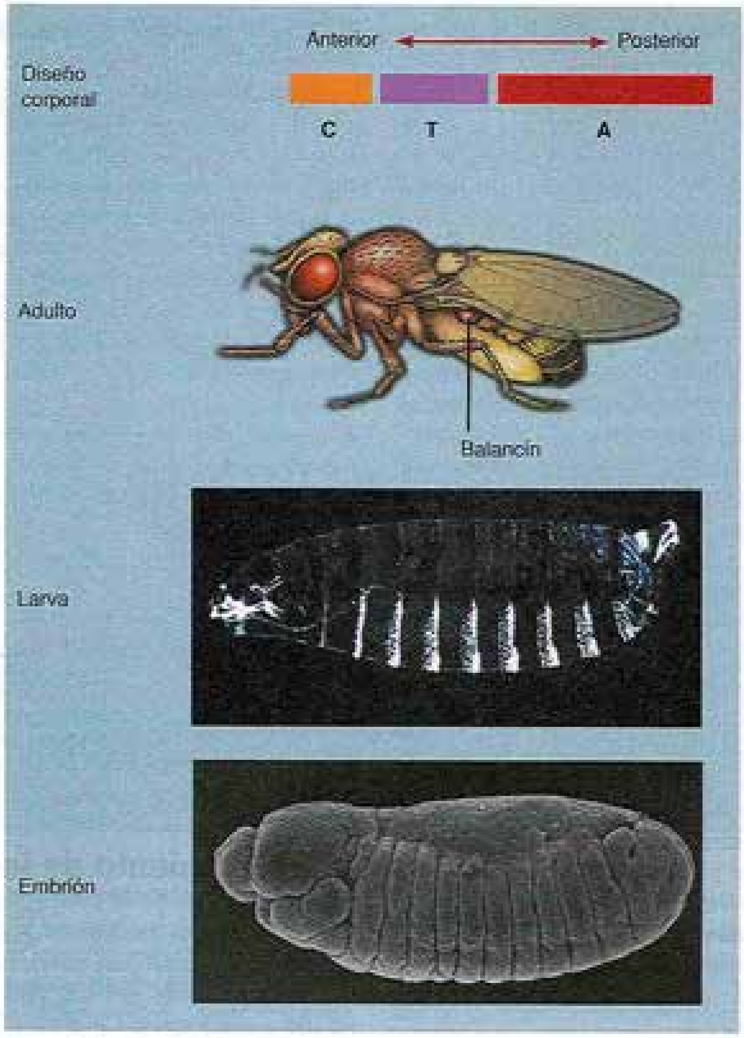


***Fig. 15-4. DISEÑO CORPORAL DEL EMBRIÓN Y DEL ADULTO DE* DROSOPHILA MELANOGASTER.** *En todos los casos es posible notar tres regiones corporales básicas: la cabeza (C), el tórax (T), y el abdomen (A). Cada región del cuerpo está dividida en unidades repetitivas, llamadas segmentos, que poseen identidades específicas en distintas regiones del cuerpo. Por ejemplo, en el tórax del adulto, el segundo segmento torácico (T2) posee un par de patas en la región ventral y un par de alas en la región dorsal, mientras que el tercer segmento torácico (T3) posee un par de patas en la región ventral y un par de balancines (pequeñas estructuras en forma de perilla, importantes en el control de maniobras durante el vuelo) en la región dorsal. Para estimar las diferencias de tamaño reales entre el embrión, la larva y el adulto (véase figura 15-2).*

embrión aceptor (fig. 15-5). Estos experimentos indican claramente que el material trasplantado de un embrión a otro contiene algún tipo de señal o "determinante" bioquímico que es capaz de inducir el desarrollo de estructuras específicas en el embrión. La idea que surgió de estos experimentos fue que estos *determinantes* eran de algún modo capaces de establecer la organización del cuerpo del animal.

A mediados de la década de 1970, Klaus Sander, en Alemania, integrando datos e ideas de su grupo y de varios otros grupos de investigación, postuló que estos determinantes o **morfógenos** –del griego, "generadores de forma"– se distribuirían en forma desigual a lo largo del embrión. De acuerdo con este modelo, en las zonas cercanas a los extremos del huevo, la concentración del determinante o morfógeno sería mayor y esta concentración decrecería en forma paulatina hacia el otro extremo. Esto significa que existiría un *gradiente de concentración* de estos morfógenos. De esta manera, la investigación sobre el establecimiento de los ejes corporales se centró en la identificación de estos determinantes y en conocer los efectos de los cambios de su concentración a lo largo de los ejes corporales.

Como mencionamos, desde el punto de vista anatómico, el extremo anterior del huevo de *Drosophila* puede distinguirse fácilmente desde el comienzo de la embriogénesis debido a la presencia del micropilo (véase fig. 15-3). Este hecho, junto con los experimentos de trasplante explicados, indica que el embrión posee una organización bien definida desde muy temprano, dado que desde estadios iniciales los extremos anterior y posterior del huevo son diferentes.

Por lo tanto, para entender las bases moleculares responsables del establecimiento de los ejes corporales en *Drosophila*, debemos referir-

Figura interactiva

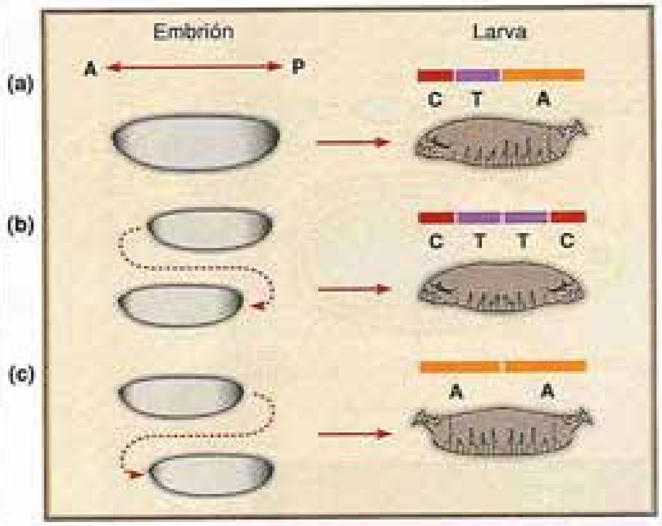


Fig. 15-5. EXPERIMENTOS DE TRASPLANTE REVELAN LA EXISTENCIA DE MORFÓGENOS. (a) *Un embrión normal da lugar a una larva que presenta elementos morfológicos característicos a lo largo del eje anteroposterior. Estos elementos incluyen, entre otros, la presencia de piezas bucales, quetas, espiráculos, etc; que permiten determinar claramente la posición de la cabeza (C), el tórax (T) y el abdomen (A) en la larva.* ***(b)*** *Si se extrae material desde la región anterior (A) de un embrión dador y se inyecta en la zona posterior (P) de otro embrión (aceptor), la larva resultante presentará estructuras anteriores típicas de la cabeza en sus dos extremos.* ***(c)*** *Recíprocamente, si se extrae material desde la región posterior de un embrión dador y se inyecta en la zona anterior de otro embrión aceptor, la larva resultante presentará estructuras posteriores en los dos extremos del cuerpo. Estos simples experimentos de trasplante implican la existencia de sustancias determinantes de estructuras anteriores y posteriores que se localizan diferencialmente a lo largo del cuerpo del animal.*

nos a los eventos que tienen lugar en etapas previas a la fecundación, cuando el oocito de *Drosophila* aún se encuentra en desarrollo dentro del ovario materno.

Los orígenes de la asimetría del embrión

El desarrollo del oocito dentro del ovario de *Drosophila* se muestra en la figura 15-6. Este proceso comienza en una estructura localizada en el ovario denominada *germario*, que contiene varias células madre o *stem cells*, es decir, células que pueden dar origen a cualquier tipo celular. Por cada futuro huevo, una célula madre experimenta cuatro divisiones mitóticas, que producen 16 células hijas que tienen la peculiaridad de estar intercomunicadas por medio de canales citoplasmáticos. Una de estas 16 células se transformará en el oocito y las otras 15, en células *nodriza* (fig. 15-6). Las células *nodriza* producen grandes cantidades de proteínas y mRNA, que se exportan a través de los puentes citoplasmáticos hacia el oocito. Una vez dentro del oocito, algunas de estas proteínas y mRNA provenientes de las células nodriza se localizan en áreas específicas y esto es lo que determina la orientación de los ejes principales del embrión.

Por otra parte, células del ovario materno forman una cubierta de células *foliculares* que rodea a las células nodriza y el oocito, constituyendo el *folículo* o *cámara del oocito*. Las células foliculares secretarán los materiales que componen la membrana vitelina y la cáscara del huevo, las cuales recubren por completo el huevo maduro.

Las complejas interacciones entre las células foliculares y el oocito tienen un papel fundamental en el establecimiento de los ejes corporales del oocito: cuando el oocito establece su primer contacto con las células foliculares en la zona posterior del folículo, éstas comienzan a recibir un tipo de señal bioquímica desde el oocito. Esta señal produce la activación de un receptor en la membrana de las células foliculares (la proteína Torpedo) luego de su interacción con la proteína Gurken, la cual es secretada desde el oocito (fig. 15-7). Gurken es una proteína de la familia de los factores transformadores de crecimiento TGF (involucrados en el control de proliferación celular). La activación de Torpedo en las células foliculares las lleva a emitir nuevas señales hacia el oocito el cual, en respuesta, reorganiza su citoesqueleto. Estos cambios determinan que ciertos mRNA importados desde las células nodriza se localicen en regiones específicas dentro del oocito: mRNA que codifican una proteína denominada **Bicoid** se localizarán en la futura zona anterior, mientras que mRNA que codifican una proteína denominada Oskar lo harán en la futura área posterior del oocito. Las localizaciones selectivas de los mRNA de Bicoid en la zona anterior, y Oskar en la zona posterior "marcan" los extremos delantero y trasero del embrión. La localización de los productos maternos Bicoid y Oskar determina, entonces, la posición y la organización del eje anteroposterior del oocito, y por ende, las posiciones de formación de la cabeza y la cola del futuro animal.

Los gradientes de morfógenos

Como vimos, las células nodriza secretan una gran cantidad de mRNA y proteínas. La presencia de mRNA maternos –como los que codifican las proteínas Bicoid y Oskar– en las respectivas regiones anteriores y posteriores del oocito dispara el establecimiento del eje anteroposterior del animal. La presencia de Oskar en el extremo posterior determina que en esta zona se localicen de manera preferencial mRNA que codifican otra proteína denominada **Nanos**. Por lo tanto, Nanos es otro factor de origen materno que marca el extremo posterior del animal.

Aunque la mayor parte de las moléculas de Bicoid se encuentran en el extremo anterior del oocito, por simples reglas fisicoquímicas es natural pensar que estas moléculas se difunden hacia el otro extremo. Como consecuencia de este fenómeno, la concentración de Bicoid será progresivamente menor a medida que nos alejamos del extremo anterior. Lo mismo ocurrirá con las concentraciones de Nanos, que serán altas en la parte posterior y cada vez menores hacia la parte anterior del oocito. La formación de gradientes de concentración es crucial para el desarrollo temprano del animal, ya que le proveen al oocito un sistema de coordenadas que guía el posicionamiento del eje anteroposterior del embrión (fig. 15-8). De aquí en más, estos gradientes orientarán la localización de las estructuras anteriores y posteriores durante el proceso de desarrollo.

Durante el desarrollo temprano del embrión, como ya vimos, el núcleo del cigoto se divide varias veces y durante cierto período no existe ninguna separación de membranas celulares que individualice a las células (la formación de membranas ocurre más tarde). Por lo tanto, cada núcleo del embrión se encuentra rodeado de un citoplasma que contiene una combinación de concentraciones ligeramente distinta de Bicoid y Nanos. Por ejemplo, si el núcleo está cerca del extremo anterior del embrión, estará expuesto a concentraciones altas de Bicoid y

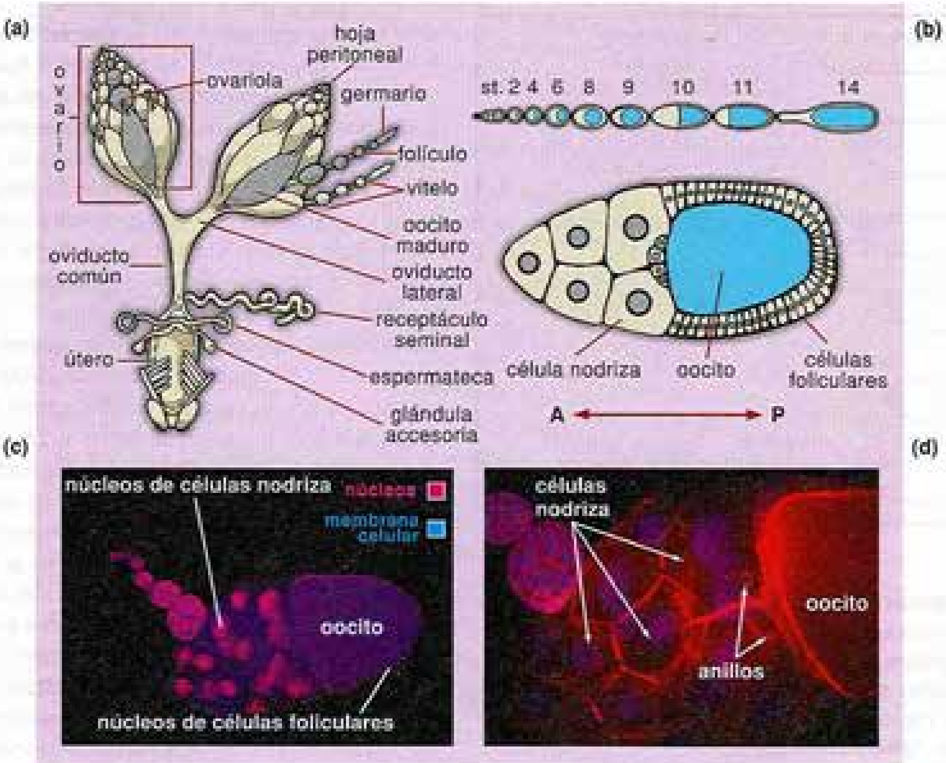


Fig. 15-6. LA OOGÉNESIS Y LA ESTRUCTURA DE LOS OVARIOS DE DROSOPHILA MELANOGASTER. ***(a)*** *Cada ovario de Drosophila contiene varias ovariolas (una ovariola de cada ovario se ha coloreado de gris). Cada ovariola posee una estructura que se asemeja a una línea industrial de ensamblado, en la cual los oocitos más tempranos y los más maduros yacen en extremos opuestos. Los oocitos maduros pueden distinguirse por la presencia de los apéndices dorsales (véase fig. 15-3).* ***(b)*** *A medida que el oocito completa su desarrollo, ocupa la mayor parte del volumen del folículo (las regiones en celeste indican la posición del oocito). Las células nodriza se encuentran en la región anterior de cada folículo y se comunican entre sí y con el oocito por medio de anillos a través de los cuales mRNA sintetizados en las células nodriza son exportados hacia el oocito.* ***(c)*** *Microfotografía de una ovariola tratada con reactivos que tiñen la membranas celulares (azul) y componentes nucleares (fucsia) observada bajo microscopía de fluorescencia. Nótese la diferencia en el tamaño de los núcleos de las células nodriza y de los núcleos de las células foliculares.* ***(d)*** *Detalle de (c). Aquí, las membranas celulares se observan en color rojo y los componentes nucleares en violeta.*

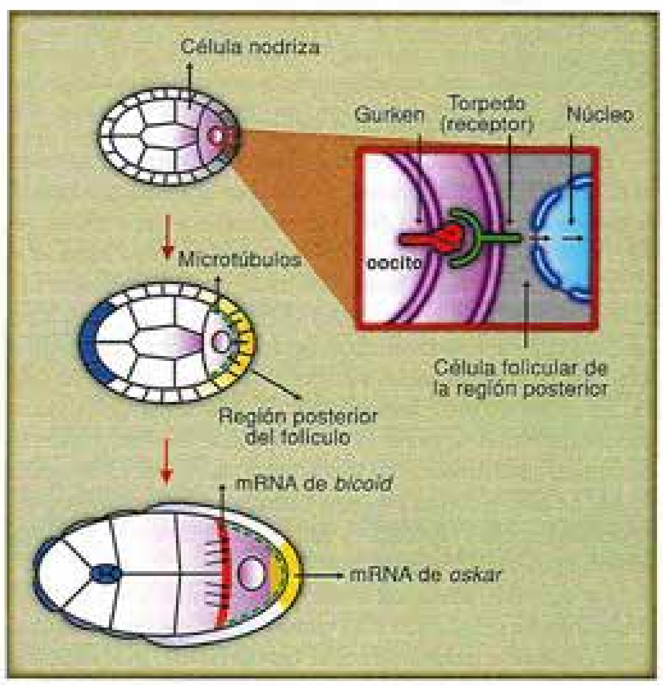


Fig. 15-7. EVENTOS DE SEÑALIZACIÓN DURANTE LA MADURACIÓN DEL OOCITO. *El contacto del oocito con células foliculares en la región posterior del folículo dispara eventos de señalización que involucran al receptor Torpedo (indicado en verde dentro del recuadro) y al ligando Gurken (en rojo en el recuadro). Estos eventos de señalización determinan la reorganización del citoesqueleto del oocito y llevan así a que diferentes mRNA se localicen en regiones específicas del oocito.*

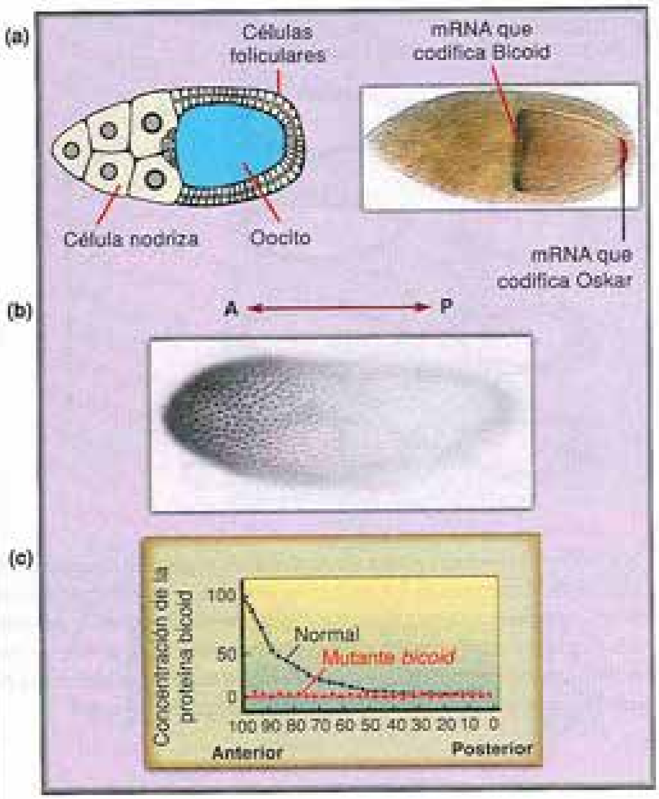


Fig. 15-8. LA LOCALIZACIÓN DE PRODUCTOS MATERNOS Y LOS GRADIENTES DE MORFÓGENOS. ***(a)*** *Ya en estadios tempranos de desarrollo del oocito, ciertos mRNA se localizan en regiones específicos del oocito: moléculas de mRNA que codifican la proteína Bicoid se localizan de modo preferencial en la región anterior del oocito (color negro), mientras que moléculas de mRNA que codifican la proteína Oskar se localizan mayoritariamente en el polo posterior del oocito (color rojo). Debido a procesos de difusión, estas y otras moléculas forman gradientes de concentración a lo largo del oocito proveyéndole un sistema de coordenadas que establece el futuro eje anteroposterior (A yP) del animal.* ***(b)*** *La distribución de la proteína Bicoid en un embrión temprano de Drosophila sigue un gradiente de concentración a lo largo del eje anteroposterior. Este gradiente de concentración establece la posición y la orientación del eje anteroposterior del animal.* ***(c)*** *El gradiente de concentración es eliminado totalmente en mutantes del gen bicoid. La carencia de la proteína Bicoid afecta la formación de la cabeza y otras estructuras en la región anterior del animal.*

concentraciones bajas de Nanos; mientras que si el núcleo está localizado cerca del extremo posterior del animal, recibirá concentraciones altas de Nanos y bajas de Bicoid. Es decir, cada posición a lo largo del eje anteroposterior estará marcada por un valor característico de las concentraciones de Bicoid y Nanos. Según las concentraciones de Bicoid y Nanos a las que esté expuesto, cada núcleo será conducido por un camino distinto en su desarrollo. Si está expuesto a concentraciones altas de Bicoid, formará estructuras anteriores; si se encuentra con altas concentraciones de Nanos, formará estructuras como el abdomen, presentes en el extremo posterior del insecto. Si un embrión está desprovisto de la proteína Bicoid, carecerá de todas las estructuras anteriores, como la cabeza y el tórax (fig. 15-9a y b).

Los productos de genes maternos como las proteínas Bicoid y Nanos constituyen ejemplos de sustancias morfógenas. Los morfógenos poseen dos propiedades fundamentales. Una de ellas es su distribución espacial: la concentración de un morfógeno varía a lo largo de una dimensión corporal, por ejemplo, a lo largo del eje anteroposterior del embrión. La otra propiedad crítica de un morfógeno es que sus efectos reguladores sobre otros genes dependen de su concentración en esa zona particular del cuerpo. A medida que un morfógeno difunde a lo largo de un eje corporal, su concentración decrece en forma progresiva, y así le proporciona al embrión un sistema de información posicional. Por ejemplo, el gen *hunchback* (como veremos más adelante, este gen pertenece a la clase de genes *gap*) requiere una concentración alta de Bicoid para poder expresarse normalmente*. Así resulta que *hunchback* sólo se expresa en las zonas anteriores del embrión, donde las concentraciones de Bicoid son muy altas. Si de manera artificial se aumentan las cantidades de Bicoid en la región anterior del embrión, se observa que la expresión de *hunchback* se extiende progresivamente más y más hacia regiones posteriores del embrión.

Es decir que Bicoid regula positivamente la expresión de *hunchback* de un modo que depende de su concentración. Al mismo tiempo, un aumento artificial en la concentración de Bicoid es capaz de desplazar el límite entre las estructuras de la cabeza y el resto del cuerpo hacia posiciones más posteriores del embrión (fig. 15-9b).

Los morfógenos son entonces proteínas que regulan la expresión génica.

Generación de unidades repetitivas

Hasta aquí hemos visto cómo la concentración de ciertos factores bioquímicos interviene en la definición del eje anteroposterior en el embrión. A continuación analizaremos cómo se construyen unidades repetitivas a partir de esta información.

Primero veremos cómo fue posible identificar a los genes involucrados en el proceso de formación de segmentos y luego nos adentraremos en los mecanismos moleculares que definen las interacciones entre estos genes.

Identificación de los genes que controlan la formación del embrión

Los investigadores Cristiane Nusslein-Volhard y Eric Wieschaus, trabajando en el Laboratorio Europeo de Biología Molecular (EMBL), en Heidelberg, Alemania, diseñaron e implementaron un estudio genético a gran escala, con el objetivo de saturar el genoma de *Drosophila* con mutaciones y así poder identificar animales mutantes que presentaran defectos en su desarrollo. Los resultados de su trabajo fueron tan contundentes y revolucionarios que los llevaron al logro del Premio Nobel de Medicina y Fisiología en el año 1995.

Para entender la lógica de éste y otros experimentos de *mutagénesis* (generación artificial de mutaciones), podemos recurrir a una ana-

**De aquí en más, en general los genes se escribirán en minúscula (bastardilla) y las proteínas comenzarán con mayúscula.*

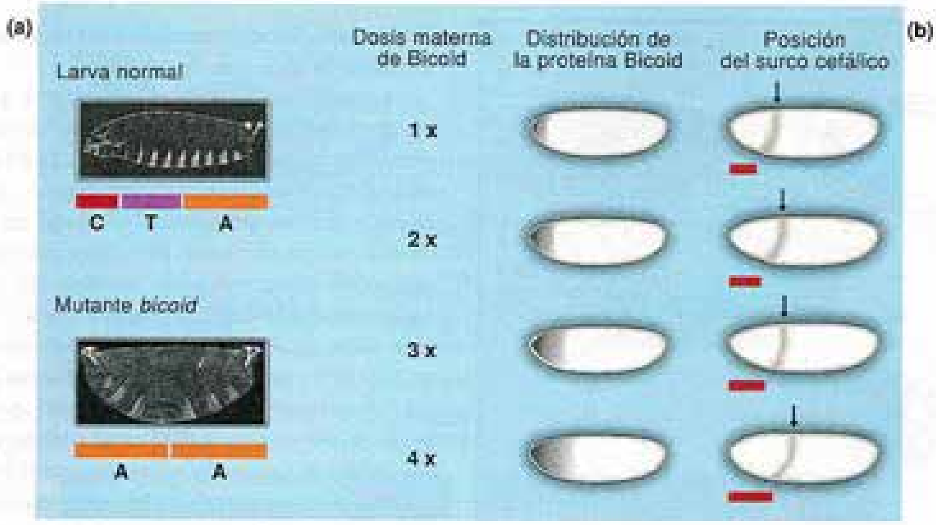


Fig. 15-9. LOS GENES QUE DEFINEN EL EJE ANTEROPOSTERIOR EN DROSOPHILA MELANOGASTER. ***(a)*** *Imágenes de microscopia de campo oscuro que muestran preparaciones de cutículas larvales normales y mutantes. Mutantes maternos para el gen bicoid producen embriones que carecen totalmente de estructuras anteriores y muestran una morfología típica del abdomen larval en ambos extremos del cuerpo. Las barras coloreadas indican la extensión de las regiones de la cabeza (C), tórax (T) y abdomen (A).* ***(b)*** *Al aumentar de manera artificial las dosis de expresión de la proteína Bicoid mediante métodos genéticos, la distribución del gradiente de concentración de Bicoid se desplaza progresivamente hacia las regiones posteriores del animal. Como resultado, las regiones del embrión que adquieren características anteriores se extienden más y más hacia la parte posterior del embrión. Esta transformación se evidencia mediante el cambio de posición del surco cefálico (flecha), el cual en estadios tempranos divide la región de la cabeza (indicada por una barra roja) del resto del cuerpo.*

logía. Imaginemos que se desea saber cómo funciona un aparato de televisión, sin tener acceso a ninguna información previa sobre el tema. Una posibilidad para investigar este problema podría consistir en el desensamblado sistemático de cada uno de los componentes de los circuitos electrónicos del televisor y el análisis en cada caso de cuáles son los efectos en la formación de la imagen. Es de suponer que al quitar los componentes clave la imagen se vea afectada de un modo particular, por ejemplo, que el resultado sea sólo una línea horizontal, o sólo una línea vertical, o la pérdida total de la imagen. Es decir, las distintas imágenes resultantes proveerán indicaciones sobre la función de los componentes específicos de los circuitos del televisor en la generación de la imagen completa.

Retomando al trabajo de Nusslein-Volhard y Wieschaus, el interrogante que decidieron explorar fue cuáles son los genes que controlan la formación del embrión de *Drosophila*. Para abordar este tema, provocaron mutaciones individuales en el genoma de *Drosophila* y estudiaron sus efectos en el desarrollo embrionario. Así, trataron a moscas adultas con un agente mutágeno –una sustancia capaz de generar mutaciones y por lo tanto de afectar la funciones génicas de un modo heredable–. Luego aparearon esos adultos "mutagenizados" con adultos normales y analizaron cuidadosamente los embriones que nacieron de estos apareamientos.

En aquellos casos en los que los embriones presentaban defectos reproducibles e interesantes, Nusslein-Volhard y Wieschaus aplicaron técnicas de genética clásica –como mapeos de complementación y estudios de segregación (véase cap. 8, El mapeo de cromosomas: determinación de la distancia genética)– para determinar la posición del o los genes afectados por la mutación. Así, tras un trabajo sistemático excepcional, Nusslein-Volhard y Wieschaus encontraron decenas de genes que afectaban el desarrollo embrionario de *Drosophila* y los clasificaron según los defectos que presentaran los embriones cuando su función estaba afectada.

La saturación de todo el genoma con mutaciones implicó el trabajo con miles de líneas mutantes, por lo que debieron optimizar sus técnicas para la identificación de defectos en los embriones. Una de las maneras más rápidas y prácticas para detectar defectos en la estructura del animal fue la de analizar los *patrones de las cutículas larvales* ya formadas en embriones muy tardíos (fig. 15-10a). Mediante la inspección de estas cutículas es posible inferir si el animal se ha desarrollado normalmente o si ha habido problemas en el establecimiento de sus patrones corporales.

Genes de efecto materno y genes de efecto cigótico

Como resultado de los estudios descritos, Nusslein-Volhard y Wieschaus clasificaron a los genes según las fases y los aspectos del desarrollo en los que se observaron los defectos.

Las dos clases de genes más importantes fueron llamadas de *efecto materno* y de *efecto cigótico*. En las mutaciones de efecto materno se vio que afectaban el funcionamiento de genes cuya función es requerida cuando el huevo todavía está en el cuerpo de la madre. La ausencia de una función normal en estos genes en la madre del embrión determina una serie de efectos muy serios en los embriones descendientes. Ejemplos de genes maternos involucrados en el establecimiento de las regiones anteriores y posteriores del embrión incluyen los ya mencionados Bicoid, Nanos y Oskar. Algunas de las mutaciones de *efecto materno* afectaron de manera específica el patrón anteroposterior del animal, otras alteraron sólo el patrón dorsoventral, mientras que otras mutaciones afectaron exclusivamente los extremos del animal.

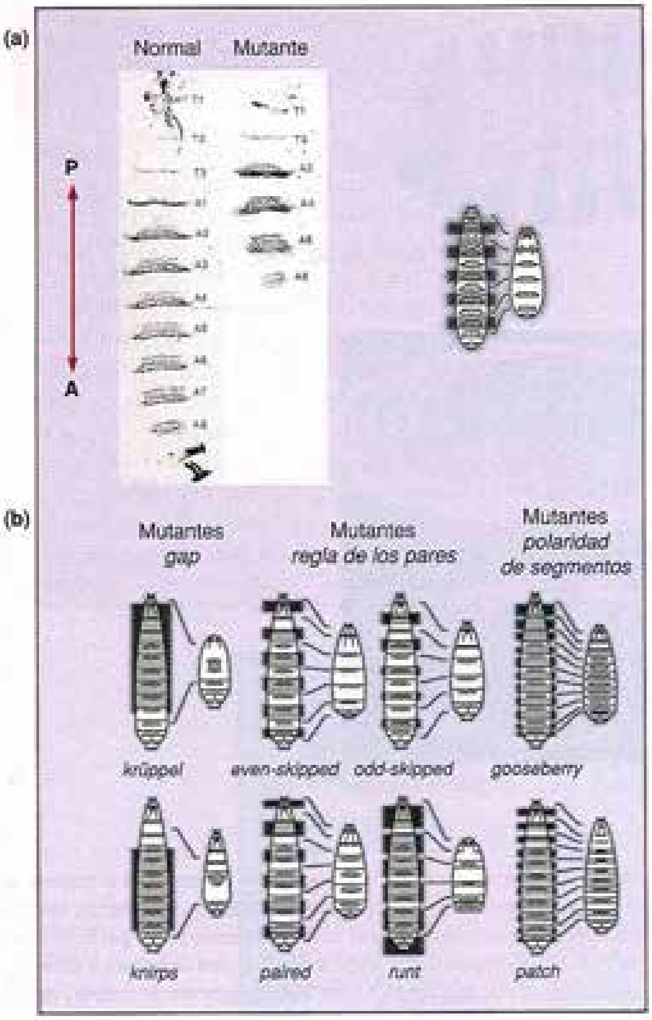


Fig. 15-10. PATRONES DE CUTÍCULAS LARVALES NORMALES Y MUTANTES PARA GENES DE SEGMENTACIÓN. ***(a)*** *A la izquierda se observan dos fotografías de preparaciones de cutícula larval, una normal y una proveniente de una larva mutante para un gen de segmentación. A la derecha de las fotografías, un diagrama que esquematiza los patrones cuticulares normal y mutante de estos especímenes. Los rectángulos grisáceos sobre el diagrama de la cutícula normal indican las regiones de la larva que han desaparecido de la cutícula mutante.* ***(b)*** *Diagramas que ilustran distintos tipos de mutantes pertenecientes a las diferentes clases de genes de segmentación:* gap, regla de los pares y de polaridad de segmento. *Cada mutante se compara con el patrón cuticular de la larva normal, en la cual –al igual que en el caso del diagrama en (a)– las regiones afectadas en el mutante se indican con rectángulos grisáceos sobre la larva normal.*

Por otra parte, se observó que las mutaciones de *efecto cigótico* afectaban a genes cuya función se manifiesta una vez que el embrión ya activó su propio programa genético, mientras se encuentra en desarrollo fuera de la madre.

El hecho de poder encontrar estas distintas clases de mutaciones afectando procesos de desarrollo individuales reveló que los genes involucrados en la organización del animal a lo largo del eje anteroposterior (sistema anteroposterior) son distintos de los genes involucrados en la especificación del eje dorsoventral (sistema dorsoventral) y de aquellos genes que participan del desarrollo de los extremos del animal (sistema terminal).

Estos hallazgos tuvieron un impacto muy fuerte en el campo de la biología del desarrollo, ya que hasta ese momento se pensaba que la mayoría de los genes que controlaban el desarrollo actuaban en grandes grupos y con muy complicadas interacciones, y por lo tanto no se consideraba la posibilidad de que genes individuales pudieran estar asociados directamente con un proceso de desarrollo determinado. Los experimentos de Nusslein-Volhard y Wieschaus demostraron que estas ideas no eran correctas.

Varias mutaciones en genes de *efecto cigótico* mostraron que están vinculadas a defectos en el proceso de generación de unidades repetitivas en el embrión. Estos genes usualmente se definen como *genes de segmentación*. Según el tipo de defecto observado, los distintos genes se clasificaron en categorías o *clases* de genes. Por ejemplo, ciertas mutaciones produjeron la desaparición de tramos de varios segmentos consecutivos del embrión. Estas clases de genes se denominaron *gap* (del inglés *gap, región faltante*). Ejemplos de genes *gap* son los genes *hunchback (hb), krüppel (kr), knirps (kni)* y *giant (gt)*.

Otras mutaciones generaron embriones en los que faltaban segmentos alternados; por ejemplo, todos los segmentos pares lucían normales, mientras que todos los segmentos impares habían desaparecido. Debido a esta peculiaridad, esta clase de genes se denominaron *pair-rule* (del inglés, *regla de los pares*). Algunos ejemplos de esta clase de genes son *even-skipped* (*eve*), *fushi-tarazu* (*ftz*) y *paired* (*prd*).

En otros casos, los defectos no afectaron el número total de segmentos, sino *subregiones* dentro de los segmentos; por ejemplo, en presencia de ciertas mutaciones, desaparecían las regiones anteriores o posteriores de todos los segmentos. Estos genes se definieron como genes *de polaridad de segmento*. Ejemplos de esta categoría de genes incluyen al gen *engrailed* (*en*), *wingless* (*wg*) y *gooseberry* (*gsb*). En la figura 15-10b se muestran ejemplos de los efectos de mutaciones en distintas clases de genes de segmentación (fig. 15-10b).

Funcionamiento molecular de los genes involucrados en los patrones de desarrollo

Hemos visto cómo la original serie de experimentos genéticos de Nusslein-Volhard y Wieschaus permitieron definir las principales clases de genes involucrados en el desarrollo de *Drosophila*. Sin embargo, para entender realmente el proceso de desarrollo, es necesario analizar el "funcionamiento" individual de los genes del desarrollo y comprender cómo las funciones de los distintos genes se integran generando un programa de desarrollo coherente.

A comienzos de la década de 1980, los avances de la biología molecular, en particular las técnicas de clonado y secuenciación de genes, y los métodos de seguimiento de la expresión génica a nivel de mRNA y proteínas comenzaron a ser adaptados e incorporados al estudio del desarrollo animal. Los descubrimientos que surgieron de estos estudios moleculares abrieron un nuevo capítulo en la comprensión de la biología del desarrollo animal.

El análisis funcional de los genes que controlan el desarrollo se centró en tres preguntas fundamentales. Para un gen dado, estas preguntas son:

1. *¿Qué tipo de proteína es codificada por el gen?*
2. *¿En qué tejidos y en qué momento del desarrollo se expresa el gen?*

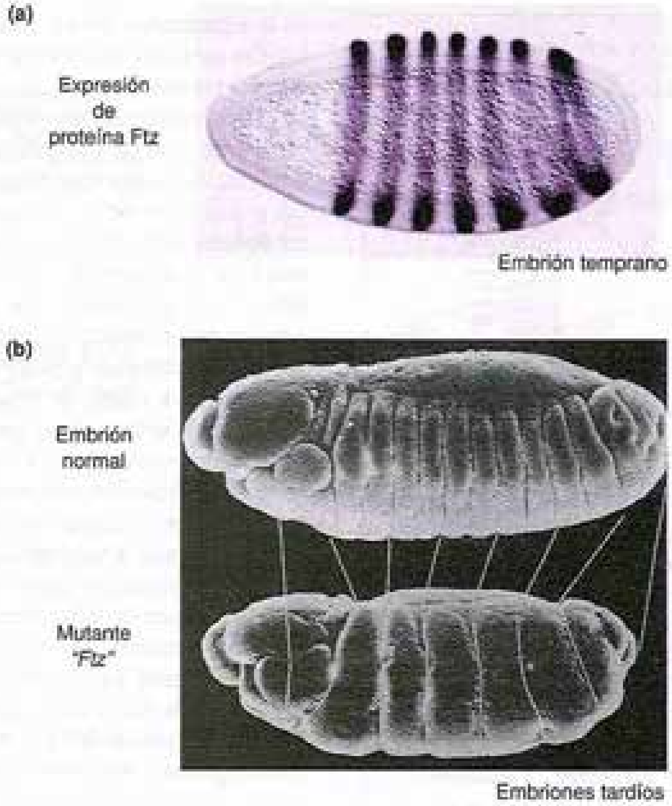


Fig. 15-11. COORDINACIÓN ENTRE LA FUNCIÓN Y LA EXPRESIÓN DE LOS GENES DEL DESARROLLO. **(a)** *Fotografía de un embrión temprano de Drosophila sometido a una tinción inmunohistoquímica que detecta la distribución de la proteína Ftz (señal en oscuro). Nótense las siete bandas de expresión características de la proteína Ftz. Este patrón de expresión de la proteína Ftz en bandas repetitivas revela que, aunque anatómicamente el embrión aún no muestra signos de segmentación, a nivel molecular los procesos de generación de unidades repetitivas ya han comenzado en el momento en que se activan los genes de la regla de los pares.* **(b)** *Imágenes de microscopio electrónico de barrido de un embrión normal y de un embrión mutante para el gen ftz. En el mutante ftz se observa que el embrión carece de toda una serie de segmentos alternados. Las líneas blancas indican la correspondencia entre los segmentos del mutante y del embrión normal.*

3. *¿De qué modo otros genes del desarrollo afectan la actividad del gen en cuestión?*

Para ilustrar este tipo de análisis funcional, utilizaremos como ejemplo el gen de la clase *regla de los pares*, *fushi tarazu* (o *ftz*).

Las consecuencias morfológicas de una mutación en *ftz* pueden observarse en la figura 15-11. Como en el caso de otros genes de la clase *regla de los pares*, vemos que toda una serie de segmentos alternados desaparece del embrión (fig. 15-11). El clonado y la secuenciación del gen *ftz* revelaron que el gen codificaba un factor de transcripción (recuadro 15-2, *Las bases moleculares del establecimiento de unidades repetitivas*).

Mediante el estudio de la expresión de los genes *de efecto materno* y de segmentación en distintos momentos del desarrollo embrionario de *Drosophila*, se logró establecer una secuencia temporal para la acción de los genes maternos y los genes de segmentación (fig. 15-12).

Estos estudios revelaron que los genes de *efecto materno* se expresan muy temprano, marcando los extremos anterior y posterior del embrión, estableciendo así el sistema de ejes corporales descrito anteriormente. Más tarde, durante el desarrollo, se activa la expresión de genes *gap* en anchas bandas verticales a lo largo del eje anteroposterior del embrión. Luego se activa la expresión de los genes de la *regla de los pares* mostrando sus siete bandas verticales características y, finalmente, se activan los genes de *polaridad de segmento*, típicamente con un patrón de expresión de 14 bandas verticales a lo largo del eje anteroposterior. Se estableció así que las distintas clases de genes de segmentación se expresan en un orden temporal bien definido y jerárquico: primero se expresan los genes de *efecto materno*, luego los genes *gap*, más tarde los genes de *la regla de los pares* y, por último, los genes de *polaridad de segmento*. Este pautado orden temporal de expresión de los genes de segmentación, clase por clase, se conoce como **cascada de segmentación**.

Diferenciación de unidades repetitivas

A continuación veremos cómo cada uno de los segmentos se transforma en unidades con formas y funciones especializadas. El conjunto de características anatómicas y funcionales de cada segmento se

Recuadro 15-2

Las bases moleculares del establecimiento de unidades repetitivas

Como vimos, los patrones de expresión de los genes de segmentación intervienen en el proceso de segmentación morfológica, lo cual puede comprobarse cuando se inducen mutaciones en estos genes. Por ejemplo, si un gen se expresa en siete bandas verticales (tal como *ftz*; véase fig. 15-11), cuando se elimina su función por medio de una mutación, se obtiene un embrión con defectos en los siete segmentos en los que normalmente se expresa *ftz* (en rigor, en este caso, la dependencia de *ftz* es tan estricta que los siete segmentos desaparecen por completo).

¿Cómo es posible que ciertos núcleos del embrión expresen un único gen de la *regla de los pares*, mientras que núcleos inmediatamente vecinos mantengan a este gen celosamente reprimido? Diversos experimentos con mutantes han puesto en evidencia que la presencia de regiones reguladoras transcripcionales permite que la expresión de un gen sea activada en un momento y en un sitio específico del embrión.

Se ha observado que las secuencias reguladoras transcripcionales son capaces de "leer" las concentraciones de activadores y represores transcripcionales que existen en las distintas regiones a lo largo del eje anteroposterior del animal y transformar esta información en patrones transcripcionales específicos en los genes del desarrollo a lo largo del embrión.

Como consecuencia de estos sistemas de regulación transcripcional, algunos genes se expresan en bloques o regiones extensas (como los genes *gap*) y otros establecen un patrón de expresión periódico, como por ejemplo las 7 o 14 bandas verticales que caracterizan la expresión de los genes de la *regla de los pares* y de los genes de *polaridad de segmento*, respectivamente. Como veremos, este sistema transcripcional de control de la expresión génica también permite activar o reprimir genes en segmentos o estructuras específicas en el embrión en desarrollo.

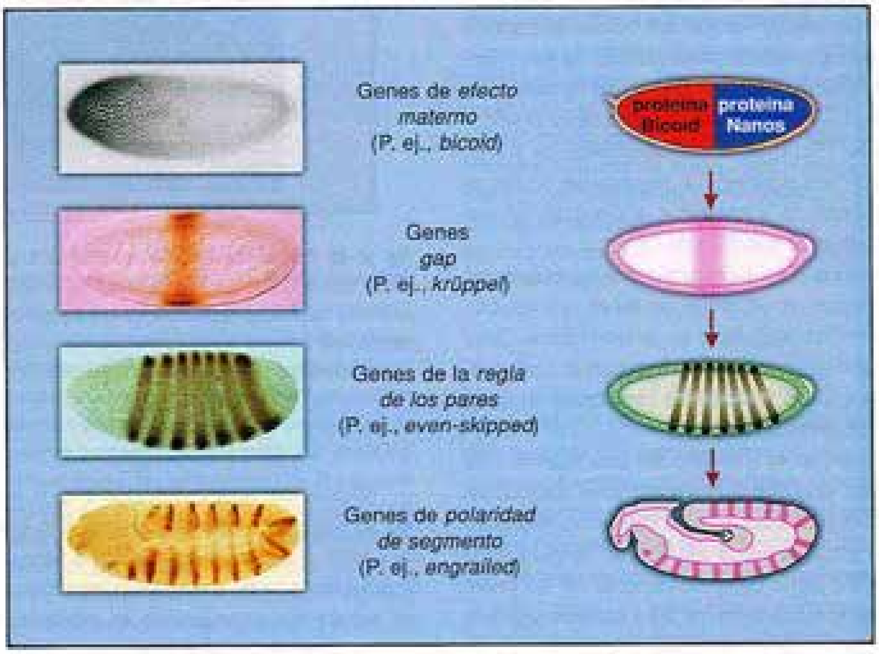


Fig. 15-12. PATRONES DE EXPRESIÓN TEMPORAL DE LOS GENES DE SEGMENTACIÓN Y SU ORGANIZACIÓN FUNCIONAL JERÁRQUICA. *Fotografías y esquemas de embriones de* Drosophila *que muestran la distribución de las proteínas* Bicoid, Krüppel, Eve y En. *Los genes de efecto materno se expresan muy temprano, más tarde se activa la expresión de los genes* gap, *luego se activan los genes de la* regla de los pares *y finalmente se activa la expresión de los genes de* polaridad de segmento. *Existe una secuencia funcional muy bien definida que establece el orden temporal de expresión de los genes de segmentación.*

www
Galería de imágenes

define como la "identidad" propia de esa parte del animal. Ilustraremos en primer lugar casos en los que la identidad de las partes del animal es anormal. Luego describiremos cuáles son los genes afectados en esos casos anómalos y, finalmente, explicaremos cómo es que el funcionamiento normal de estos genes controla la diferenciación de los distintos segmentos del animal, de modo que cada unidad repetitiva obtenga su propia identidad.

Transformaciones homeóticas

Hacia finales del siglo XIX, el científico inglés William Bateson (1861-1926) publicó una gran recopilación de datos sobre variaciones y anomalías espontáneas en la forma de ciertos animales en su trabajo *Materials for the study of variation* ("Materiales para el estudio de la variación"). En este tratado, Bateson resaltó la existencia de un tipo especial de transformación corporal detectada en varios animales, en la

cual una parte del animal había sido reemplazada por una estructura que se asemejaba a otra parte (fig. 15-13). Bateson llamó **transformaciones homeóticas** a este tipo de alteraciones del patrón de desarrollo morfológico.

En estas transformaciones, la identidad de una parte del cuerpo parece haber sido otorgada equivocadamente. Como en el experimento de Christine Nusslein-Volhard y Eric Wieschaus, el estudio de estas anomalías constituye un excelente modelo para comprender cómo la identidad de segmentos es específica durante el desarrollo normal.

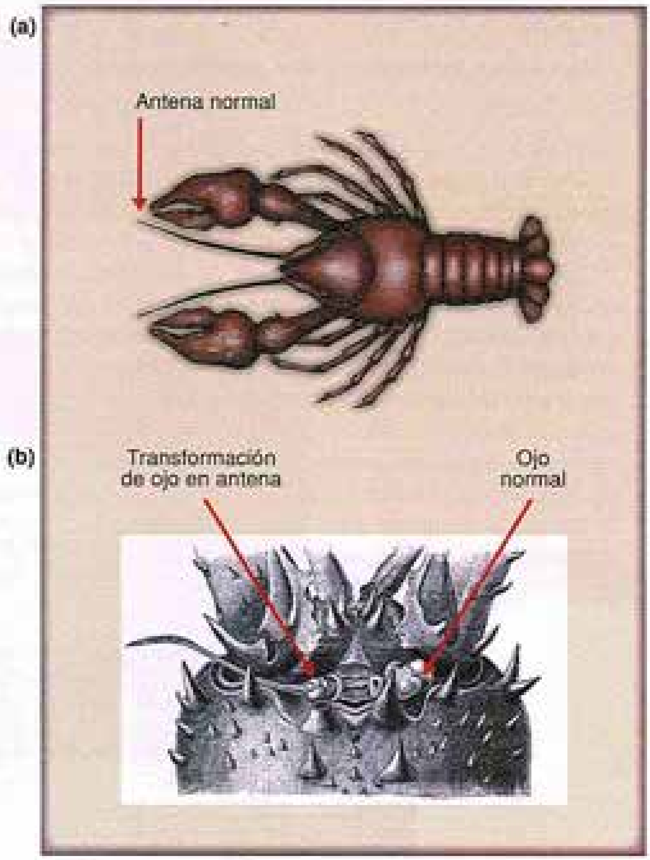


***Fig. 15-13. TRANSFORMACIÓN HOMEÓTICA. (a)** Una langosta de agua dulce. Nótese la presencia de dos antenas en la parte anterior del animal. **(b)** Transformación homeótica espontánea descrita por William Bateson en 1894. Obsérvese que mientras este ejemplar posee un ojo derecho normal, su ojo izquierdo ha sido reemplazado por una estructura que se asemeja mucho a una de las antenas del animal.*

Mutaciones homeóticas en *Drosophila*

A comienzos del siglo XX, mediante estudios genéticos en *Drosophila*, se logró aislar varias mutaciones que conducían a transformaciones homeóticas. En virtud de ello, estas mutaciones se denominaron **mutaciones homeóticas**.

En 1946, el biólogo estadounidense Edward B. Lewis (1918-2004) comenzó a investigar una serie de mutaciones homeóticas que producen un fenotipo denominado **Bithorax**. En moscas con mutaciones *bithorax*, la identidad del segundo y el tercer segmento del tórax no se establecen de manera apropiada. Estas anomalías se evidencian muy claramente en los apéndices específicos que se forman en estas regiones del cuerpo del animal. Como vimos, en una mosca normal, el segundo segmento torácico (T2) produce un par de patas y un par de alas, mientras que el tercer segmento torácico (T3) produce un par de patas y un par de balancines (véase fig. 15-4). Entre las mutaciones *bithorax* se dan casos en los que el segmento T3 construye apéndices típicos de T2. Así, en lugar de balancines, estas moscas poseen un segundo par de alas en T3. En otras mutaciones *bithorax* se observa que la identidad del segmento T2 se ha transformado en la identidad de T3.

Mediante estudios genéticos, Lewis descubrió que las mutaciones bithorax afectaban las funciones de un grupo de genes que estaban ubicados secuencialmente en forma contigua en un cromosoma. Debido a que mutaciones en uno de estos genes afectaban el comportamiento de los genes vecinos, Lewis postuló que componían un único complejo génico: el complejo *Bithorax* (o *BX-C*).

Lewis estudió mutaciones en el complejo *Bithorax* que no sólo afectaban la forma del adulto, sino que también alteraban distintos aspectos del desarrollo anatómico de las larvas de *Drosophila*. Integrando los resultados de estos estudios, Lewis propuso un revolucionario modelo molecular que explica cómo el funcionamiento de los genes del complejo *Bithorax* otorga identidades correctas a distintos segmentos del animal. Por este trabajo, Lewis fue galardonado con el Premio Nobel de Medicina y Fisiología en 1995.

Genes Hox

En la actualidad, sabemos que *Drosophila* posee dos complejos de genes involucrados en transformaciones homeóticas: el complejo *Bithorax* y el complejo *Antennapedia*. Cada complejo contiene varios genes, los cuales genéricamente se denominan **genes *Hox*** (*Homeotic-Complex Genes-Genes del Complejo Homeótico*). Existen cinco genes *Hox* en el complejo *Antennapedia* (*labial, proboscipedia, deformed, sex-comb reduced* y *antennapedia*) y tres en el complejo *Bithorax* (*ultrabithorax, abdominal A* y *abdominal B*).

A nivel molecular, los genes *Hox* codifican factores de transcripción que contienen un dominio de unión al DNA, llamado *homeodominio*. La secuencia de DNA que codifica para el *homeodominio* se denomina *Homeobox*.

Además de otorgar identidad a cada parte del cuerpo, cada gen *Hox* se expresa en distintas regiones a lo largo del eje anteroposterior del animal. A través de sus funciones transcripcionales específicas, cada gen *Hox* es capaz de regular la expresión de diversas baterías de genes subalternos cuyas actividades modifican las propiedades celulares de una única región del animal.

Estos sofisticados patrones de expresión para cada gen *Hox* inicialmente están determinados por la presencia de combinaciones específicas de productos de genes *gap* y de la *regla de los pares* en distintas partes del animal. Estos productos (*gap* y *regla de los pares*) actúan sobre las extensas regiones que regulan la transcripción de los genes *Hox* y así determinan sus patrones de expresión.

Por lo tanto, las secuencias que regulan los patrones de transcripción de los genes *Hox* actúan como "intérpretes" de los productos previamente localizados en distintas regiones del embrión, transformándolos en un patrón de expresión específico para cada gen *Hox*. Más tarde en el desarrollo, alteraciones en la estructura de la cromatina (véase cap. 11) estabilizarán y fijarán los patrones de expresión de los distintos genes *Hox* en diferentes regiones del embrión.

Notablemente, el orden de expresión de los genes *Hox* a lo largo del eje anteroposterior es idéntico al orden en el cual los distintos ge-

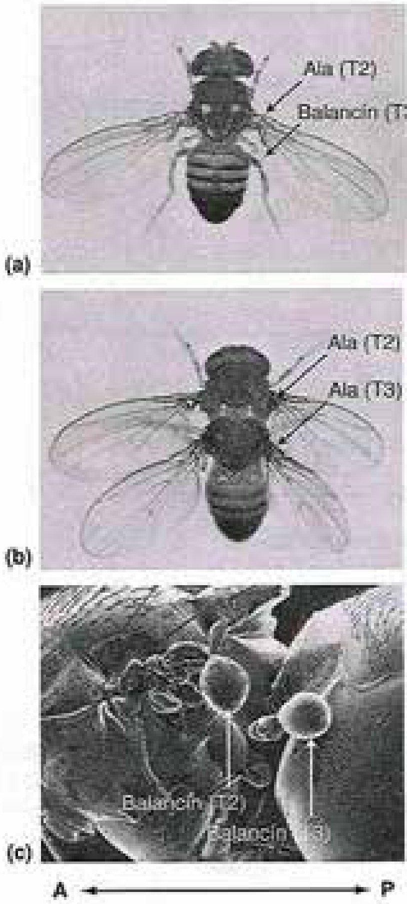


Fig. 15-14. *MUTACIONES HOMEÓTICAS EN DROSOPHILA MELANOGASTER.* ***(a)*** *Fotografía de un adulto normal de Drosophila melanogaster. Nótese la presencia de un par de alas en la zona dorsal del segundo segmento torácico (T2) y de un par de pequeños apéndices en forma de perilla en el área dorsal del tercer segmento torácico (T3).* ***(b)*** *Fotografía de una mosca que porta mutaciones severas dentro del complejo Bithorax. En este ejemplar se puede observar que todo el tercer segmento torácico (T3), el cual normalmente produce un par de balancines, ha sido transformado en un segmento que se asemeja cercanamente al segundo segmento torácico (T2), de modo que en este segmento, en vez de balancines, este animal ha desarrollado un segundo par de alas.* ***(c)*** *Micrografía electrónica de barrido de un mutante denominado "haltere mimic". Esta mutación afecta la expresión del gen Hox ultrabithorax (Ubx), extendiendo su expresión a regiones anteriores del animal. Como resultado de este patrón de expresión incorrecto de Ubx, este ejemplar desarrolló balancines en los segmentos T2 y T3.*

nes *Hox* se encuentran en el cromosoma. Así, por ejemplo, el gen *Hox labial* se expresa en las regiones más anteriores del animal, *proboscipedia* se expresa en una región posterior a la zona donde se expresa *labial*, *deformed* en una zona posterior a *labial*, y así sucesivamente. Este fascinante fenómeno, aún no explicado, se conoce como *colinealidad* (fig. 15-15).

Aunque el patrón espacial de expresión de los genes *Hox* sufra algunos reajustes durante el desarrollo, el orden de expresión relativo de cada gen se mantiene hasta la vida adulta.

Es importante detenerse para apreciar el enorme significado de los peculiares patrones de expresión de los genes *Hox*. La expresión de cada gen *Hox* en diferentes subregiones a lo largo del eje anteroposterior del animal provee una poderosa explicación sobre cómo los distintos segmentos del embrión adquieren sus identidades propias. Así, según la combinación de genes *Hox* que se exprese en cada uno de los segmentos, éstos recibirán diferentes instrucciones transcripcionales que los llevarán a desarrollar una identidad específica. Cuando existen mutaciones que afectan la expresión normal de los genes *Hox*, el resultado es que la identidad de un segmento se confunde con la de otros segmentos del animal. Así, a través de este "código" de genes *Hox*, el animal convierte cada una de sus unidades repetitivas en estructuras diferentes.

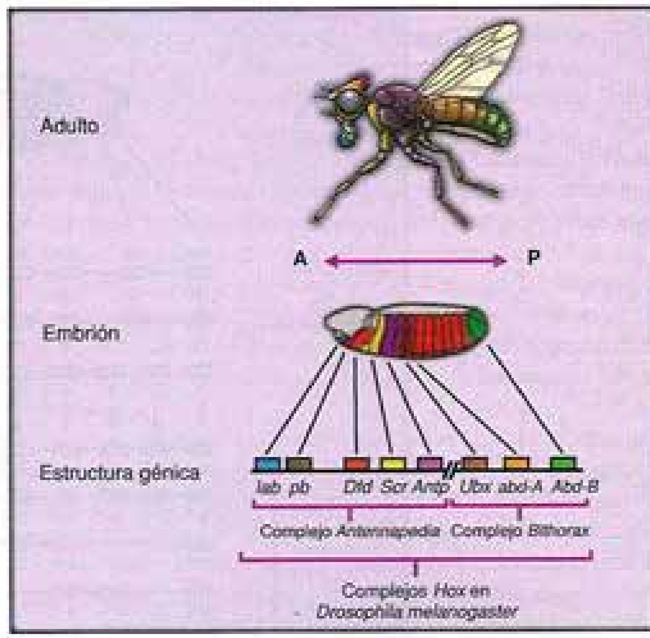


Fig. 15-15. *GENES HOX: ESTRUCTURA GÉNICA Y PATRONES DE EXPRESIÓN EN* DROSOPHILA MELANOGASTER. *Diagrama que representa la estructura génica de los complejos Hox Antennapedia y Bithorax de Drosophila melanogaster. Nótese que la expresión relativa de cada gen Hox (representado por un rectángulo coloreado) a lo largo del eje anteroposterior del embrión y del adulto recapitula la posición respectiva de cada gen Hox dentro del complejo. De este modo, genes que se encuentran a la izquierda del complejo génico Antennapedia –como, por ejemplo, labial (lab) o proboscipedia (pb)– se expresan en zonas anteriores del animal, mientras que los genes que se sitúan hacia el extremo derecho del complejo Bithorax se expresan en regiones posteriores del animal –por ejemplo, Ultrabithorax (Ubx), abdominal-A (Abd-A) y abdominal-B (Abd-B)–.*

La evolución del desarrollo de los animales

Luego del clonado de los genes *Hox* en *Drosophila* fue posible preguntarse si los mismos genes existían en otros organismos. Para dar respuesta a este interrogante, se realizaron experimentos de hibridación de DNA en otras especies en los que se utilizaron como sondas moleculares fragmentos de las secuencias de DNA de los genes *Hox* de *Drosophila*. Estos estudios mostraron que los genes *Hox* son de hecho parte de una amplia familia de genes que contienen la secuencia Homeobox. Estos genes Homeobox se encuentran en la mayoría de los eucariontes, desde las levaduras hasta el ser humano. Sin embargo, los da-

(a)

(b)

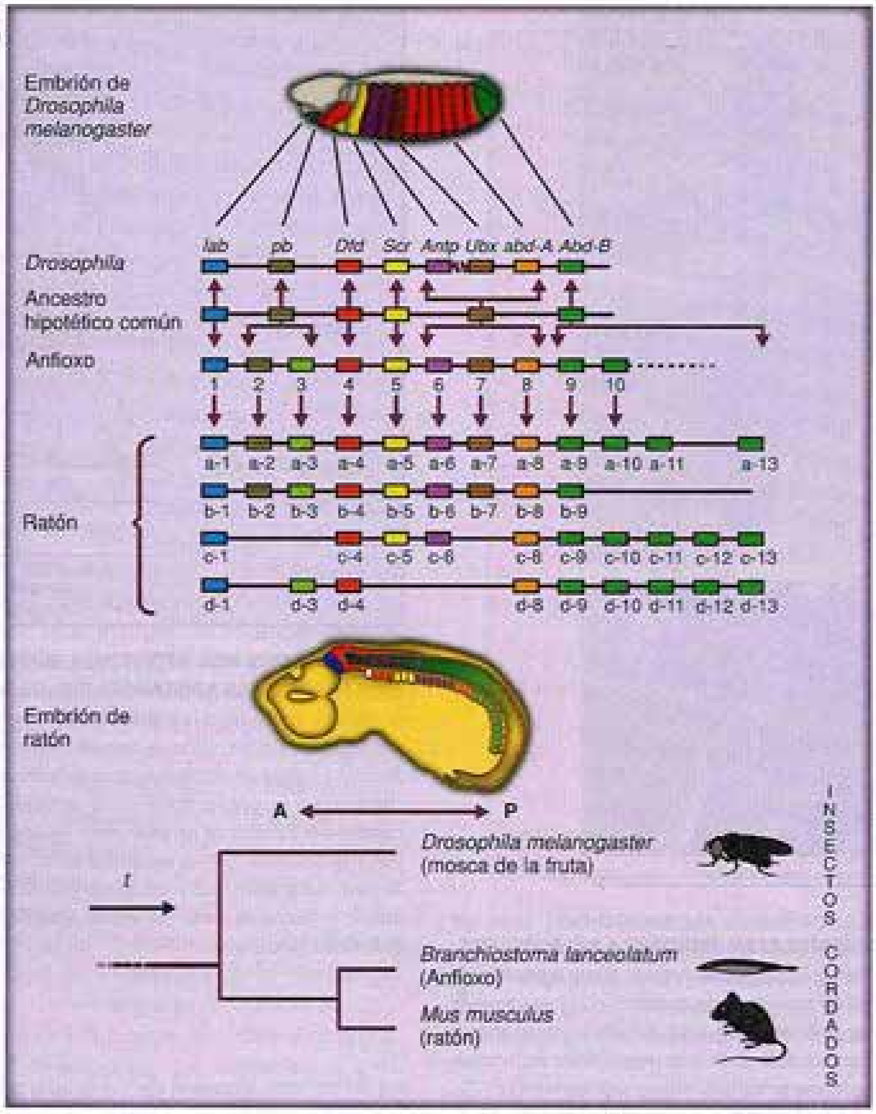


Fig. 15-16. LA CONSERVACIÓN DE LOS COMPLEJOS GÉNICOS HOX EN DISTINTOS ANIMALES. **(a)** *Organización cromosómica y patrones de expresión de los genes Hox en distintos animales. En la parte superior se esquematiza un embrión de Drosophila melanogaster similar al de la figura 15-15. Los dominios de expresión de los genes Hox se corresponden con el orden cromosómico de estos genes dentro de los complejos Hox. En el diagrama central se representan las relaciones evolutivas entre los complejos Hox de Drosophila, del anfioxo, del ratón, y la hipotética organización de los genes del complejo Hox en un supuesto ancestro común entre cordados y artrópodos. En el diagrama inferior se representa a un embrión de ratón en el cual el patrón de expresión de los genes Hox a lo largo del eje anteroposterior del animal también se corresponde con el orden génico en los complejos Hox del ratón.* **(b)** *Árbol filogenético simplificado que representa las relaciones evolutivas entre los insectos como Drosophila y los cordados como el ratón y el anfioxo. Para simplificar este diagrama, la escala temporal (t) del árbol filogenético no representa los tiempos de divergencia reales entre estos grupos de animales.*

tos disponibles hasta el presente indican que los genes *Hox sensu stricto* (en sentido estricto) ubicados en forma contigua en un cromosoma sólo se encuentran en animales con simetría bilateral (véase cap. 28).

La búsqueda de genes *Hox* en otros organismos tuvo un momento crucial en 1989. En ese año, el equipo de Robb Krumlauf en Londres (Inglaterra) y los investigadores Dennis Duboule y Pascal Dolle en Strasbourg (Francia) describieron simultáneamente los patrones de expresión y la organización cromosómica de los genes *Hox* en el ratón. Los resultados de estos estudios revolucionaron la biología del desarrollo, al demostrar que tanto el orden de su localización en los cromosomas como los patrones de expresión de los genes *Hox* están conservados evolutivamente entre insectos y mamíferos (fig.15-16).

La revelación de esta inesperada conservación evolutiva sugirió que los genes *Hox* determinan las identidades de las diferentes regiones de animales tan distintos como las moscas y los ratones. Numerosos experimentos funcionales confirmaron ampliamente estas ideas.

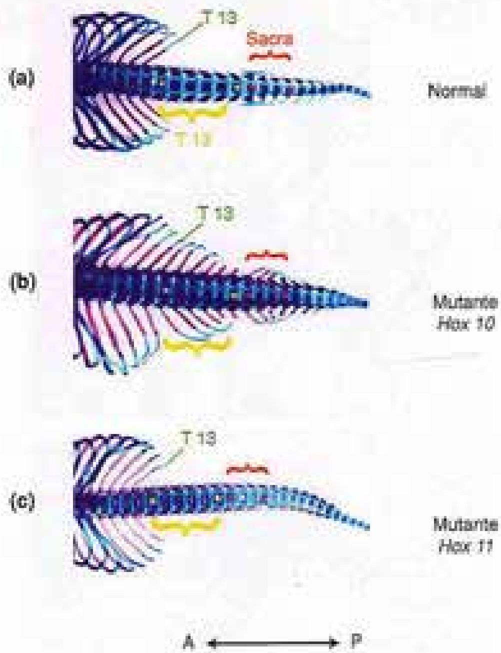


Fig. 15-17. MUTACIONES EN GENES HOX GENERAN TRANSFORMACIONES HOMEÓTICAS EN EL RATÓN. ***(a)*** *Imagen del esqueleto axial de un ratón normal. Los ratones normales poseen un número específico de vértebras cervicales, torácicas, lumbares y sacras y un número menos estricto de vértebras caudales. La llave amarilla indica la región lumbar, la cual normalmente no posee proyecciones de costillas, mientras que en rojo se indica la zona sacra con sus proyecciones características.* ***(b)*** *Imagen del esqueleto de un ratón mutante para el gen Hox10. Nótese la presencia de costillas en lo que correspondería a la zona lumbar (llave amarilla), que indica una extensión anormal de la morfología típica de las vértebras torácicas. Estos ratones también poseen deformaciones menores en la morfología de las vértebras de la zona sacra (llave roja).* ***(c)*** *Imagen del esqueleto de un ratón mutante para el gen Hox11. En este caso, la formación de costillas es normal; sin embargo, no se forma ninguna vértebra sacra (nótese la ausencia de proyecciones en la región señalada en rojo), sino que las vértebras en esta región poseen una morfología típicamente lumbar. Estos experimentos indican que los genes Hox son esenciales para el establecimiento de un patrón global normal del esqueleto del ratón y permiten postular un modelo de acción de los genes Hox similar al propuesto por E. Lewis para el funcionamiento de los genes Hox en Drosophila.*

Por ejemplo, la eliminación de genes *Hox* en ratones lleva a la generación de transformaciones homeóticas (fig. 15-17). Debido a que el ratón –como el resto de los mamíferos– posee cuatro copias de cada gen *Hox* (véase fig. 15-16), es de esperar que estas transformaciones sean menos drásticas que las que ocurren en *Drosophila*, ya que aunque se elimine por completo la función de un gen *Hox* aún existen otras tres copias normales de ese gen que pueden compensar parcialmente los efectos de la transformación homeótica.

Los genes *Hox* y el nacimiento de Evo-Devo

Aunque ya en la década de 1970 existía cierto interés en explorar las bases genéticas de los cambios del desarrollo en distintas especies, el descubrimiento de la conservación evolutiva de los genes *Hox* selló el nacimiento de una nueva disciplina, en la actualidad denominada **Biología del Desarrollo Evolutiva** o **Evo-Devo**.

El objetivo central de la Biología del Desarrollo Evolutiva es definir los cambios moleculares y genéticos que han llevado a las transformaciones en la estructura y la función de los seres vivos durante la evolución.

El trabajo del grupo de Robb Krumlauf y de Duboule y Dolle demostró que animales con un desarrollo embriológico tan distinto como los insectos y los vertebrados utilizan la misma batería de genes involucrados en los patrones de desarrollo de sus embriones.

Debido a que la divergencia evolutiva (véase cap. 21, Características disímiles: la evolución divergente) entre ratones y moscas es de más de 540 millones de años, los genes *Hox* emergen como un componente genético crítico en la evolución de todos los animales con simetría bilateral.

Los estudios sobre la evolución de los genes *Hox* fueron sólo el comienzo de una enorme serie de trabajos en laboratorios de todo el mundo al demostrar que numerosos genes que regulan importantes procesos de desarrollo se han conservado evolutivamente entre distintos grupos de animales. Hoy sabemos que los genes involucrados en el establecimiento de ejes corporales en la dirección dorsoventral, los genes que dirigen el desarrollo del corazón, los genes involucrados en la especificación temprana del sistema nervioso y los genes que controlan la formación de ojos están notablemente conservados en el mundo animal. En la figura 15-18 se ejemplifica uno de estos casos con la ilustración de cómo un gen que dispara el desarrollo de ojos en el ratón es capaz de inducir la formación de ojos ectópicos en *Drosophila* (fig. 15-18).

Los genes *Hox* y una nueva paradoja sobre la evolución del desarrollo animal

Los numerosos casos de conservación en la función de los genes del desarrollo en animales evolutivamente muy diversos nos conducen a una nueva paradoja. Mientras los reguladores genéticos centrales del desarrollo como los genes *Hox* parecen estar ampliamente conservados, tanto los procesos del desarrollo como las formas y las funciones de los distintos grupos de animales son en extremo diferentes. Una paloma no puede ser considerada como una mosca de la fruta modificada, ni una lombriz puede ser vista como una pequeña serpiente. ¿Cómo es posible entonces reconciliar la existencia de tanta diversidad en la forma y la función de los animales con los sorprendentes hallazgos que indican que la misma base genética de construcción de los animales fue conservada estrictamente durante la evolución?

El intenso trabajo en el área de *Evo-Devo* ha comenzado a sugerir que parte de la respuesta a esta pregunta reside en que, aunque los componentes genéticos que controlan el desarrollo están muy conservados, variaciones en la regulación y el funcionamiento de estos genes son suficientes como para generar un alto grado de diversidad en los procesos de desarrollo controlados por estos genes.

Recientemente, en varios estudios se han investigado las bases moleculares de los cambios en la función de los genes *Hox* durante la evolución. Estos trabajos indican que ciertas modificaciones a nivel molecular son capaces de cambiar la función de los genes *Hox* durante el desarrollo de distintas especies. Estas variaciones funcionales se basan en cambios al nivel de:

1. *Las regiones del embrión en las que se expresan los genes Hox, generados a través de variaciones en las secuencias reguladoras que activan la transcripción de los genes Hox en el embrión.*

2. Las secuencias codificantes de los genes Hox, en particular a través de la aparición o la desaparición de dominios o motivos proteicos con relevancia funcional (véase cap. 11, fig. 11-7). Los dominios y los motivos dentro de las proteínas Hox *están involucrados en la interacción con secuencias específicas de DNA, en el contacto con otras proteínas o bien son sustratos de modificaciones postraduccionales (por ejemplo, la fosforilación de aminoácidos específicos).*

3. Los grupos de genes subalternos que responden a genes Hox, *es decir, variación en los genes que son capaces de responder a la presencia de proteínas codificadas por genes* Hox *en distintos organismos.*

Esto quiere decir que muchos genes clave para el control del desarrollo están evolutivamente conservados entre grupos de animales con una larga evolución independiente. Sin embargo, el funcionamiento molecular de estos genes en distintos animales puede ser muy diferente.

Nuevas direcciones en el campo de la biología del desarrollo

Más allá de las tradicionales técnicas de generación de moscas transgénicas y del seguimiento de la expresión génica en tiempo real (véase cap. 11), en años recientes, la finalización de varios proyectos genómicos ha permitido disponer de las secuencias del genoma completo de *Drosophila* y de otros organismos.

Actualmente es posible analizar la secuencia de DNA de un gen dado con programas informáticos especiales que son capaces de identificar las regiones reguladoras que contienen potenciales sitios de unión a factores de transcripción, reduciendo a minutos un proceso que hace unas décadas hubiera llevado años.

La aplicación de técnicas de microchips (véase cap: 11, recuadro 11-5) al estudio del desarrollo de *Drosophila* está permitiendo descifrar los cambios en los patrones de expresión de *todos* los genes del animal que se expresan en un momento particular del desarrollo, o que están relacionados con la presencia de mutaciones específicas.

Aunque la mayoría de los estudios sobre cambios en los patrones de actividad génica durante el desarrollo están concentrados en el estudio de cambios transcripcionales, recientemente se ha propuesto que la regulación de la actividad de un gen no está necesariamente limitada a este tipo de cambios. Esta nueva corriente sostiene que cambios en la estabilidad de mRNA, así como cambios del patrón de *splicing* alternativo de los genes que controlan el desarrollo (véase cap. 10, El procesamiento del RNA mensajero), pueden modificar crucialmente las funciones moleculares de estos genes y así afectar los procesos de desarrollo y evolución de los animales.

Estas investigaciones prometen expandir sustancialmente nuestro conocimiento sobre cómo se establece la forma de los animales y comprender con mayor profundidad su relación con los complejos mecanismos moleculares que se establecieron en el transcurso de la evolución.

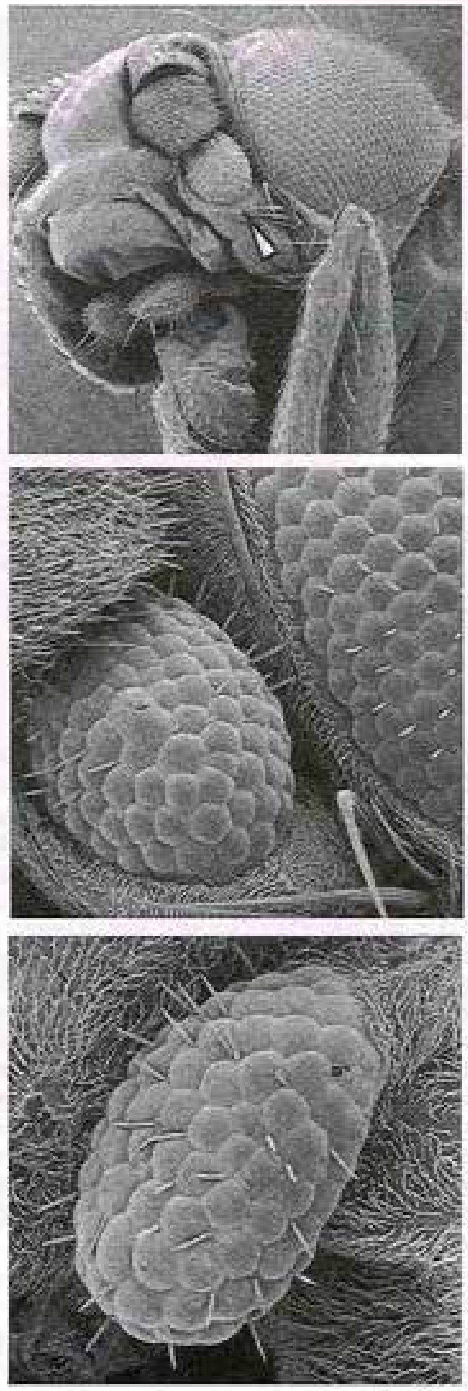


Fig. 15-18. LA CONSERVACIÓN FUNCIONAL DE LOS GENES DE FORMACIÓN DE OJOS. *La conservación de los genes del desarrollo ha sido un tema de investigación recurrente de esta área de la ciencia. Un gen sorprendentemente conservado, es decir que tiene una secuencia muy similar, es el gen Pax-6, que codifica la formación del ojo tanto de insectos como de vertebrados. Si este gen de* Drosophila *se expresa experimentalmente en el primordio de la pata, por ejemplo, la mosca desarrollará ojos en la pata. Georg Halder y Patrick F. K. Callaerts, en el laboratorio de Walter J. Gehring, de la Universidad de Basilea, Suiza, comprobaron que cuando el gen Pax-6 de ratón se expresa experimentalmente en* Drosophila, *también induce la formación de un ojo, pero lógicamente ¡de un ojo de mosca!*

En síntesis

La mosca de la fruta *Drosophila melanogaster*

1. La mosca de la fruta, *Drosophila melanogaster*, es el modelo experimental por excelencia para el estudio de los procesos de desarrollo. Esto se debe a la facilidad de su cría en laboratorio, su corto ciclo de vida y al profundo conocimiento que se posee acerca de su genética, su nivel de complejidad y su riqueza anatómica.
2. En *Drosophila*, el desarrollo embrionario comienza en el momento de la fecundación. El esperma entra al huevo a través del micropilo, una estructura ubicada en la que será la región anterior del huevo.
3. Luego de la fusión de los núcleos de los gametos, una serie de rápidas divisiones mitóticas sin citocinesis produce un sincicio. A continuación, los núcleos migran a la periferia y se forma un blastodermo sincicial. La membrana celular se invagina y rodea los núcleos. En ese momento, el embrión está en el estadio de blastodermo celular. El siguiente paso es la gastrulación, proceso durante el cual se definen el ectodermo, el mesodermo y el endodermo, las tres láminas celulares básicas que darán origen a todos los futuros tejidos del animal. Además, durante la gastrulación se establece el plan corporal del animal. La segmentación ocurre en las fases finales de esta etapa.
4. El diseño corporal de *Drosophila* es básicamente el mismo en el embrión, la larva y el adulto. En los tres casos se distinguen una región anterior, una posterior y unidades repetitivas en la zona media.
5. En *Drosophila* se han determinado los mecanismos capaces de establecer la orientación de los principales ejes corporales, generar un patrón de unidades repetitivas a lo largo del eje anteroposterior y definir cómo cada segmento alcanza su identidad única.

Establecimiento de los ejes corporales

6. Los morfógenos son sustancias clave para el establecimiento de la organización del cuerpo del animal. Los morfógenos poseen dos propiedades fundamentales. Una de ellas es su distribución espacial: la concentración de un morfógeno varía a lo largo de una dimensión corporal, por ejemplo, a lo largo del eje anteroposterior del embrión. La otra propiedad crítica de un morfógeno es que sus efectos reguladores sobre otros genes dependen de su concentración en esa zona particular del cuerpo.
7. El desarrollo del oocito dentro del ovario de *Drosophila* comienza en el germario, que contiene varias células madre. Por cada futuro huevo, una célula madre experimenta cuatro divisiones mitóticas. Una de las células hijas se transforma en el oocito; las otras 15, en células nodrizas.
8. Las células nodrizas producen grandes cantidades de proteínas y mRNA. Estas moléculas son exportadas al oocito. Algunos mRNA se localizan en regiones específicas: los que codifican la proteína Bicoid se ubican en la futura zona anterior del oocito; los que codifican la proteína Oskar, en la futura zona posterior.
9. Las células del ovario materno forman una cubierta de células foliculares que rodean a las células nodrizas y al oocito. Las células foliculares secretan los materiales que componen la membrana vitelina y la cáscara del huevo.
10. La presencia de mRNA maternos en las respectivas regiones anteriores y posteriores del oocito disparan el establecimiento del eje anteroposterior del animal. La presencia de las proteínas Oskar y Nanos marca el extremo posterior del animal, mientras que la presencia de Bicoid marca la región anterior. Estas proteínas actúan como morfógenos, y sus gradientes de concentración constituyen un sistema de coordenadas que guía el posicionamiento del eje anteroposterior del embrión. Las concentraciones de morfógeno a las que está expuesto cada núcleo determinan el camino que seguirá durante el desarrollo.

Generación de unidades repetitivas

11. Las dos clases más importantes de genes involucrados en la formación de segmentos corporales son los de *efecto materno* y los de *efecto cigótico*. Las mutaciones de *efecto materno* afectan a genes cuya función es requerida cuando el oocito todavía se encuentra en el ovario. Las de *efecto cigótico* afectan a genes cuya función se manifiesta una vez que el embrión activó su programa genético fuera de la madre.
12. Algunas de las mutaciones de efecto materno afectan de manera específica el patrón anteroposterior del animal, otras alteran sólo el patrón dorsoventral, mientras que otras afectan exclusivamente a los extremos del animal. Esto sugiere que cada uno de estos patrones está determinado por un grupo distinto de genes.
13. Los gradientes de proteínas codificadas por los genes de efecto materno generan un marco de información posicional que es interpretado por los genes cigóticos. De esta manera, cada región del embrión obtiene su identidad.
14. Varios mutantes en genes de efecto cigótico mostraron defectos en el proceso de generación de unidades repetitivas en el embrión. Estos genes usualmente se definen como genes de segmentación.
15. Los genes de segmentación son genes de efectos cigóticos cuyas mutaciones afectan el proceso de generación de unidades repetitivas en el embrión. Las mutaciones en estos genes pueden ocasionar la desaparición de varios segmentos consecutivos (genes *gap*), la desaparición de segmentos alternados (genes de la *regla de los pares*) o la desaparición de subregiones de los segmentos (genes de la *polaridad de los segmentos*).
16. Los genes de *efecto materno* se expresan muy temprano y marcan los extremos anterior y posterior del embrión. Luego se activan los distintos tipos de genes de segmentación, que se expresan en un orden temporal secuencial conocido como cascada de segmentación.
17. La jerarquía temporal de expresión de los genes de segmentación también es una jerarquía funcional: los genes que se expresan más temprano durante el desarrollo regulan a los que se expresan más tarde.
18. La existencia de regiones reguladoras transcripcionales permite que la expresión de un gen determinado se active en un momento y en un sitio específico del desarrollo embrionario. Estas secuencias "leen" las concentraciones de activadores y represores transcripcionales a lo largo del eje anteroposterior. La infor-

En síntesis *(Cont.)*

mación se transforma luego en patrones transcripcionales específicos. Algunos genes se expresan en bloques o regiones extensas, en otros casos se establece un patrón periódico de expresión.

Diferenciación de unidades repetitivas

19. El conjunto de características anatómicas y funcionales de cada segmento constituye la identidad de esa parte del animal.

20. Las transformaciones homeóticas son aquellas en las que la identidad de una parte del cuerpo parece haber sido asignada de manera equivocada. Estas transformaciones se deben a mutaciones en los complejos génicos *Hox* (*Homeotic Complex genes*). El funcionamiento normal de estos genes otorga identidades correctas a los distintos segmentos del animal.

21. Los genes *Hox* codifican factores de transcripción que contienen un dominio de unión al DNA (homeodominio). La secuencia de DNA que codifica para el homeodominio se denomina Homeobox.

22. Cada gen *Hox* se expresa en una región distinta a lo largo del eje anteroposterior del animal y regula la expresión de genes subalternos. Las actividades de estos genes modifican las propiedades celulares de una única región del animal. La expresión de cada gen *Hox* está determinada por una combinación particular de los productos de los genes de segmentación en las distintas partes del animal.

La evolución del desarrollo de los animales

23. Los genes *Hox* determinan las identidades de las diferentes regiones del cuerpo de animales tan distintos como las moscas y los ratones. El alto grado de diversidad que presentan los procesos de desarrollo se debe a variaciones en la regulación y el funcionamiento de estos genes.

24. El descubrimiento de la conservación evolutiva de los genes *Hox* dio origen a una nueva disciplina, la Biología del Desarrollo Evolutiva o Evo-Devo. Su objetivo central es definir los cambios moleculares y genéticos que han llevado a las transformaciones en la estructura y la función de los seres vivos durante la evolución.

25. Animales con un desarrollo embriológico muy distinto utilizan la misma batería de genes para orientar los patrones de desarrollo de sus embriones. La divergencia evolutiva de ratones y moscas es de más de 540 millones de años; por lo tanto, los genes *Hox* probablemente son un componente crítico para el desarrollo de todos los animales con simetría bilateral.

26. Los genes involucrados en el establecimiento de ejes corporales en la dirección dorsoventral, los que dirigen el desarrollo del corazón, los que están involucrados en la especificación temprana del sistema nervioso y los que controlan la formación de ojos están notablemente conservados en el mundo animal.

27. Aunque los reguladores genéticos centrales del desarrollo están ampliamente conservados, los procesos del desarrollo y las formas y las funciones de los distintos grupos de animales son en extremo diferentes. Esta diversidad se debe, al menos en parte, a variaciones en la regulación y en el funcionamiento de estos genes.

28. Las variaciones en la función de los genes *Hox* se deben a cambios en:
- Las regiones del embrión en las que se expresan.
- Sus propias secuencias codificantes.
- Los grupos de genes subalternos que responden a ellos.

Nuevas direcciones en el campo de la biología del desarrollo

29. En la actualidad, la mayor parte de los estudios de actividad génica durante el desarrollo se concentran en los cambios transcripcionales. Recientemente se ha propuesto que cambios en la estabilidad del mRNA y del patrón de *splicing* alternativo pueden modificar sustancialmente las funciones de estos genes.

Cuestionario

1. ¿Por qué se afirma que el establecimiento del plan anatómico de los insectos es el resultado de una "cascada reguladora"?

2. En su libro *The material basis of evolution* (1940), Richard Goldschmidt propuso que las mutaciones que afectan a genes relacionados con el desarrollo podrían dar lugar a la aparición de nuevos organismos. Goldschmidt aceptaba que la gran mayoría de tales mutaciones tendría consecuencias desastrosas. Sin embargo, alguna que otra, por puro azar, podría conferirle a un organismo rasgos novedosos que le permitieran acceder a un nuevo modo de vida, y dar origen, de esa manera, a una nueva especie. Goldschmidt llamó a estos organismos "monstruos prometedores". Relacione la idea de Goldschmidt con lo visto en este capítulo.

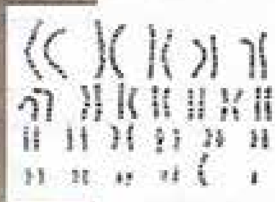
3. Para estudiar el papel del morfógeno Bicoid en el desarrollo de la mosca de la fruta, se planea obtener embriones que lleven en su genoma ninguna, una o tres copias del gen que codifica esa proteína.

a. ¿Cómo será cada uno de esos embriones?

b. ¿Cuál es la explicación de los resultados obtenidos?

4. Un gen relacionado con el desarrollo se expresa en presencia del morfógeno Bicoid, pero lo hace sólo en el extremo anterior del embrión. Piense una hipótesis que explique por qué este gen no se expresa en la parte posterior del embrión.

5. Durante la fase de clivaje o división nuclear rápida, el embrión de *Drosophila* es un sincicio. Explique cómo los mecanismos del desarrollo embrionario de *Drosophila* dependen de la existencia de este sincicio.



Capítulo 16

Genética, medicina y sociedad

Las aplicaciones prácticas de la ciencia son parte de la ciencia misma. Son avances en el conocimiento general y, en consecuencia, no pertenecen a nadie en particular, sino a la sociedad entera.

César Milstein

Los principios de la genética son, por lo general, los mismos para los seres humanos que para los miembros de cualquier otra especie eucarionte diploide. Sin embargo, los estudios genéticos que se pueden realizar en humanos tienen particularidades que simplemente no existen en otros eucariontes. En primer lugar, excepto contadas excepciones, como es el caso de las genealogías de familias históricamente importantes portadoras de enfermedades (fig. 16-1), no se suele disponer de información acerca de los antepasados de personas afectadas con una enfermedad genética más allá de tres generaciones. Por otra parte, los experimentos de cruza, realizados con tanta facilidad con guisantes o moscas de la fruta, no son posibles en seres humanos; incluso si lo fueran, el pequeño número de hijos y el largo tiempo de generación que nos caracteriza, tornarían poco prácticas a estas investigaciones. Por estas razones, durante cientos de años, el mayor volumen de conocimiento en la genética humana provino de la observación de anormalidades en los patrones hereditarios.

En las últimas décadas, sin embargo, el conocimiento de la **genética humana** creció enormemente. La citogenética y la genética molecular permitieron perfeccionar métodos de diagnóstico que hoy hacen posible confirmar la sospecha de la presencia de una enfermedad en personas con síntomas clínicos e, incluso, detectar alelos afectados capaces de desencadenar la enfermedad en personas sanas pero portadoras de ese alelo quienes, a su vez, pueden transmitirlos o no a su descendencia. También se pueden detectar afecciones genéticas en los fetos en desarrollo e identificar, en recién nacidos, patologías que pueden tratarse en una etapa muy temprana. En los últimos años se hizo evidente que ciertas enfermedades hereditarias son más frecuentes en algunos grupos étnicos que en otros y también se han encontrado genes cuya presencia se correlaciona con una predisposición al desarrollo de ciertas enfermedades frecuentes en la vida adulta. Finalmente, se han perfeccionado técnicas que permiten la identificación y la filiación de personas con gran certeza.

Junto con sus posibilidades y potencialidades, los recientes avances de la genética nos enfrentan con profundos cuestionamientos éticos. ¿A quién pertenece la información



Fig. 16-1. GENEALOGÍA DE UNA FAMILIA REAL. *La reina Victoria (sentada en el centro) y algunos de sus familiares inmediatos. Diecisiete de las personas de esta fotografía, tomada en 1894, son sus descendientes directos. Incluyen a la princesa Irene de Prusia, de pie a la derecha de la reina Victoria llevando una boa y, a la izquierda de Victoria, Alexandra (también con una boa), la futura zarina de Rusia. Nicolás II, quien sería el último zar de Rusia, está de pie al lado de Alexandra. Tanto Irene como Alexandra eran portadoras de un alelo recesivo ligado al cromosoma X, determinante de hemofilia A, un trastorno en la coagulación de la sangre.*

acerca de los genes secuenciados? ¿Cómo se debe manejar la información obtenida en estudios genéticos, tanto en el ámbito médico como en el forense?

Una gran cantidad de investigadores, preocupados por las consecuencias de una regulación muy laxa en una era gobernada por la información genética, han formado foros y asociaciones abocadas al debate de estas cuestiones, que no sólo intentan promover la discusión a nivel de las altas esferas científicas, sino en otros ámbitos, de manera que estos debates sean parte de las grandes problemáticas de la sociedad actual y su resolución no quede en manos de especialistas, ya que afectan al conjunto de la sociedad.

En este capítulo analizaremos las enfermedades genéticas y las técnicas de diagnóstico que posibilitan su detección. Dedicaremos la última parte del capítulo a una breve discusión en torno a los aspectos éticos involucrados.

Las enfermedades de origen genético

Las enfermedades genéticas son aquellas en las que una o varias alteraciones en el material genético contribuyen de manera significativa a las manifestaciones clínicas. Planteado en un marco de interpretación más amplio, los factores genéticos están involucrados de una u otra manera en todas las enfermedades. También es cierto que en todas las enfermedades los factores ambientales tienen un papel causal fundamental, por lo general en interacción con factores genéticos. De acuerdo con el tipo de alteración genética, las enfermedades que tienen una fuerte base genética se pueden clasificar en tres categorías principales:

- *Enfermedades cromosómicas*, en las que el defecto genético consiste en un exceso o en una deficiencia de material cromosómico.
- *Enfermedades monogénicas*, en las que el defecto genético es una mutación en un único gen.
- *Enfermedades multifactoriales*, en las que existen mutaciones en varios genes, los cuales interactúan entre sí y con factores ambientales.

La *genética médica* es la rama de la medicina que se ocupa del diagnóstico, el asesoramiento, el tratamiento y la prevención de las enfermedades genéticas.

Alteraciones cromosómicas

Las **alteraciones cromosómicas** consisten en el exceso o en la deficiencia en la cantidad de material genético, ya sea por cambios en el número de cromosomas o en su estructura. Estos cambios son visibles en los estudios cromosómicos, que se realizan a partir del análisis de los cromosomas observados con un microscopio óptico.

La constitución cromosómica humana

Los aproximadamente 25.000 genes que constituyen el genoma humano están contenidos en 23 pares de cromosomas homólogos: 22 pares de autosomas y un par de cromosomas sexuales, los llamados XX en la mujer y XY, en el varón. Los 23 pares de cromosomas humanos se distinguen entre sí por su tamaño y su morfología, de modo que el análisis cromosómico consiste en observarlos al microscopio luego de aplicarles tinciones especiales, fotografiarlos y ordenarlos en un **cariotipo**, de acuerdo con convenciones internacionales (recuadro 16-1, *Preparación de un cariotipo*) (fig. 16-2). Recientemente se desarrolló la técnica FISH (véase cap. 14, fig. 14-11), en la que un fragmento de DNA específico de un cromosoma marcado (sonda) se hibrida con los cromosomas en metafase o en interfase y puede visualizarse como una señal fluorescente. Esta técnica permite identificar la ausencia de una región cromosómica (en un individuo normal se ven dos señales fluorescentes y en un individuo afectado, sólo una), identificar un exceso de material cromosómico (en un individuo afectado se ven tres señales) y detectar otras alteraciones estructurales, como el cambio en la posición del segmento hibridado. La principal ventaja de la técnica FISH es que puede realizarse sobre los núcleos celulares en interfase, por lo que no es necesario utilizar tejidos cuyas células estén en división.

El exceso o la deficiencia de material cromosómico producen anomalías variables en el desarrollo y la morfogénesis embrionaria, que generalmente determinan embriones o fetos no viables que se eliminan como abortos espontáneos. En los embarazos que llegan al término, estas anomalías cromosómicas dan lugar a individuos con fenotipos diversos que incluyen malformaciones congénitas y retraso mental. La frecuencia de anomalías cromosómicas en abortos espontáneos es del 60%, mientras que en nacidos vivos es de alrededor del 0,6%. Las anomalías cromosómicas se agrupan en dos grandes categorías:

- Las *alteraciones cromosómicas numéricas*, en las que el exceso o el déficit cromosómico se debe a un cambio en el número de cromosomas.
- Las *alteraciones cromosómicas estructurales*, en las que el exceso o déficit de material cromosómico se debe a reordenamientos de los cromosomas o de fragmentos cromosómicos.

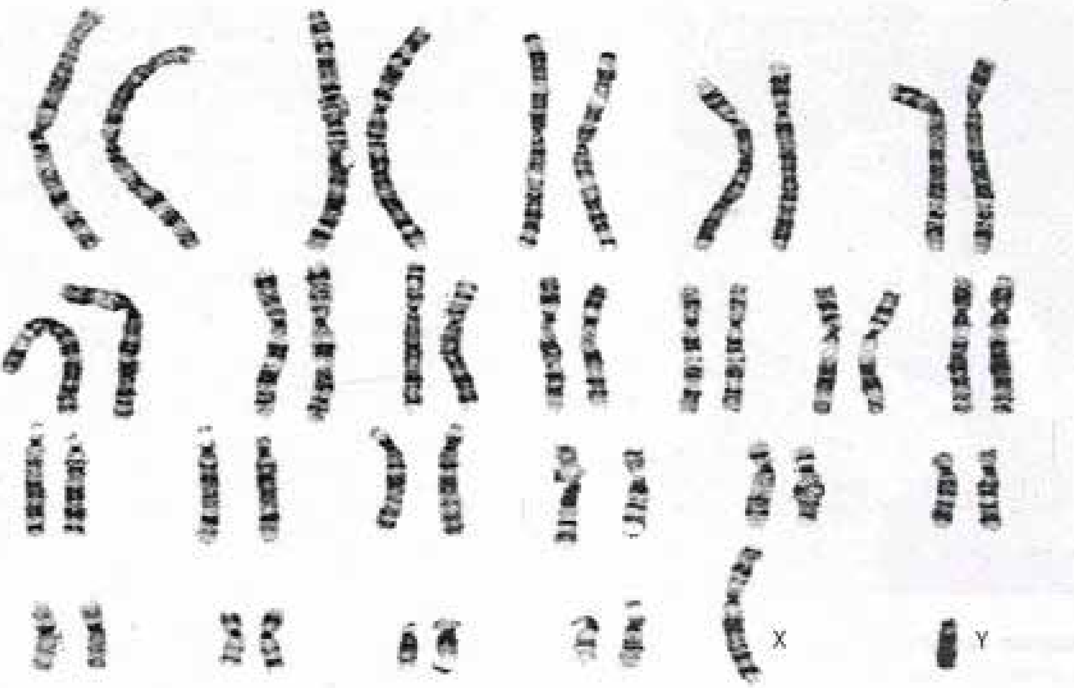


Fig. 16-2. EL CARIOTIPO HUMANO. *Cromosomas de una sola célula somática ordenados formando un cariotipo. Los miembros de cada par de cromosomas homólogos se identifican gracias a los patrones de bandas que aparecen como consecuencia de la tinción. El número diploide normal de cromosomas de la especie humana es de 46: 22 pares son autosomas y 2 son cromosomas sexuales. Una mujer normal tiene dos cromosomas X y un hombre normal tiene un cromosoma X y uno Y, como se muestra aquí.*

Recuadro 16-1

Preparación de un cariotipo

El diagnóstico citogenético permite establecer el cariotipo de los individuos e identificar anomalías cromosómicas a partir de una muestra de tejido del paciente. El tejido utilizado con más frecuencia es la sangre y las células aisladas generalmente son linfocitos.

Después de extraer sangre del paciente, se descartan los glóbulos rojos y se siembra la muestra en un medio de cultivo apropiado que se incuba a 37 °C. Al cabo de 72 horas, se añade *colchicina*, una droga que impide la formación del huso mitótico por interrupción del proceso de división celular en metafase (véase cap. 7, fig. 7-8). Finalmente, se agrega una solución hipotónica que hace que las células se hinchen. Luego, se elimina la solución y se agrega un fijador que preserva el material. Luego se colocan gotas del material sobre un portaobjetos y se tiñen los preparados con colorantes específicos. El análisis de los cromosomas se realiza en un microscopio óptico y cada grupo de células en metafase se dibuja o fotografía con el fin de contar los cromosomas y describir su tamaño y su morfología. En un último paso, las imágenes de los cromosomas se ordenan y, tras el análisis de varias metafases, se confecciona el cariotipo del individuo.





Fig. 16-3. EL SÍNDROME DE DOWN. *Aunque todos los niños con síndrome de Down comparten ciertas características físicas comunes, el grado de retraso mental varía muchísimo.*

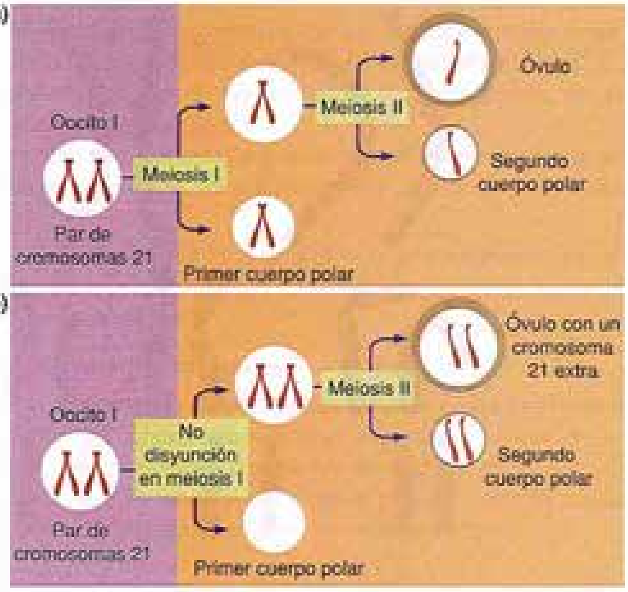


Fig. 16-4. DISYUNCIÓN NORMAL Y NO DISYUNCIÓN. ***(a)*** *Disyunción normal del par de cromosomas 21 en la primera fase de la meiosis en la ovogénesis.* ***(b)*** *No disyunción: obsérvese que, como el óvulo resultante posee dos cromosomas 21, tras la fecundación con un espermatozoide normal (con un solo cromosoma 21) se producirá un cigoto con trisomía 21. En cualquiera de los dos casos, el primer cuerpo polar suele desintegrarse.*

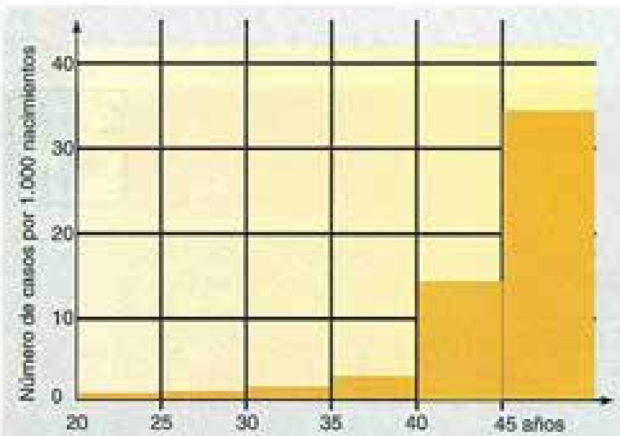


Fig. 16-5. FRECUENCIA DE LOS NACIMIENTOS DE NIÑOS CON SÍNDROME DE DOWN EN RELACIÓN CON LA EDAD DE LAS MADRES. *El número de casos con síndrome de Down para cada edad materna se representa por cada 1.000 nacimientos. Como se puede observar, el riesgo de tener un niño con síndrome de Down aumenta con la edad de la madre, y el cambio se hace más pronunciado a partir de los 35 años (véase cuadro 16-1).*

Las alteraciones cromosómicas numéricas

Las alteraciones cromosómicas más comunes son las *monosomías* (ausencia de un cromosoma) y las *trisomías* (exceso de un cromosoma). En humanos, las monosomías suelen ser letales en el período intrauterino, eliminándose como abortos espontáneos; la única monosomía viable es la del par sexual, cuando se presenta un único cromosoma X, que da lugar al *síndrome de Turner*. Las personas con síndrome de Turner son mujeres que presentan un cariotipo con 45 cromosomas (se representa 45,X) y tienen ciertos rasgos fenotípicos característicos (talla baja, cuello corto, gónadas rudimentarias, ausencia de menstruación y esterilidad).

Las trisomías son, en general, más viables que las monosomías. Las trisomías autosómicas viables son la trisomía 13 o *síndrome de Patau*, la trisomía 18 o *síndrome de Edwards* y la trisomía 21 o *síndrome de Down*. Estos tres síndromes se caracterizan por la presencia de malformaciones congénitas y retardo mental. Las dos primeras son muy graves, y los niños afectados no suelen sobrevivir más allá del año de vida. Las personas con síndrome de Down pueden llegar a adultos y en general tienen talla baja, cuello grueso, protrusión de la lengua, retraso mental y, en ocasiones, malformaciones cardíacas y oftalmológicas (fig. 16-3).

Las trisomías también pueden afectar a los cromosomas sexuales, como ocurre en el *síndrome de triple X* (47, XXX), el *síndrome de Klinefelter* (47, XXY) y el *síndrome de la doble Y (47, XYY)*.

Como vimos en el capítulo 7, el principal mecanismo que origina células con exceso o déficit de cromosomas es la no disyunción, un error en la segregación cromosómica durante la meiosis o la mitosis. Cuando la no disyunción ocurre en la primera fase de la meiosis, falla la separación de los cromosomas homólogos y se producen gametos con cromosomas faltantes o sobrantes (fig. 16-4).

La aparición de ciertas trisomías (trisomías 13, 18, 21, XXX y XXY) se asocia con la edad materna avanzada (más de 35 años) (fig. 16-5 y cuadro 16-1). Aunque los mecanismos involucrados aún no se comprenden por completo, es posible que con el aumento de la edad de la mujer también aumente la acumulación de influencias ambientales

Cuadro 16-1. *Probabilidad (riesgo) de síndrome de Down en el recién nacido según la edad materna*

Edad Materna (años)	Riesgo
15-19	1/1560
20-24	1/1540
25-29	1/1350
30-34	1/890
35-39	1/355
40-44	1/97
45-49	1/23
50	1/5

que predisponen a errores en la segregación cromosómica durante la gametogénesis y disminuya la capacidad para reconocer y eliminar en forma espontánea un embrión o feto trisómico.

Las alteraciones cromosómicas estructurales

Las anomalías cromosómicas estructurales se producen luego de rupturas cromosómicas espontáneas o inducidas por agentes mutagénicos. Si bien varios mecanismos de reparación reúnen los segmentos fragmentados, en ocasiones estos mecanismos fallan y ocurren las anomalías.

Entre estas anomalías son frecuentes las deleciones, las duplicaciones, las inversiones y las traslocaciones (fig. 16-6). El principal efecto genético de las deleciones es que producen monosomías parciales. La ausencia de uno de los dos alelos determina efectos funcionales variados. Por ejemplo, al faltar parte de un cromosoma, tiene lugar un efecto de seudodominancia de los alelos presentes en la sección correspondiente del cromosoma homólogo, que se expresan aun siendo recesivos pues se hallan en una sola copia. Las duplicaciones cromosómicas producen un exceso de material genético y, en general, son más viables que las deleciones.

Existen otros reordenamientos cromosómicos, como las inversiones y las traslocaciones recíprocas, que no involucran pérdida o ganancia de material genético y por ello se llaman *reordenamientos balanceados*. Se estima que una de cada mil personas normales es portadora de algún reordenamiento cromosómico balanceado, por lo general heredado de uno de los progenitores. Si los puntos de ruptura no afectan la secuencia de ningún gen, el reordenamiento no suele afectar el fenotipo o la salud de la persona portadora, aunque sí su fertilidad. En efecto, los portadores de traslocaciones recíprocas balanceadas o de inversiones tienen cierta probabilidad de producir gametos desbalanceados con trisomías o monosomías parciales (de algunos segmentos cromosómicos) ya que durante su meiosis los cromosomas translocados e invertidos se aparean en forma irregular. A veces, estos gametos son disfuncionales por completo, pero otras veces pueden dar lugar a descendencia viable pero con diferentes tipos de anomalías clínicas. Estas anomalías dependerán de la porción cromosómica trisómica o monosómica involucrada.

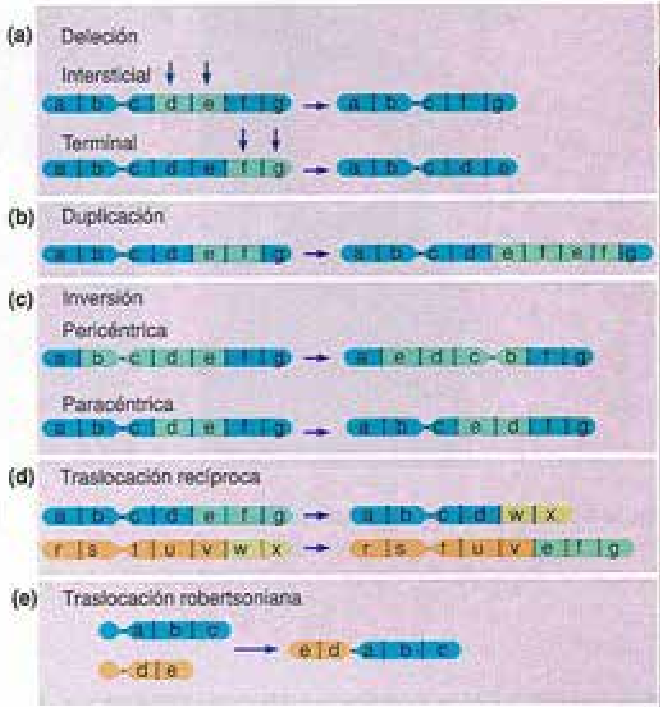


Fig. 16-6. LAS PRINCIPALES ANOMALÍAS CROMOSÓMICAS ESTRUCTURALES. ***(a)*** *Una deleción, en la que se pierde una porción del cromosoma. Las deleciones se denominan intersticiales cuando involucran dos puntos de ruptura y terminales cuando se producen en un extremo del cromosoma e involucran un solo punto de ruptura.* ***(b)*** *Una duplicación.* ***(c)*** *Una inversión. Las inversiones se denominan pericéntricas cuando comprenden al centrómero y paracéntricas cuando no lo involucran.* ***(d)*** *Una traslocación recíproca (ruptura de dos cromosomas no homólogos con posterior intercambio de segmentos entre ellos).* ***(e)*** *Traslocación robertsoniana (fusión de dos cromosomas acrocéntricos).*

www

Galería de imágenes

Enfermedades monogénicas

En contraste con las enfermedades cromosómicas, las **enfermedades monogénicas** se deben a mutaciones en genes únicos y no pueden detectarse microscópicamente, ya que involucran cambios (mutaciones) en un gen que sólo pueden constatarse a nivel molecular. Los tipos más comunes de mutación génica incluyen una sustitución de una base por otra en el DNA, un corrimiento del marco de lectura por inserciones o deleciones de una o más bases, una deleción de longitud variable o una expansión (varias repeticiones) de un triplete específico. Las consecuencias de estas mutaciones en el polipéptido codificado por el gen incluyen: a) la sustitución de un aminoácido por otro, b) la ausencia de síntesis del polipéptido, c) la síntesis de un polipéptido incompleto y d) la síntesis de un polipéptido inestable. En general, estos cambios se traducen en una pérdida de función de la proteína sintetizada, lo que en muchos casos se relaciona con las manifestaciones clínicas de enfermedad. Por otra parte, cambios puntuales que afecten la maduración del RNA y originen, por ejemplo, un *splicing* aberrante (véase cap. 10, El procesamiento del RNA mensajero), podrían ser asimismo la causa de la aparición de una enfermedad monogénica. Se conocen varios miles de enfermedades monogénicas que, si bien individualmente son raras (la frecuencia de aparición o prevalencias en el momento del nacimiento van desde 1 en 500 hasta 1 en 500.000), en su conjunto afectan al 1% a 2% de la población. Ejemplos comunes son las *talasemias* –caracterizadas por mutaciones en la cadena de globina alfa o beta de la hemoglobina que lleva a una disminución en la producción de los glóbulos rojos y un aumento de su destrucción–, *la fi-*

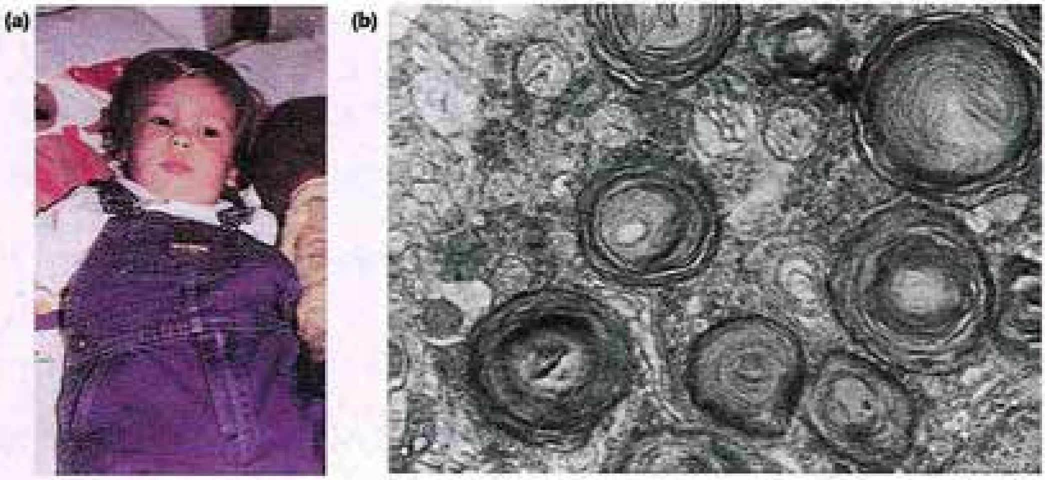


Fig. 16-7. ENFERMEDAD DE TAY-SACHS. *(a) En este niño de 17 meses con enfermedad de Tay-Sachs, el deterioro del cerebro progresó rápidamente. El niño murió antes de cumplir los seis años. (b) La enfermedad de Tay-Sachs es causada por la ausencia de una enzima que interviene en el metabolismo de los lípidos. Sin esa enzima, los depósitos lipídicos dañinos se acumulan en los lisosomas de las células del cerebro, como se muestra en esta microfotografía.*

brosis quística –que causa la acumulación de mucus espeso en los pulmones y en el aparato digestivo–, la *neurofibromatosis* –un conjunto de trastornos que producen tumores benignos en varios tipos de nervios y que pueden afectar el desarrollo de tejidos no nerviosos como huesos y piel–, el *albinismo* –defecto en la producción del pigmento melanina–, la *anemia falciforme*, la *hemofilia* y la *enfermedad de Huntington* (enfermedades que describiremos más adelante en este capítulo). La herencia de estas enfermedades sigue patrones mendelianos (recesivos o dominantes).

Las enfermedades monogénicas recesivas

Se dice que una enfermedad es recesiva si se manifiesta sólo cuando *ambos* alelos del gen responsable están mutados (estado homocigota). En cambio, las personas que poseen la mutación en sólo uno de los dos alelos (heterocigotas para ese gen) habitualmente no presentan síntomas de la enfermedad porque el alelo normal del par produce suficiente cantidad de la proteína normal. Ésta puede suplir al polipéptido defectuoso codificado por el alelo recesivo o compensar su ausencia completa. Uno de los ejemplos mejor estudiados de una enfermedad autosómica recesiva es la *fenilcetonuria*, o *PKU*. Las personas con PKU carecen de la enzima hepática *fenilalanina hidroxilasa* que convierte el aminoácido fenilalanina en el aminoácido tirosina. Cuando esta enzima falta o es deficiente, la fenilalanina que ingerimos con los alimentos o sus productos de degradación anormales se acumulan en el torrente sanguíneo y en la orina. Estos productos dañan el sistema nervioso en desarrollo y pueden causar un retraso mental profundo.

En la actualidad es posible el tratamiento de los niños que padecen PKU para evitar la aparición de los síntomas. En muchos países, los recién nacidos son sometidos a estudios epidemiológicos –"screening"–, que consisten en una monitorización poblacional con el objetivo de detectar a los individuos que se encuentren en riesgo de padecer la enfermedad.

Estas pruebas se utilizan para identificar a los homocigóticos para el gen causante de la PKU. El diagnóstico temprano de esta enfermedad es fundamental porque permite que los niños afectados sean sometidos a una dieta especial libre de fenilalanina, lo cual les da la oportunidad de desarrollarse normalmente.

La anemia falciforme, otro ejemplo de enfermedad autosómica recesiva, se debe a una mutación en el gen de la cadena beta de la hemoglobina, que determina la sustitución de un único aminoácido en el polipéptido beta, lo que lleva a la presencia de hemoglobina S. Cuando la concentración de oxígeno en el aire es baja, la hemoglobina S se vuelve insoluble y forma ramilletes de fibras rígidas que distorsionan la forma de los glóbulos rojos, haciéndolos más frágiles; la degradación prematura de los glóbulos rojos causa anemia. Las personas heterocigóticas para un alelo del gen beta-S no suelen presentar síntomas. Como ocurre con la PKU, el alelo normal produce suficiente hemoglobina normal como para que los efectos del alelo defectuoso no sean evidentes. La anemia falciforme se trata por medio de transfusiones de sangre y con algunos medicamentos, pero todos estos tratamientos tienen una eficacia limitada.

Otro ejemplo de enfermedad recesiva es la *enfermedad de Tay-Sachs*, rara en la población general (1 en 300.000 nacimientos) pero bastante frecuente entre los judíos de origen europeo (1 en 2.500). Se estima que en la población asquenazí, alrededor de una de cada 28 personas es portadora heterocigótica del alelo de Tay-Sachs. Los niños homocigóticos padecen una degeneración del sistema nervioso y, como en la PKU, parecen normales al nacer pero aproximadamente a los 8 meses de vida empiezan a padecer síntomas graves y rara vez viven más de cinco años (fig. 16-7). Otros ejemplos de enfermedades recesivas son la fibrosis quística, el albinismo y las talasemias. Este tipo de enfermedades genéticas por lo general se heredan de padres sanos que son portadores heterocigotas de un mismo alelo mutado. En estos casos, cada hijo tiene una probabilidad de 1 en 4 de heredar ambos alelos mutados y manifestar la enfermedad. La mayoría de las enfermedades monogénicas recesivas son poco frecuentes debido a que, como el alelo mutado suele tener una frecuencia baja en la población, la probabilidad de que se forme una pareja entre dos personas heterocigóticas y tengan hijos homocigóticos recesivos es baja.

Sin embargo, en los grupos humanos que se mantienen aislados es común la unión entre personas que poseen cierto grado de consanguinidad y, por lo tanto, es mayor la probabilidad de que dos personas con la misma mutación tengan hijos homocigotas para esa mutación y, en consecuencia, sean afectados por la enfermedad recesiva en cuestión. Existen evidencias que indican que cuanto mayor es el grado de consanguinidad en una población, mayor es la frecuencia de enfermedades recesivas.

Las enfermedades monogénicas dominantes

Se dice que una enfermedad es dominante cuando para manifestarse sólo requiere que uno de los dos alelos presente una mutación. Una enfermedad dominante conocida es la *enfermedad de Huntington*, causada por una mutación expansiva en el gen de la proteína *huntingtina*, ubicado en el brazo corto del cromosoma 4. Esta enfermedad se caracteriza por la destrucción de células cerebrales y lleva a la demencia y la muerte, aproximadamente 5 a 20 años después de la aparición de los síntomas. Éstos comienzan en general en la vida adulta (después de los 40-50 años), aunque se conocen casos raros de comienzo en la niñez. Otros ejemplos de enfermedades dominantes son la neurofibromatosis, la *acondroplasia* –que afecta el crecimiento de los huesos y ocasiona el tipo más común de enanismo– y el *síndrome de Marfan*, un trastorno del tejido conectivo que puede afectar al corazón, los vasos sanguíneos, los pulmones, los huesos y los ligamentos.

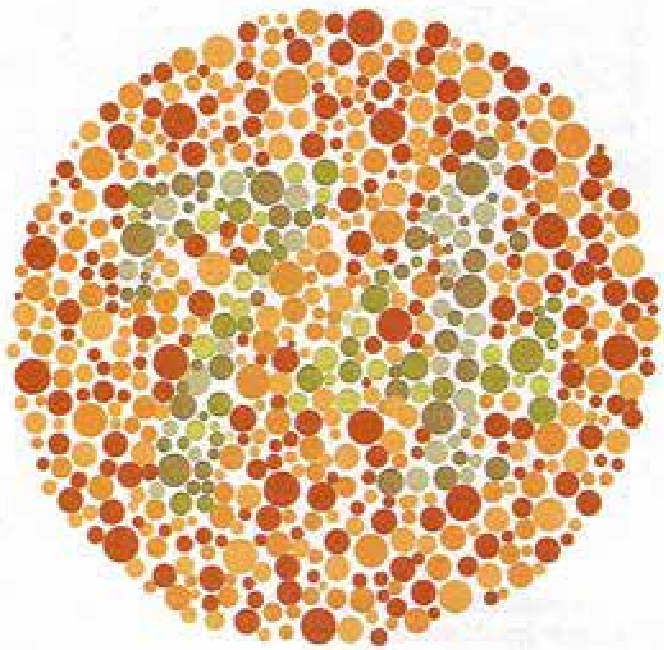


Fig. 16-8. UN DIAGRAMA SIMPLE USADO PARA DETECTAR LA CEGUERA A LOS COLORES ROJO Y VERDE. *Los individuos con visión normal de los colores pueden leer fácilmente el número de dos dígitos inserto en el patrón de círculos. Los individuos con ceguera a los colores rojo y/o verde no pueden hacerlo.*

Las enfermedades monogénicas ligadas al cromosoma X

Este tipo de enfermedades se deben a mutaciones en genes ubicados en el cromosoma X. Dado que la mayoría de los genes del cromosoma X se expresan en forma recesiva y que la mujer tiene dos cromosomas X, en general los únicos afectados son los varones, que heredan el gen mutado de su madre sana portadora heterocigota. Cada hijo varón de una mujer portadora tiene una probabilidad de 1 en 2 de recibir el gen afectado y, con él, la enfermedad. Cada hija mujer, en cambio, tiene una probabilidad de 1 en 2 de nacer portadora, pero no afectada. En el caso del varón que presenta la mutación en el cromosoma X y por lo tanto la enfermedad, todas sus hijas mujeres serán portadoras mientras que sus hijos varones no recibirán la mutación.

¿Puede usted distinguir el número en la figura 16-8? (fig. 16-8). El 8% de los varones y el 0,04% de las mujeres no pueden hacerlo. Los genes que codifican los pigmentos que reaccionan frente a la luz verde y a la luz roja están en el cromosoma X. La visión del color rojo depende de un solo gen que, cuando no está presente, produce ceguera para el rojo. Para la visión del color verde hay varios genes que son idénticos entre sí en el 99,9% de su secuencia; cuando al menos uno de estos genes está presente, la visión es normal, pero cuando hay una deleción que produce la ausencia completa de los genes para el color verde, se produce la ceguera completa para este color. Estos efectos se observan en los varones, quienes tienen un solo cromosoma X. Las mujeres portadoras de mutaciones en estos genes (sustituciones o deleciones) en uno de sus cromosomas X, en cambio, tienen visión normal porque los alelos defectuosos son recesivos con respecto a los alelos normales situados en el otro cromosoma X. Sólo las mujeres homocigóticas son afectadas (fig. 16-9).

Otras enfermedades ligadas al sexo son las *hemofilias*. En la hemofilia A, la coagulación de la sangre no ocurre normalmente debido a que el gen que codifica el factor VIII, un factor de la coagulación localizado en el cromosoma X, está alterado (véase cap 36, La coagulación sanguínea). Un ejemplo clásico de la transmisión de esta enfermedad lo provee la familia real británica del siglo XIX. Los descendientes de la reina Victoria introdujeron la hemofilia en varias familias reales europeas de la época (véase fig. 16-1).

En la *distrofia muscular de Duchenne*, una enfermedad recesiva también ligada al cromosoma X, el gen de la proteína muscular *distrofina* está mutado y, como consecuencia, se produce una forma defectuosa de la proteína (o la proteína no se sintetiza), lo que afecta los músculos cardíaco y esquelético. La distrofia muscular ocurre casi exclusivamente en varones, con una incidencia de 1 en 3.500 recién nacidos. En los niños afectados, los primeros síntomas suelen desarrollarse entre los 2 y 6 años, y la mayoría muere alrededor de los 20 años.

Enfermedades multifactoriales

Como vimos en el capítulo 8, la talla, el peso y muchas otras características de variación continua son el resultado de la expresión de varios genes en interacción con factores ambientales. Del mismo modo, la mayoría de las enfermedades humanas comunes en la vida adulta, como el *cáncer de mama*, la *hipertensión* y la *hipercolesterolemia*, se deben a la interacción entre factores ambientales y determinadas variantes génicas. Cuando se conocen variantes génicas asociadas con una probabilidad mayor de aparición de una enfermedad determinada, se dice que esas variantes condicionan en el individuo que las porta una *susceptibilidad genética* mayor para esa enfermedad. La susceptibilidad genética sólo se evidencia cuando factores ambientales desfavorables interactúan con los productos de esos genes y desencadenan

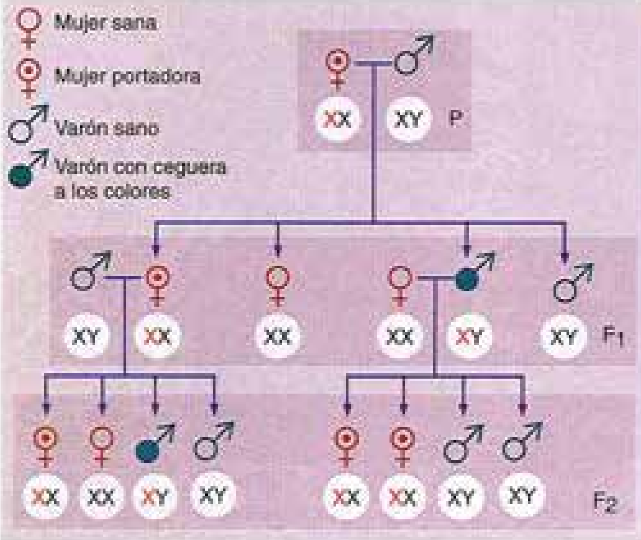


Fig. 16-9. GENEALOGÍA DE UNA FAMILIA CON DEFECTOS PARA LA DISCRIMINACIÓN DE LOS COLORES ROJO Y VERDE. *En este ejemplo, el alelo normal es dominante y, por lo tanto, la mujer tiene una visión normal de los colores. En su descendencia de cuatro hijos, dos varones y dos mujeres, se representan las probabilidades teóricas: la mitad de las hijas son sanas y la mitad son portadoras y la mitad de sus hijos están afectados y la otra mitad son sanos. Nótese que si un hombre afectado (véase F_1) tiene descendencia con una mujer sana y no portadora, todas sus hijas son portadoras pues heredan el cromosoma X con el alelo anormal del padre y todos sus hijos son sanos porque heredan de su padre el cromosoma Y.*

una enfermedad. Estas enfermedades se denominan **multifactoriales** pues intervienen muchos factores, tanto genéticos como ambientales. Las manifestaciones clínicas de los trastornos multifactoriales son:

- Defectos congénitos y
- Enfermedades comunes.

Defectos congénitos

Si bien todas las enfermedades genéticas son congénitas, es decir, existen desde el nacimiento (aunque a veces se manifiesten en etapas posteriores de la vida), ciertos defectos congénitos no involucran una alteración del material genético, sino que se deben a la acción de agentes ambientales que afectan la morfogénesis embrionaria o fetal. Estos agentes se denominan *teratógenos*, y pueden producir alteraciones morfológicas y funcionales graves. Los teratógenos incluyen:

- Agentes infecciosos, como el citomegalovirus, el virus de la rubéola o el protozoario causante de la toxoplasmosis.
- Factores físicos, como las radiaciones.
- Sustancias químicas, como ciertos medicamentos anticonvulsivantes, el ácido retinoico, el alcohol y la tristemente célebre *talidomida*, un sedante introducido en la década de 1950 que se indicaba a mujeres embarazadas para tratar las náuseas y el insomnio. La droga causó defectos muy graves en los fetos que estuvieron expuestos a ella en los primeros meses de gestación.

En la actualidad se acepta que la mayoría de los defectos congénitos como las fisuras orales (labio leporino), las fallas en el cierre del tubo neural (anencefalia y espina bífida, entre otros), las malformaciones cardíacas y otros se deben a la acción combinada de genes de susceptibilidad y agentes ambientales teratógenos que actúan de un modo diferencial según la dosis y el momento de la gestación en que intervengan (cuadro 16-2).

Cuadro 16-2. *Clasificación de los defectos congénitos según sus causas*

Causas		Proporción (%)
Genéticas	Cromosómicas	10
	Monogénicas	8
	Multifactoriales	25
Ambientales	Enfermedades maternas	3-4
	Teratógenos durante la gestación	2-3
Desconocidas		50

El cáncer: una enfermedad multifactorial

Como vimos en el capítulo 7, el cáncer comprende un grupo de patologías muy diversas, tan diversas como tipos de cánceres existen. Sin embargo, todas comparten la característica fundamental de que, en algún momento, el material genético de células somáticas de algún tejido en particular sufrió mutaciones que hicieron que esas células escaparan de los controles que normalmente limitan su división y comenzaran a proliferar sin control.

Esas mutaciones pueden ser espontáneas, pero más a menudo son causadas por factores ambientales que actúan como *carcinógenos*. Los carcinógenos suelen clasificarse en físicos, como los rayos X y UV, y químicos, como los productos de la combustión del tabaco o los desechos tóxicos industriales.

Los virus, como ya vimos en el capítulo 13, también pueden producir mutaciones somáticas y son el factor causante de alrededor del 15% de los totales de cánceres en el mundo (véase cap. 13, Genes, virus y cáncer). Hay dos interpretaciones principales de los caminos que conducen a la formación de un tumor: una excesiva estimulación del crecimiento o una falta de inhibición del crecimiento.

Para que se desencadene un cáncer, en general, es necesaria la exposición a factores ambientales carcinogénicos que producen una o varias mutaciones originales en un tejido en particular. No todos los individuos son igualmente susceptibles a la acción de los carcinógenos: algunas personas heredan variantes génicas (mutaciones) que otorgan susceptibilidad mayor al desarrollo de un cáncer. En general se observa que en las células en las que se desarrolla un cáncer están presentes varias mutaciones. Esto explica por qué la incidencia de esta enfermedad aumenta con la edad. Si el cáncer se produce por una acumulación de mutaciones, cuanto más tiempo se vive, más probable es la aparición de un cáncer.

Es interesante señalar que las mutaciones ocurren en muchas más células que las que se detectan, pero como la mayoría de estas mutaciones son letales, las células que las portan no sobreviven. Las células

Ensayo 16-1

El desarrollo tumoral y las herramientas terapéuticas de la medicina moderna

La división celular es un mecanismo sometido a una regulación en extremo compleja. Cuando estos mecanismos de control se encuentran "afectados", puede aparecer una masa celular anómala, denominada *tumor*. Este tumor surge de una división celular descontrolada, probablemente causada por mutaciones en el material genético que contiene la información para el control del ciclo celular. Esta afección, que en términos médicos recibe el nombre de cáncer, siempre existió en la naturaleza y todos los organismos multicelulares pueden desarrollar algún tipo de crecimiento tumoral.

¿Cómo se defienden los organismos multicelulares del cáncer?

Cuando una célula pierde la capacidad de regular el ciclo celular, se ponen en marcha una serie de mecanismos destinados a destruirla. Uno de los primeros mecanismos proviene de la célula misma, que puede reconocer su propio desarreglo y activar un proceso de muerte celular programada o apoptosis, una especie de "suicidio celular" que elimina las células alteradas. Otro mecanismo proviene del sistema inmunitario: las células cancerosas con frecuencia expresan en sus superficies *marcadores proteicos*; el sistema inmunitario elimina este tipo de células pues las reconoce como extrañas. La gran mayoría de los tumores son eliminados de esta manera. Sin embargo, a veces, estas células en activo crecimiento pueden escapar de los sistemas de patrullaje. Por distintas razones tardan en ser eliminadas y forman un tumor, el *tumor primario*. Cuando estas células evolucionan patológicamente, su material genético se encuentra modificado por mutaciones sin posibilidad de reparación por parte de la célula. Este fenómeno conduce a una *inestabilidad genética* cuando las mutaciones afectan de manera puntual a genes aislados, o a *inestabilidad genómica*, cuando se trata de reordenamientos, pérdida o ganancia de cromosomas. Estos cambios, muchas veces son tan aberrantes que provocan la muerte espontánea de las células y otras, las células son eliminadas por apoptosis o por el sistema inmunitario; sin embargo, esta misma inestabilidad genética permite en algunos casos la aparición de células mutantes que son resistentes a los mecanismos de eliminación. Estas células ahora ya no sólo crecen de manera desmedida, sino que el organismo no logra eliminarlas. Al mismo tiempo, existe otro mecanismo que restringe la proliferación de las células tumorales, que consiste en la división limitada. Según los organismos y los distintos tejidos, la células se dividen en promedio 50 veces. Esto se debe a que el extremo de los cromosomas, los telómeros, sufren una especie de "erosión" durante cada división (véase cap. 9, Telómeros y telomerasas). Esta modificación los acorta y da, en cierto punto, una señal a la célula para que entre en senescencia, un estado celular que se caracteriza por el freno de la división y la muerte celular. Sin embargo, en ciertos casos, algunas células mutantes logran escapar de esta barrera y se vuelven virtualmente *inmortales*. Así es como un tumor primario evoluciona, a veces durante años, hasta un estado de crecimiento totalmente descontrolado. Una última barrera se interpone a la progresión tumoral: la falta de nutrientes. La masa tumoral alcanza proporciones tales que muchas veces deja de crecer o disminuye en volumen debido a la falta de oxígeno y materiales constituyentes. En ciertos casos, algunas de estas células logran adaptarse a la carencia de nutrientes al promover la llegada de nuevos vasos sanguíneos y de otras células que contribuyen a nutrirlas. Finalmente, en el estado más grave y avanzado, estas células logran desprenderse del tumor primario y pasan a los mismos vasos sanguíneos o linfáticos que las rodean. Este fenómeno se llama *metástasis*. Estas células van a insertarse entonces en otros órganos y se diseminan por todo el organismo.

En este estadio, el tumor no sólo no puede ser eliminado por el organismo, sino que tampoco puede extirparse quirúrgicamente. Las metástasis nuevas a menudo son muy pequeñas y, por lo tanto, indiscernibles del tejido sano.

La medicina moderna ha desarrollado diferentes herramientas para luchar contra estos tumores. La *radioterapia* se sirve de radiaciones de alta energía para alcanzar y destruir células tumorales, situadas específicamente en regiones del organismo inaccesibles para la cirugía. La *hormonoterapia*, muy usada en el cáncer de mama, utiliza análogos de hormonas que reemplazan a las hormonas normales y bloquean el crecimiento tumoral. La *inmunoterapia* emplea estrategias de inmunización capaces de inducir al sistema inmunitario a reconocer las células tumorales que le resultaban indistinguibles; puede servirse también de anticuerpos específicos para dirigir drogas tóxicas específicamente hacia las células cancerosas. La *quimioterapia* usa drogas que interaccionan con las células en activa división y provocan el freno del ciclo celular o la muerte de las células por apoptosis.

Sin embargo, todo este arsenal con frecuencia resulta ineficaz porque estas células en activa división mutan rápidamente y se producen nuevas variantes que son resistentes a la terapia utilizada. Las terapias que se utilizan eliminan a las variantes celulares sensibles y en ese sentido, igual que lo que ocurre con los antibióticos, reducen la competencia entre los distintos clones de células alteradas, favoreciendo a aquellas que son resistentes, que así aumentan su proporción en la población celular.

Afortunadamente, en la gran mayoría de los casos, los sistemas de defensa eliminan los tumores sin que siquiera nos demos cuenta. La aparición del cáncer aparece entonces como una cuestión de probabilidad. Cuanto más tiempo vivimos, más tiempo pasamos expuestos a posibles mutaciones que podrían generar alguna vez un tumor capaz de superar todas las barreras impuestas por el organismo. Sin dudas, como seres racionales, tenemos dos herramientas para luchar contra el cáncer: la ciencia para desarrollar métodos terapéuticos más eficaces y la prevención a través de la implementación de políticas sanitarias que promuevan el conocimiento de los signos y los síntomas que deben ser reconocidos por la población y que garanticen el acceso a los controles periódicos que permitan el diagnóstico temprano de la enfermedad. Al mismo tiempo, dado que resulta clara la presencia de un componente ambiental en la génesis de distintos tipos de cáncer, es fundamental la implementación de políticas ambientales que limiten la polución y el contacto con los agentes mutagénicos generados por nuestra sociedad.

cancerosas detectadas son las sobrevivientes de un proceso de selección (ensayo 16-1, *El desarrollo tumoral y las herramientas terapéuticas de la medicina moderna*).

Uno de los cánceres más estudiados y mejor comprendidos es el colorrectal. Este cáncer por lo general comienza como un pólipo de crecimiento benigno en el revestimiento interno del colon. A medida que

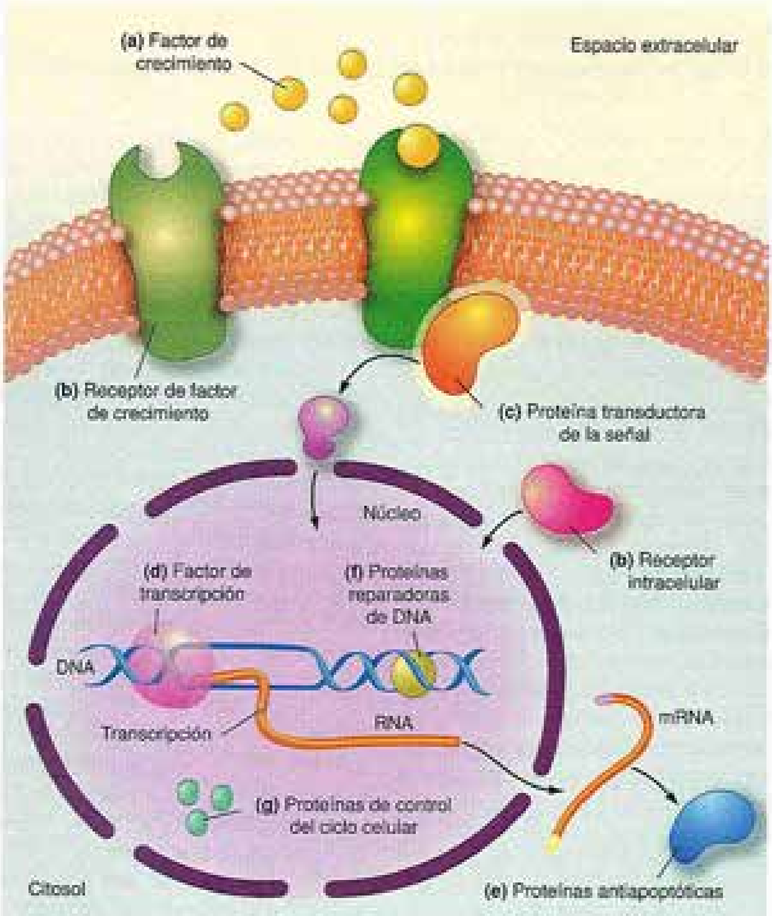


Fig. 16-10. MUTACIONES QUE PUEDEN CONDUCIR AL CÁNCER. *El cáncer puede desencadenarse por mutaciones en genes –protooncogenes y genes supresores de tumores– que llevan información para la síntesis de proteínas involucradas en el control del ciclo celular. Entre los primeros se encuentran los que codifican:* ***(a)*** *factores de crecimiento que estimulan la división celular (una mutación podría causar una producción excesiva de factores),* ***(b)*** *receptores de factores de crecimiento, de membrana e intracelulares, que también estimulan la división celular (una mutación podría causar la estimulación del receptor sin necesidad de la presencia del factor de crecimiento),* ***(c)*** *transductores de señales externas como los factores de crecimiento, que señalizan la división celular (una mutación podría permitir la activación de estos transductores en ausencia de la señal externa),* ***(d)*** *factores de transcripción que activan genes involucrados en la división celular (una mutación podría causar la activación permanente de esos genes) y* ***(e)*** *proteínas antiapoptóticas. Las proteínas codificadas por genes supresores de tumores pueden ser:* ***(f)*** *proteínas que reparan el DNA (una mutación impediría su funcionamiento correcto),* ***(g)*** *proteínas que controlan el ciclo celular, por ejemplo, deteniéndolo en G_1 (una mutación impediría la detención del ciclo celular). Es importante tener presente que hay muchos oncogenes y genes supresores de tumores. Los caminos que conducen al cáncer presentados en este esquema son sólo una simplificación.*

se desarrolla el tumor, se van acumulando mutaciones que activan oncogenes y otras que desactivan genes supresores de tumores (véase cap. 13). En algún punto de este proceso, el tumor puede volverse maligno. A diferencia de los oncogenes, que en general son dominantes, los genes supresores de tumores con frecuencia son recesivos. En estos casos deben ocurrir mutaciones que inactiven los dos alelos del gen. ¿Cómo llega una célula a acumular tantas mutaciones en genes críticos? Por una parte, una primera mutación puede ser heredada de un progenitor que posea la mutación en sus células germinales. A su vez, las mutaciones en genes que aceleran la multiplicación celular favorecen la aparición de más mutaciones, ya que cuanto mayor sea el número de veces que una célula se multiplica, mayor es la probabilidad de que se produzcan errores de copia. Se trata de un proceso complejo y multicausal en el que los resultados son consecuencia de interacciones múltiples, que en algunos casos pueden retroalimentarse.

- *La estimulación excesiva del crecimiento.* Un camino hacia el cáncer está dado por mutaciones que afectan genes de tal manera que sus productos estimulan el crecimiento del tejido. Éste es el caso de los protooncogenes (véase cap. 13). Cuando se produce una mutación en un protooncogén, que lo transforma en un oncogén, el gen mutado puede aumentar su expresión o producir una versión más activa de la proteína. Todos estos factores conducen a una sobreestimulación del ciclo celular, que puede transformar a una célula normal en maligna. Uno de los oncogenes mejor comprendidos es el oncogén *ras* y su versión protooncogén no mutada. El producto normal del gen *ras* participa en varias cascadas de señalización intracelulares (véase cap. 12, fig. 12-9) que comunican al núcleo la llegada de un factor de crecimiento y su unión a un receptor en la membrana celular. Sin embargo, si ocurre una mutación en el protooncogén *ras*, éste produce una versión hiperactiva de la proteína *ras* que indica la llegada de un factor de crecimiento aun cuando este factor no esté presente.
- *La supresión de la inhibición del crecimiento.* El otro camino hacia el cáncer está dado por mutaciones que afectan genes que normalmen-

te inhiben el crecimiento. Éste es el caso de los *genes supresores de tumores*. Las proteínas codificadas por estos genes normalmente participan en el control del crecimiento celular. Cualquier mutación que disminuya la actividad de alguno de los varios genes supresores puede contribuir a desencadenar el cáncer. Algunas proteínas supresoras de tumores normalmente reparan el DNA dañado y así previenen la acumulación de mutaciones que pueden propiciar el establecimiento de un cáncer. Cambios en los genes que codifican estas proteínas anulan los sistemas de reparación y permiten la acumulación de otras mutaciones que pueden causar tumores (fig. 16-10). Otras proteínas controlan la adhesión entre células de un tejido y entre las células y la matriz extracelular (véase cap. 30, Por fuera de las células: la matriz extracelular). Ello tiene especial interés porque, como mencionamos en el capítulo 7, las células que se desprenden de tumores malignos pueden viajar hacia otros tejidos y por metástasis causar nuevos tumores. Un gen supresor de tumores que se ha estudiado extensamente es el gen *p53*. En su estado estándar, este gen codifica una proteína supresora de tumores que actúa como un factor de transcripción, al promover la síntesis de proteínas que inhiben el crecimiento celular e inducen la muerte por apoptosis de las células en las cuales el material genético se encuentra dañado. En el capítulo 7 vimos que la proteína *p53* detiene el ciclo celular en G_1 por bloqueo de la formación del complejo Cdk-ciclina (fig. 16-11) que impulsa el avance del ciclo celular. Cuando por alguna razón se produce daño en el DNA, el gen *p53* se expresa y su producto de traducción actúa como una señal de daño celular que activa la reparación del DNA o impide su duplicación, muchas veces conduciendo a la célula hacia la apoptosis. Si el gen supresor *p53* está mutado o ausente, las células defectuosas sobrevivirán y acumularán mutaciones que pueden conducir al cáncer.

En la actualidad, las investigaciones sobre el cáncer apuntan a identificar con mayor precisión los factores ambientales carcinogénicos, de manera de restringir la exposición a ellos y minimizar su acción sobre el organismo (por ejemplo, prevención del hábito de fumar, descontaminación ambiental, etc.). Por otra parte, es posible que el conocimiento de los mecanismos moleculares que desencadenan el cáncer permita actuar en forma preventiva y mejorar las terapéuticas. En cambio, es poco probable que la simple detección de alelos de susceptibilidad genética, heredados o no, signifique un gran avance en la lucha contra el cáncer, pues es claro que la mayoría de los genes que predisponen al cáncer se expresan de manera muy variable y, por lo tanto, su presencia tiene un valor predictivo bajo.

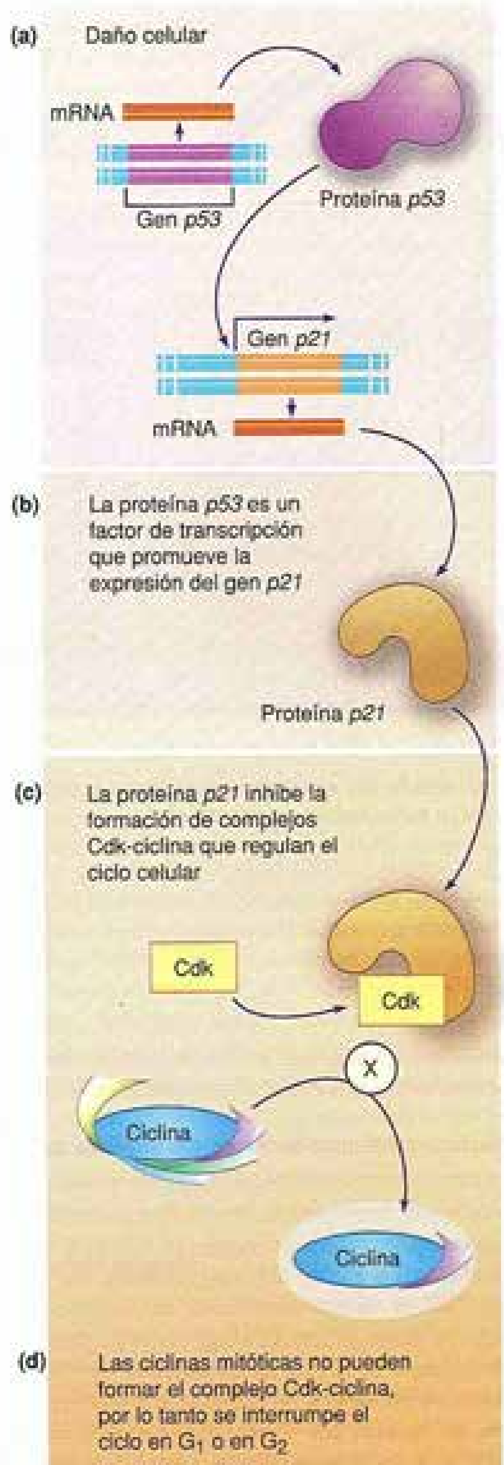


***Fig. 16-11. RESPUESTA DE LA CÉLULA FRENTE AL DAÑO EN EL DNA. (a)** El daño en el DNA provoca el aumento en la expresión del gen p53 y, en consecuencia, el aumento en la concentración de la proteína p53. **(b)** Esta proteína actúa como un factor de transcripción al estimular la expresión del gen p21. **(c)** La proteína codificada por p21 es un inhibidor de los complejos Cdk-ciclina. **(d)** Como consecuencia, las células se detienen en G_1 o en G_2 hasta que se repara el daño. Luego, la concentración de p53 y del inhibidor disminuye. Las células con mutaciones en los dos alelos del gen p53 no son capaces de detener la duplicación en forma eficiente y su DNA dañado se puede replicar y contribuir a la formación de células tumorales.*

El diagnóstico de las enfermedades genéticas

El desarrollo de nuevas técnicas de diagnóstico hace que día a día se sumen nuevas enfermedades a la lista de trastornos genéticos diagnosticables por análisis del DNA, incluso antes del nacimiento. La disponibilidad de estos conocimientos plantea diversos interrogantes teóricos, prácticos y éticos. Su resolución incide en la toma de decisiones tanto personales como profesionales. Al mismo tiempo, la definición de criterios en estos temas determina el diseño de políticas públicas en salud. Por ello es importante que todos los ciudadanos conozcan esta

Galería de imágenes

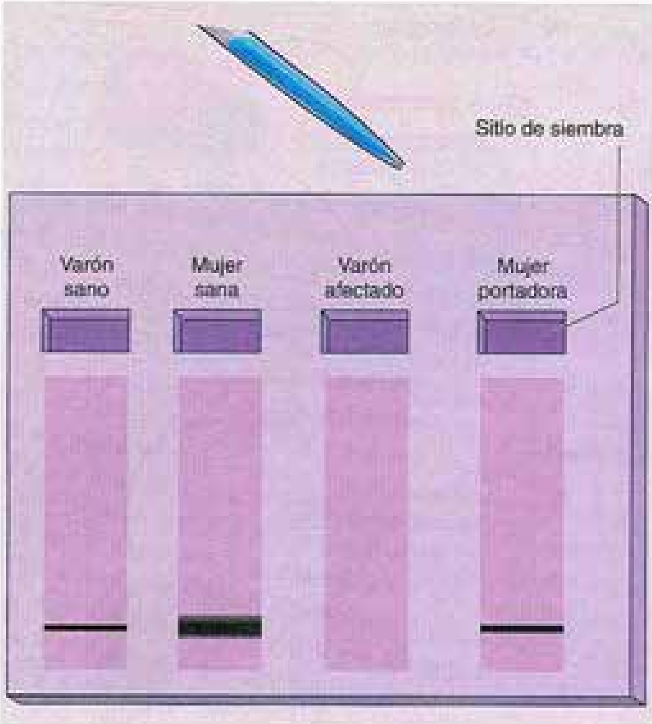


Fig. 16-12. RESULTADO DEL ANÁLISIS POR SOUTHERN BLOTTING DE UNA DELECIÓN EN LA ENFERMEDAD DE DUCHENNE. *Esta enfermedad tiene un patrón de herencia recesivo ligado al cromosoma X; por lo tanto, se observa una banda fina en el varón sano (un X normal), una banda gruesa en la mujer sana (dos X normales), ausencia de banda en el varón afectado (X con deleción en el gen de distrofina) y una banda fina en la mujer portadora (un X normal y el otro con deleción).*

problemática y que las decisiones no queden sólo en manos de especialistas. Abordaremos estos aspectos hacia el final de este capítulo.

El diagnóstico mediante técnicas de análisis del DNA

En los últimos 30 años se desarrollaron numerosas técnicas para el diagnóstico de enfermedades genéticas que usan herramientas tomadas de la biología molecular (véase cap. 14). Este tipo de diagnóstico, centrado en el análisis del DNA, posee algunas ventajas importantes: el DNA es relativamente fácil de obtener, ya sea de un individuo o de un feto en desarrollo, los genes se pueden estudiar directamente o a partir de sus productos proteicos y arribar a un diagnóstico generalmente certero. Sin embargo, una misma patología clínica puede ser causada por diferentes mutaciones, y a veces es difícil identificar las mutaciones poco frecuentes. Esto constituye una limitación importante, difícil de superar. En todos los casos, es la sospecha clínica por parte del médico la que orienta al análisis genético en un paciente, dado que no existe el "análisis genético genérico": siempre se trata de un análisis específico de un gen en particular.

Para el diagnóstico de las enfermedades génicas se utilizan dos tipos de métodos que dependen del conocimiento que se tenga sobre el o los genes involucrados en la patología en cuestión.

- *Métodos directos:* revelan si la persona en estudio es portadora o no de una mutación génica determinada.
- *Métodos indirectos:* determinan si la persona ha heredado el cromosoma portador de la enfermedad presente en alguno de sus padres. Estos métodos se basan en el concepto de ligamiento (véase cap. 8, El ligamiento entre genes y la recombinación) y usan marcadores genéticos que están próximos al gen en estudio para detectar la presencia del gen buscado. En la actualidad, esta estrategia se utiliza poco pues los genes de las enfermedades monogénicas más conocidas (más de 1.000) ya se han identificado y se pueden analizar directamente.

Es importante tener en cuenta que, para cada patología, se combinan las diferentes técnicas en una estrategia de diagnóstico específica que dependerá de factores técnicos y de la relación costo-beneficio de esa estrategia, tanto en términos económicos como de tiempo disponible.

Diagnóstico de la distrofia muscular de Duchenne

La distrofia muscular es, como vimos, una enfermedad monogénica ligada al cromosoma X, que se caracteriza por el debilitamiento gradual y la pérdida de los tejidos musculares. Es causada por una mutación en el gen que codifica la proteína distrofina. La ausencia de la distrofina normal provoca el endurecimiento de los músculos, o fibrosis, que a su vez reduce el aporte de sangre a las células musculares. En consecuencia, las células del músculo mueren.

El gen de la distrofina fue clonado y de su secuencia de nucleótidos se dedujo la secuencia de aminoácidos de la proteína que codifica (véase cap. 14, La secuenciación del DNA) y con esta herramienta se estudiaron numerosos pacientes con distrofia muscular. En el 60% de ellos se encontraron evidencias de que el gen de la distrofina había sufrido deleciones de gran magnitud.

Para determinar si un individuo es portador de una deleción, se extrae el DNA de una muestra de cualquier tejido (fibroblastos de piel, líquido amniótico, vellosidades coriónicas, entre otros) y se corta con una enzima de restricción apropiada (véase cap. 14, Las enzimas de restricción). Luego se realiza una electroforesis y se desnaturaliza el DNA. Finalmente, se lleva a cabo un *Southern blotting* con una sonda apropiada y se revela con una placa autorradiográfica. La presencia del gen se evidencia a través de una señal radiactiva que demuestra que hubo hibridación. Esto se considera una prueba de que no hubo deleción y por lo tanto señala ausencia de la enfermedad. Por el contrario, la ausencia de señal radiactiva indica que el gen sufrió la deleción. En ese caso, el diagnóstico para la enfermedad de Duchenne es positivo (fig. 16-12).

La mayoría de las enfermedades genéticas no son producidas por una deleción, como es el caso de la distrofia muscular, sino por una o varias mutaciones puntuales. Una vez que se conoce la o las mutaciones que causan una enfermedad, se puede decidir qué técnica utilizar para el diagnóstico.

En el caso de que una mutación afecte el sitio de corte de alguna enzima de restricción, se amplifica por PCR la región en donde se hallaría la mutación, se digiere el DNA con la enzima de restricción apropiada y se corren los fragmentos resultantes en una electroforesis. Dado que la mutación eliminó el sitio de restricción de la enzima, la presencia de un solo fragmento indicará que hay mutación. Por el contrario, la presencia de dos fragmentos significará ausencia de mutación.

Varias mutaciones, una única enfermedad

En muchos casos, diferentes mutaciones en un mismo gen pueden dar lugar a la misma enfermedad. Esto ocurre en la fibrosis quísti-

ca, que puede ser causada por alrededor de 1.000 mutaciones diferentes en el *gen de la CFTR*, el cual normalmente produce una proteína encargada del transporte de cloro en los epitelios. El diagnóstico de esta enfermedad se basa en los síntomas clínicos y en la prueba del sudor, por la que se mide la concentración de cloro en el sudor, que está muy elevada en los enfermos. Si bien esta prueba sigue siendo el estándar para el diagnóstico de la fibrosis quística, cuando un paciente tiene síntomas clínicos que llevan a sospechar la enfermedad, el médico también dispone del recurso del análisis directo del gen, que incluye las mutaciones más frecuentes en la población. La prueba diagnóstica permite identificar con certeza la presencia de ciertas mutaciones conocidas en el individuo en estudio, pero no permite descartar la presencia de mutaciones raras que aún no fueron descritas.

Mutaciones dinámicas, cambios de una generación a la siguiente

En algunas enfermedades, el gen normal contiene un número establecido de tripletes repetidos en su secuencia, por ejemplo, el triplete CAG, repetido 30 veces en el gen de la *huntingtina*. En este gen, la presencia de una mutación provoca un aumento del número de repeticiones del triplete. Esta alteración determina la aparición de la enfermedad de Huntington cuando hay más de 39 tripletes CAG repetidos en el gen. Para el diagnóstico molecular de esta enfermedad, se hace una prueba de PCR (véase cap. 9, fig. 9-15) colocando cebadores que flanquean la región de tripletes repetitivos. En este caso, el tamaño del producto de amplificación indicará el grado de repetición de tripletes que posee el individuo en estudio. El *síndrome de fragilidad del X*, causa génica de retardo mental, es otro ejemplo. La enfermedad se produce cuando el triplete CGG supera las 200 repeticiones en el gen.

Las mutaciones que conducen a la amplificación, o aumento en el número de repeticiones, cambian de generación en generación y por esa razón se denominan dinámicas. La amplificación ocurre sólo si el gen ya tiene un número de repeticiones cercano al umbral patológico. El gen en ocasiones se amplifica durante la espermatogénesis, como en el caso de la enfermedad de Huntington, y otras veces durante la ovogénesis, como en el síndrome del cromosoma X frágil. Un individuo sano, que posee un número de repeticiones por debajo del valor umbral (pero lo suficientemente elevado como para estar en la categoría de premutación) puede tener hijos enfermos si durante el proceso de formación de gametos se produce un aumento en el número de tripletes repetitivos por encima del umbral.

Genes de predisposición a enfermedades

La determinación de susceptibilidad o *predisposición genética* para ciertas enfermedades comunes en la población de adultos es un nuevo desafío para la genética médica. Se ha sugerido que en muchas de estas enfermedades, como los cánceres de mama y colorrectal, la enfermedad de Alzheimer y la hipertensión, podrían existir variantes alélicas que aumentan las probabilidades de desarrollar la enfermedad si el individuo está expuesto a factores ambientales adversos. Sin embargo, salvo excepciones, las variantes descubiertas hasta ahora se expresan de manera variable (son de baja penetrancia, es decir, no tienen mucho efecto predisponente) y explican sólo una pequeña proporción del total de la patología. Por ejemplo, las mutaciones en los genes BRCA1 y BRCA2, que predisponen al cáncer de mama, explican sólo el 5% del total de los cánceres de mama.

Existen dos maneras de concebir la prevención de las enfermedades comunes con predisposición genética. Un enfoque se basa en la detección de susceptibilidad genética en individuos por medio de pruebas genéticas y la implementación de medidas preventivas en aquellos con mayor riesgo de desarrollar la enfermedad (medicina "a medida"). El otro enfoque es la aplicación de medidas preventivas de eficacia comprobada en toda la población. Los estudios poblacionales muestran que las enfermedades más frecuentes afectan a todas las personas, con independencia de su susceptibilidad genética. Por otra parte, muchos factores ambientales adversos son conocidos (hábito de fumar, exposición a carcinógenos ambientales, sedentarismo, dieta inadecuada, etc.) y se ha comprobado que su control, restricción o eliminación resulta sumamente eficaz para prevenir enfermedades como cáncer, enfermedad coronaria, diabetes, hipertensión y muchas otras. Por lo tanto, se piensa que desde el punto de vista de la salud pública, para prevenir las enfermedades multifactoriales comunes es más eficaz evitar la exposición a factores ambientales adversos y promover hábitos de vida saludables en toda la población que intentar la identificación de los individuos con una susceptibilidad genética mayor.

Por el contrario, los individuos sanos pero con una historia familiar que revele la incidencia de una enfermedad en la cual algunas mutaciones génicas pueden tener un papel causal importante podrían beneficiarse con pruebas genéticas de susceptibilidad, si esas mutaciones son suficientemente penetrantes y, por lo tanto, predictivas del desarrollo futuro de la enfermedad. Por ejemplo, el cáncer de mama familiar (una pequeña fracción del total de los cánceres de mama) se asocia, en más de la mitad de los casos, con mutaciones en los genes BRCA1 y BRCA2, que determinan un riesgo del 60% de desarrollar la enfermedad contra el 12% en la población general. Estos genes son supresores de tumores que, como tales, codifican proteínas que controlan la división celular y eliminan las células anormales. Cuando una mujer adulta posee antecedentes familiares de cáncer de mama u ovario (por ejemplo, madre, hermanas o tías afectadas) puede someterse a un estudio genético y enterarse si posee una predisposición genética para este tipo de cáncer, es decir, si es portadora de las mutaciones de riesgo. En ese caso, exámenes mamográficos y ecografías mamarias frecuentes, así como exámenes ováricos periódicos, permiten la detección precoz de este tipo de tumores y su tratamiento en etapas tempranas, en las que es mucho más eficaz (fig. 16-13).

El diagnóstico prenatal

Hemos mencionado algunas enfermedades genéticas que pueden diagnosticarse en etapas tempranas y hemos discutido las ventajas que tiene la detección para su prevención y tratamiento. Todas las enfermedades cromosómicas y las enfermedades monogénicas para las que se cuenta con análisis de DNA son diagnosticables en el feto de pocas semanas. Para ello es necesario obtener células fetales durante la gestación por medio de la **biopsia de vellosidades coriónicas** (a las 10-12 semanas de gestación) o la **amniocentesis** (a las 14-20 semanas de gestación). Las muestras se analizan por métodos citogenéticos para obtener el cariotipo fetal o mediante técnicas de análisis del DNA para detectar la presencia de alguna enfermedad génica en el feto en desarrollo.

- *La amniocentesis* se realiza a partir de una muestra del líquido amniótico que rodea al feto, obtenida entre las semanas 14 y 20 de gestación (fig. 16-14). El líquido amniótico contiene células que provienen del feto, las cuales se hacen crecer en un medio de cultivo.
- *La biopsia de vellosidades coriónicas* se realiza entre las semanas 10

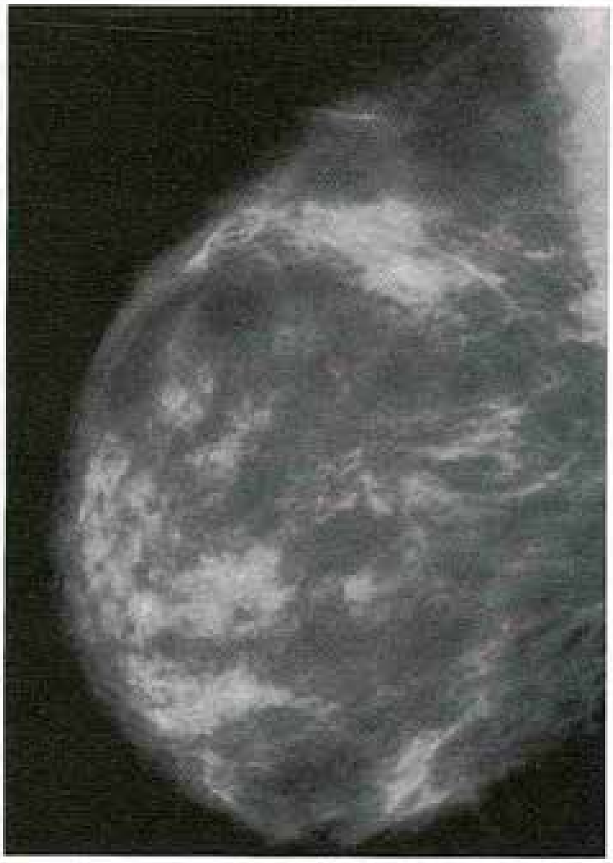


Fig. 16-13. MAMOGRAFÍA TUMORAL.

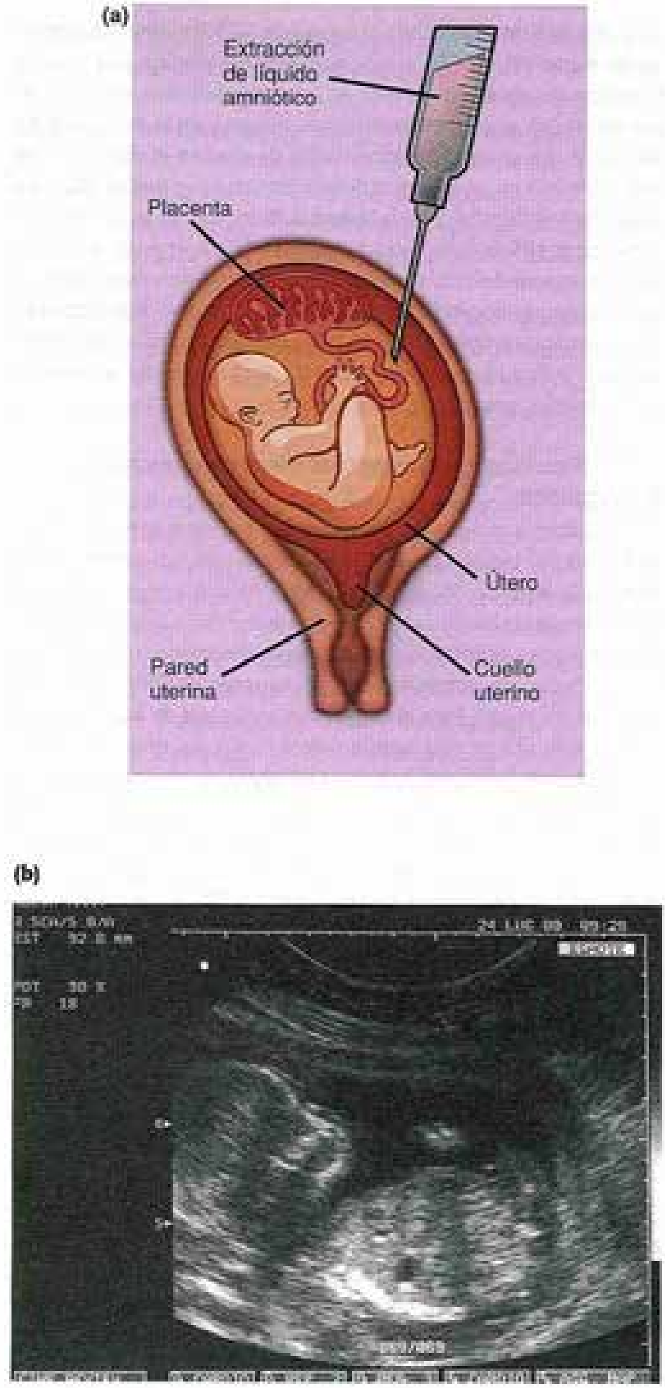


Fig. 16-14. LA AMNIOCENTESIS. (a) *En la amniocentesis, la posición del feto se determina con una ecografía, que continúa durante la extracción de la muestra. Por medio de la punción se extrae de la cavidad amniótica líquido con células fetales. La muestra se toma mediante la introducción de una aguja delgada a través de la pared abdominal de la madre, la pared del útero y las membranas que encierran al feto. Las células se cultivan y se estudian para descartar la alteración genética para la cual el feto está en riesgo elevado (por lo general, una alteración cromosómica o una enfermedad monogénica particular). La prueba se realiza a partir de la semana 14 de gestación para asegurar que habrá células fetales suficientes y para que la cantidad de líquido extraído –aunque es poco– no perjudique al feto.* ***(b)*** *Ecografía del útero de una mujer gestante con un feto de cuatro meses. Los manchas negras dentro de la pared muscular del útero son el líquido amniótico que envuelve al feto.*

y 12 del embarazo. Esta técnica, que se implementó en la década de 1980, consiste en una punción del corion –una de las membranas fetales (véase cap. 42)– para obtener células que están en activa división mitótica (fig. 16-15). La ventaja de este método es que la prueba es más precoz y que, por tratarse de células que se están multiplicando, espontáneamente, los resultados se obtienen más rápido y con mayor facilidad.

El diagnóstico prenatal se ofrece para su realización voluntaria a la pareja embarazada de acuerdo con *indicaciones* muy precisas, pues es un método invasivo que de por sí está asociado con un riesgo del 0,5-1% de pérdida del embarazo. Cabe señalar que el diagnóstico prenatal está dirigido exclusivamente a descartar la existencia de una enfermedad en particular (anomalía cromosómica o enfermedad monogénica) y que nunca puede asegurar que el feto en desarrollo o el bebé por nacer será sano. La indicación de diagnóstico prenatal siempre requiere que exista un riesgo alto de ocurrencia de *una* enfermedad genética o de un defecto congénito, lo cual se estima cuando existe una historia familiar positiva de una enfermedad genética, o edad materna avanzada (mayor de 35 años) asociada con un riesgo mayor de anomalía cromosómica, o un resultado anormal de algunas pruebas de seguimiento o monitorización prenatal, como la medición de ciertos marcadores bioquímicos en sangre materna o la ecografía fetal. Si bien estas técnicas permiten la detección temprana de varias patologías fetales, aún no existen tratamientos para ellas durante el embarazo. Un resultado posi-

tivo, entonces, coloca a los padres ante la difícil decisión de abortar o no el feto afectado, pero también puede permitirles adoptar las conductas médicas más adecuadas para afrontar la situación de dar a luz y criar a un hijo con una enfermedad genética. Por ejemplo, en algunos casos se puede indicar que el parto se programe por cesárea o que el nacimiento del niño se produzca en un centro de alta complejidad para minimizar los daños tanto de la madre como del recién nacido.

Actualmente existen aplicaciones del diagnóstico prenatal en las técnicas de fecundación asistida, que aún están en etapas de prueba. Se trata del *diagnóstico genético preimplantatorio*, que se efectúa por medio de la biopsia en *una* sola célula de un embrión de 8 o 16 células que se ha originado a través de fecundación *in vitro*, previo a su implantación en el útero. Mediante este procedimiento se espera detectar enfermedades génicas por amplificación del DNA mediante la técnica de PCR (véase cap. 14) o anomalías cromosómicas numéricas mediante la técnica de FISH. Si no se detectan las enfermedades exploradas, el embrión se implanta en el útero materno. Este procedimiento posee la ventaja de una detección muy precoz y podría evitar el problema de la interrupción del embarazo. Sin embargo, es sumamente costoso y todavía se desconocen su eficacia y los potenciales riesgos para el feto, el bebé y el individuo adulto que resulte de tales manipulaciones.

Las posibilidades que ofrece el diagnóstico prenatal ha multiplicado los interrogantes sobre cómo hacer un uso responsable de la información que provee un diagnóstico. ¿Cuándo y con qué propósito se debe llevar a cabo un diagnóstico prenatal? ¿Qué medidas se deben tomar si el diagnóstico es positivo para un trastorno genético determinado? ¿En qué casos puede estar justificada la interrupción del embarazo? Las respuestas a estas preguntas dependen en gran medida de valores personales y de la conciencia individual de las personas. Los profesionales de la genética pueden ayudar en estas decisiones mediante el *asesoramiento genético*.



Fig. 16-15. BIOPSIA DE VELLOSIDADES CORIÓNICAS. *La muestra de células fetales se obtiene de las vellosidades del corion mediante una jeringa, por punción de la pared abdominal. El proceso se controla por medio de una ecografía, de la misma forma que en la amniocentesis.*

El asesoramiento genético

El asesoramiento genético es un proceso por el cual se informa a pacientes y familiares que se enfrentan al riesgo de una enfermedad que puede ser hereditaria, sobre sus consecuencias, la probabilidad de contraerla o transmitirla, y las maneras en que puede prevenirse, evitarse o mejorarse. El objetivo del asesoramiento es que los pacientes lleguen a tomar decisiones responsables, informadas, conscientes y autónomas en relación con los riesgos genéticos que afrontan, aun si el asesor genético está en desacuerdo con esas decisiones. Por lo tanto, se deben evitar la influencia o la coerción en los consultantes para que tomen un curso particular de acción, y poner a disposición toda la información disponible, aun cuando ésta sea motivo de controversia.

El primer paso del asesoramiento genético es definir o corroborar el diagnóstico de la afección en cuestión en el miembro de la familia afectado que motiva la consulta, determinar si es hereditaria y, en ese caso, identificar de qué manera se hereda. Para ello el genetista recoge los antecedentes familiares y los resume gráficamente en un árbol genealógico. Estos datos, junto con el examen físico del consultante y de otros miembros de la familia, permiten determinar qué estudios genéticos específicos, ya sean citogenéticos, moleculares o bioquímicos, deben realizarse para arribar a un diagnóstico. Luego, el genetista determina los riesgos de ocurrencia o recurrencia de la enfermedad, y considera las posibilidades de tratamiento y rehabilitación. Si se trata de una pareja que enfrenta un riesgo de enfermedad genética en su descendencia, el genetista informará sobre los beneficios y las limitaciones del diagnóstico prenatal para la afección de que se trate. La pareja puede decidir entonces qué conducta adoptar de acuerdo con su situación particular, es decir, puede decidir si quiere iniciar o no un embarazo. En caso de hacerlo, si se realizará un diagnóstico prenatal y qué medidas tomarla si se confirmara la afección en el feto (ensayo 16-2, *Algunas reflexiones éticas*).

El tratamiento de las enfermedades genéticas

La terapia génica

Gracias a los avances de la ingeniería genética, en los últimos años surgió la posibilidad de alterar el DNA de las células de los individuos con enfermedades genéticas. Se trata de la utilización terapéutica del DNA o **terapia génica**. La administración del DNA como medicamento aspira a corregir enfermedades genéticas, lentificar la progresión de tumores, enfrentar infecciones virales y detener enfermedades neurodegenerativas.

En la actualidad se están llevando a cabo en distintos países numerosos ensayos clínicos de terapia génica en seres humanos, con distinto grado de éxito. Más de la mitad de esas terapias están dirigidas al

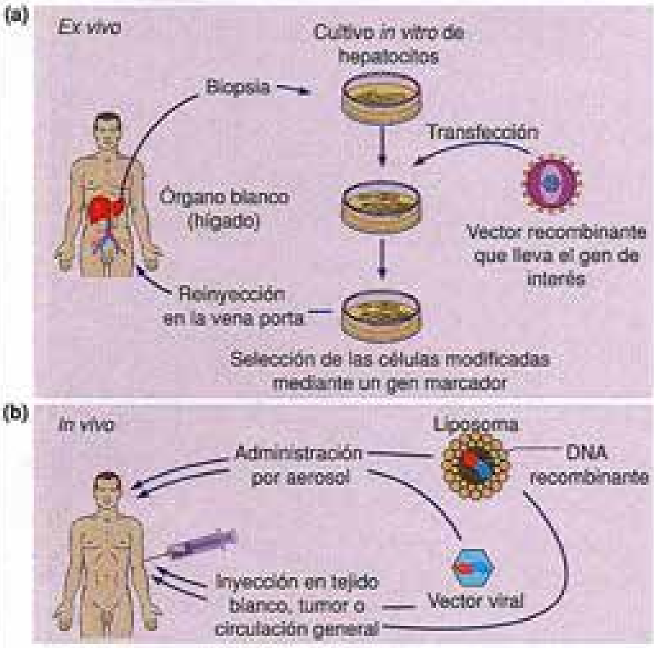


Fig. 16-16. ESTRATEGIAS EN LOS EXPERIMENTOS DE TERAPIA GÉNICA. *En los experimentos de terapia génica se utilizan dos estrategias principales:* ***(a)*** *Extraer células de un paciente, cultivarlas y modificarlas in vitro, en general con la utilización de un vector viral. Luego, esas células se reimplantan en el paciente. En este caso, el riesgo de rechazo del implante por parte del sistema inmunitario es mínimo. Esta estrategia se denomina ex vivo.* ***(b)*** *Otra estrategia consiste en administrar el gen "corrector" al paciente in vivo por aerosol o inyección. Con esta estrategia, sin embargo, no es posible controlar la eficacia de la transferencia del gen. Estos procedimientos aún son experimentales y se rigen por protocolos de investigación muy estrictos. Todavía no se han determinado la eficacia ni la inocuidad de ningún procedimiento de terapia génica.*

Galería de imágenes

tratamiento del cáncer que, como ya se mencionó, en la mayoría de los casos no es hereditario, sino el resultado de un daño genético acumulado durante el desarrollo o luego del nacimiento. Como muchas otras enfermedades adquiridas, el cáncer tiene un componente genético que puede ser el blanco de la terapia génica. Numerosos ensayos clínicos están dirigidos a tratar el SIDA, causado por el virus de la inmunodeficiencia humana (HIV).

La mayor parte de los ensayos de terapia génica propuestos sólo intentan introducir, en un tipo seleccionado de células, copias adicionales sanas del gen que se encuentra mutado en las células del paciente para compensar la falta o el defecto en ese gen o aportar una nueva característica. Muchas terapias contra el cáncer intentan inducir a las células cancerosas a producir sustancias que las eliminen directamente, despierten una fuerte respuesta inmunitaria contra ellas o anulen el aporte sanguíneo que los tumores necesitan para crecer. Sin embargo, innumerables dificultades técnicas han retrasado los avances en la aplicación de la terapia génica. Uno de los problemas más comunes es la baja eficiencia de los métodos de administración del DNA a las células blanco. Como puede observarse en la figura 16-16, los genes se insertan en vectores que depositan el gen dentro de las células por medio de dos métodos básicos de administración (fig. 16-16).

Los vectores usados para administrar un gen terapéutico a la célula blanco son virales o no virales:

- *Vectores virales*: los virus, "especialistas" en la transferencia y expresión de material genético dentro de las células, son una herramienta muy atractiva para la inserción de DNA en las células blanco. Se pueden sustituir uno o más genes virales involucrados en la replicación y la virulencia por los genes terapéuticos; así, cuando estos virus modificados infectan la célula blanco, transfieren también los genes útiles sin multiplicarse o producir enfermedad. Sin embargo, la defensa que monta el sistema inmunitario contra estos virus ha limitado el éxito de esta técnica. Para superar este escollo, varias líneas de investigación están buscando la forma de incorporar en los virus genes adicionales cuyos productos proteicos les permitan "esconderse" del sistema inmunitario.
- *Vectores no virales*: componen un amplio espectro que va desde la inyección directa de DNA en el paciente hasta la administración de DNA en *liposomas*, vesículas de fosfolípidos que facilitan el transporte del DNA a través de la membrana plasmática.

Aunque se lograra optimizar los sistemas de administración del DNA, quedan otros desafíos por afrontar. Por ejemplo, a menudo la célula receptora modifica el DNA foráneo de modo que se detiene su expresión.

Aunque la terapia génica constituye un área de investigación promisoria, los críticos señalan a menudo que nadie se ha curado aún con esta terapia. A pesar de algunos casos relativamente exitosos (tratamiento de pacientes con hipercolesterolemia en los que se ha logrado reducir los niveles de colesterol), muchas veces estos pacientes necesitan seguir recibiendo tratamientos convencionales (en este caso, fármacos reductores del colesterol). Todavía no está claro si esta técnica logrará proporcionar una curación certera a un costo razonable y hay consenso de que aún es largo el camino por recorrer.

Las controversias sobre la terapia génica

El desarrollo de la terapia génica ha suscitado enormes controversias, no sólo en el ámbito científico, sino también en diferentes sectores de la sociedad. Muchas opiniones advierten sobre los posibles riesgos de introducir DNA foráneo en el genoma de un individuo, debido al hecho de que los genes actúan en concierto, no en forma aislada, y a su vez interactúan entre sí. Por esta razón es difícil predecir los efectos que la introducción de nuevas porciones de DNA pueden tener una vez libradas a su suerte en el organismo. Al mismo tiempo, el desarrollo de vectores, como virus capaces de esconderse del sistema inmunitario, podría traer aparejados riesgos impredecibles para los sistemas biológicos si ocasionalmente se produjeran fugas no controladas de este tipo de agentes. Es probable que este tipo de dudas se vayan despejando a medida que se avance tanto en la investigación clínica como en la investigación básica y en la exploración científica del impacto y los riesgos de estas tecnologías. Sin embargo, otras controversias no dependen de los avances tecnológicos.

Hasta ahora, todas las terapias génicas están restringidas al tratamiento de células somáticas, o no reproductivas, de los pacientes, y se evitan las manipulaciones que deliberadamente afectarían la descendencia de los individuos tratados. Existe una ardiente polémica acerca de si los humanos tenemos el derecho de modificar células germinales, afectando el genoma de generaciones por venir. ¿Usted qué opina?

Ensayo 16-2
Algunas reflexiones éticas

Aunque los rápidos avances en la genética molecular contribuyen en gran medida a nuestra comprensión de las enfermedades genéticas humanas, la capacidad para identificar individuos que se encuentran en riesgo de desarrollar ciertas enfermedades o de transmitirlas a sus hijos está creando cuestionamientos éticos complicados, tanto para los individuos como para la sociedad en general. Las cuatro preguntas que aparecen más adelante cubren las situaciones que ya han surgido o que es probable que surjan próximamente. Fueron formuladas por Eric Lander, un genetista humano de la Universidad de Harvard.

1. Aunque en algunos países el derecho constitucional al aborto es absoluto, la elección nunca es fácil. Imagine que usted supiera, al comienzo del embarazo, que el niño ciertamente:

a. morirá a los 9 meses de atrofia muscular espinal, una enfermedad genética fatal;
b. sufrirá durante toda su vida de fibrosis quística, una enfermedad crónica dolorosa y morirá aproximadamente a la edad de 20 años;
c. padecerá la enfermedad de Huntington a los 40 años y morirá alrededor de los 50; manifestará la enfermedad de Alzheimer aproximadamente a los 60 años;
d. será sordo congénito;
e. será enano, pero aparte de ello, sano;
f. tendrá predisposición a una depresión maníaca grave, que podría controlarse parcialmente con medicación.

¿Elegiría usted el aborto? (Suponga que usted es bastante joven como para esperar que podría tener más hijos si lo deseara). Independientemente de su propia elección, ¿consideraría usted no ético que otra pareja lo hiciera? ¿En qué principios se basan sus opciones?

2. Suponga que pudiese saber con certeza que va a sufrir:

a. de enfermedad de Huntington a los 40 años;
b. de enfermedad de Alzheimer a los 60.

¿Desearía saberlo?

3. Las compañías de seguro, ¿tendrían derecho a:

a. cobrar primas mayores a los individuos con alto riesgo de enfermedad hereditaria;
b. conocer los resultados de las pruebas de predisposiciones genéticas;
c. negarse a asegurar a un niño cuyas pruebas prenatales muestran que sufrirá de una enfermedad genética grave?

4. Suponga que el 10% de la fuerza de trabajo es particularmente proclive al cáncer inducido por productos químicos industriales. Un empleador:

a. ¿Tendría la obligación de hacer que el lugar de trabajo fuese más seguro para esta minoría?
b. ¿Tendría el derecho de requerir un examen genético previo al empleo?
c. ¿Tendría el derecho de negar empleo a estos obreros?
d. ¿Tendría el derecho de exigir a estos obreros que paguen un seguro complementario?

¿Su respuesta sería diferente si la minoría implicada fuera el 1% de la fuerza de trabajo o el 40% de la fuerza de trabajo?

Proyecto Genoma Humano

Una de las últimas fases del Proyecto Genoma Humano (PGH) (véase cap. 14, ensayo 14-1) es la identificación de los polimorfismos –formas variantes de un gen particular presentes en una población– que hacen que la secuencia de DNA de cada persona sea diferente. Se ha intentado relacionar estos polimorfismos con la susceptibilidad a ciertas enfermedades y, en algunos casos, desarrollar medicamentos "a medida" en el marco de la llamada *farmacogenómica*. Por otra parte, la identificación de secuencias homólogas y su comparación con las de organismos modelo ampliamente estudiados permite inferir las posibles funciones de un gen. Con este fin ya se han secuenciado los genomas completos de varios organismos diferentes (véase cap. 11, ensayo 11-1).

Frente a estas nuevas posibilidades de la investigación genética, en las que se maneja información genética perteneciente a individuos particulares, distintos sectores de la sociedad han reaccionado con un llamado de alerta. La mayor preocupación es que los resultados de esta enorme empresa, lejos de utilizarse para mejorar las condiciones de vida humana, se empleen con fines que atenten contra la dignidad humana, como discriminación de las personas de acuerdo con sus características genéticas, imposición de políticas "eugenésicas" y, en general, refuerzo de la noción seudocientífica de que las características humanas pueden reducirse al efecto de los genes (reduccionismo genético) o de que las características influidas por los genes son inmodificables (determinismo genético) (ensayo 16-3, *La genética médica y sus dilemas*). Los enfoques que asumen criterios reduccionistas y deterministas genéticos inspiran, por ejemplo, la construcción de modelos explicativos acerca de aspectos complejos del comportamiento humano, como el altruismo, la infidelidad o la homosexualidad, a partir de la búsqueda de genes que serían responsables de determinarlos.

Así, se excluyen o se minimizan los factores históricos, sociales, culturales y psicológicos involucrados en las conductas asumidas por los humanos y se soslaya la libertad de conciencia, al mismo tiempo que se "naturalizan" comportamientos sociales que abonan la desigualdad, como la agresividad que se despliega en las guerras.

Una de las controversias más interesantes surgidas en los últimos tiempos es la relacionada con el *patentamiento de genes*. Según las leyes de patentes, de alcance internacional, las formas de vida y sus componentes no se pueden patentar; sin embargo, los organismos genéticamente modificados y los componentes biológicos que permiten a los organismos funcionar se pueden patentar, siempre que el "inventor" pueda especificar un uso novedoso para ellos. Mientras que la mayor parte de la comunidad científica se opone vehementemente al paten-

ENSAYO 16-3

La genética médica y sus dilemas

C/S

El genetista argentino Víctor Penchaszadeh ha señalado algunos de los problemas que surgen de los recientes avances de la genética médica. Ellos son: un énfasis excesivo puesto en la causalidad genética de los problemas de salud, la gran brecha que existe entre la capacidad de diagnóstico y la capacidad de curar las enfermedades detectadas, la predicción de las discapacidades genéticas a veces mucho antes del comienzo de los síntomas y el posible uso de la información genética como instrumento de discriminación.

La práctica de la genética médica actual se enfrenta a grandes desafíos, como encontrar una concepción equilibrada del papel que desempeñan los factores genéticos y ambientales en la determinación de enfermedades (así como la de todas las demás características humanas), superar la inequidad en la accesibilidad a los servicios de diagnóstico y tratamiento, asegurar que los servicios que brinda la genética médica no sean impuestos, sino que los pacientes se sometan a ellos en forma voluntaria, promover el respeto a la autonomía de las personas en la toma de decisiones acerca de las enfermedades genéticas, su diagnóstico y tratamiento y asegurar la protección de la privacidad de la información. Hay, además, toda una serie de dilemas éticos particulares del diagnóstico prenatal que pueden generar tensiones entre los deseos de parejas individuales y los objetivos de salud pública. Finalmente, está el problema del patentamiento de genes que ya discutimos.

De esta manera, si bien la mayor parte de la comunidad científica e intelectual propicia y participa de los deslumbrantes descubrimientos de la genética moderna, al mismo tiempo alerta sobre los peligros de una posición ingenua que no tenga en cuenta las profundas implicaciones sociales y éticas que derivan de estos nuevos conocimientos.

tamiento de genes, con el fundamento de que se trata de algo "natural", algunos sectores que incluyen a las empresas biotecnológicas, argumentan a favor, ya que consideran que los genes, luego de ser aislados y modificados, dejan de ser genes "naturales". Esta última visión también puede ser rebatida, y de hecho así ocurre, ya que muchos científicos sostienen que la modificación de los genes se realiza sobre una estructura que es el resultado de un proceso natural que ocurrió durante millones de años de evolución.

Es importante recordar también que conocer la descripción completa del genoma humano no es suficiente para curar las enfermedades, ni para comprender el "significado de la vida". Sabemos que la secuencia de nucleótidos de los genes no alcanza para comprender el funcionamiento del genoma como un todo. En la actualidad, nuevas tecnologías y herramientas conceptuales están encauzadas hacia el estudio sistemático de la función de cada gen en una transición del estudio estructural del genoma a su estudio funcional. La respuesta a preguntas acerca de la regulación génica, el papel del DNA "sin sentido" y a muchas otras pueden ser la clave para comprender y tratar las enfermedades multifactoriales y aplicar terapias de reemplazo de genes.

En síntesis

Las enfermedades de origen genético

1. Las enfermedades genéticas son aquellas en las que intervienen factores genéticos, en general en interacción con factores ambientales que tienen un papel causal fundamental.
2. De acuerdo con el tipo de alteración, las enfermedades genéticas se clasifican en:
   - *Cromosómicos:* las debidas a un exceso o una deficiencia de material genético, por cambio en el número de cromosomas o en su estructura. Pueden ser numéricas o estructurales.
   - *Monogénicos:* las debidas a una mutación en un único gen.
   - *Multifactoriales:* las debidas a mutaciones en varios genes que interactúan entre sí y con el ambiente.
3. El genoma humano está contenido en 23 pares de cromosomas, de los cuales veintidós son autosómicos y uno es sexual (XX en la mujer, XY en el varón).
4. En las alteraciones cromosómicas numéricas se modifica el número de cromosomas. Las monosomías (ausencia de un cromosoma) y las trisomías (exceso de un cromosoma) son las alteraciones más comunes de este tipo. En los humanos, las monosomías suelen ser letales en el período intrauterino, mientras que las trisomías son más viables.
5. Las alteraciones cromosómicas estructurales se deben a reordenamientos del material de los cromosomas o de fragmentos cromosómicos. Pueden producirse por roturas espontáneas o inducidas por agentes mutagénicos. Las alteraciones estructurales más frecuentes son las deleciones, las duplicaciones, las inversiones y las traslocaciones.
6. Entre las principales mutaciones génicas se encuentran la sustitución de una base del DNA por otra, inserciones o deleciones de una o más bases que producen el corrimiento del marco de lectura, la deleción o la expansión de un triplete específico y *splicings* aberrantes que afectan la maduración del RNA. Estos cambios suelen producir la pérdida de función de las proteínas.
7. Cuando se conocen variantes génicas asociadas con una probabilidad mayor de aparición de una enfermedad, se dice que esas variantes condicionan en el individuo que las porta una susceptibilidad genética mayor a esa enfermedad. Esta susceptibilidad se manifiesta cuando factores ambientales desfavorables interactúan con los productos de los genes y desencadenan la enfermedad.
8. Las manifestaciones de las enfermedades multifactoriales pueden ser enfermedades comunes o defectos congénitos. En este último caso se deben a la acción combinada de genes de susceptibilidad y agentes ambientales teratógenos.
9. El cáncer comprende un grupo de patologías debidas a mutaciones que producen una proliferación celular descontrolada. Estas mutaciones pueden ser espontáneas o causadas por factores ambientales (carcinógenos físicos, químicos o virales). La susceptibilidad de los individuos a los carcinógenos depende de las variantes génicas heredadas.

El diagnóstico de las enfermedades genéticas

10. El diagnóstico basado en el análisis de DNA tiene las ventajas de que el material genético es fácil de obtener y los genes se estudian directamente o a partir de sus productos proteicos. El diagnóstico suele ser certero. Su principal limitación es que una misma patología puede estar causada por diferentes mutaciones que, cuando son poco frecuentes, son difíciles de identificar.
11. Para el diagnóstico se utilizan métodos directos e indirectos. Los directos revelan si la persona estudiada es portadora de una mutación; los indirectos, si se heredó de los padres el cromosoma portador de una enfermedad.
12. La prevención de las enfermedades con predisposición genética puede realizarse mediante la detección de susceptibilidad. También deberían implementarse medidas preventivas en aquellos individuos cuya historia familiar implica un riesgo mayor de desarrollar una enfermedad. Sin embargo, se considera más eficaz la aplicación de medidas preventivas en toda la población. Estas medidas incluyen el control, la restricción o la eliminación de la exposición a factores ambientales adversos.
13. En la actualidad, todas las enfermedades cromosómicas y monogénicas para las que se cuenta con análisis de DNA son diagnosticables en el feto de pocas semanas mediante la biopsia de vellosidades coriónicas o la amniocentesis.

El tratamiento de las enfermedades genéticas

14. La terapia génica permite alterar el DNA de las células de los individuos con enfermedades genéticas. Sus objetivos son corregir enfermedades, retardar la progresión de tumores, enfrentar infecciones virales y detener enfermedades neurodegenerativas.
15. En los ensayos de terapia génica se intenta introducir copias sanas del gen mutado en un grupo seleccionado de células, con el objeto de compensar la falta o el defecto de ese gen o aportar una nueva característica. Para esto se usan vectores virales y no virales. El problema más común es la escasa eficiencia en la administración del DNA en las células blanco.
16. La utilización de estas técnicas genera controversias. Hay quienes advierten sobre los posibles riesgos de introducir DNA foráneo en un individuo, ya que los genes no trabajan en forma aislada, sino en concierto.

Proyecto Genoma Humano

17. El Proyecto Genoma Humano (PGH) estudia los polimorfismos

En síntesis *(Cont.)*

que causan las diferencias entre el DNA de las distintas personas. Se ha intentado relacionar estos polimorfismos con la susceptibilidad a ciertas enfermedades y, en algunos casos, desarrollar medicamentos "a medida". Distintos sectores han reaccionado con preocupación acerca de los fines para los que podría utilizarse la información genética individual. Por otra parte, ha surgido una fuerte discusión relacionada con el patentamiento de genes.

Cuestionario

1. Una pareja puede recurrir al asesoramiento genético en diferentes momentos: asesoramiento preconcepcional (antes de que una mujer quede embarazada), asesoramiento prenatal (después de la concepción pero antes del nacimiento) y asesoramiento posnatal. Indique al menos un factor de riesgo que podría prevenirse en cada etapa de asesoramiento.

2. La adrenoleucodistrofia (ALD) es un trastorno genético recesivo ligado al cromosoma X que daña las neuronas cerebrales. La película *El aceite de Lorenzo* (1992) describe el caso real de un matrimonio sano cuyo hijo desarrolló ALD a los 8 años. Suponiendo un caso semejante:

- **a.** ¿Qué probabilidades tiene la pareja de tener un segundo hijo varón que desarrolle ALD?
- **b.** ¿De qué manera asesoraría a la hermana de la madre del niño, que no ha tenido hijos, en caso de que realizara una consulta preconcepcional?

3. Una pareja sana realiza los estudios posnatales de rutina sugeridos por la OMS y descubre que su bebé recién nacido padece fenilcetonuria (PKU). Esta enfermedad es producida por una mutación recesiva que impide la formación de la enzima hepática fenilalanina hidroxilasa.

- **a.** ¿Cuáles son los genotipos de los padres?
- **b.** ¿Cuáles son las probabilidades de que el segundo también padezca la enfermedad?
- **c.** ¿Qué proporción de los hijos de esta pareja se espera que sean portadores sanos del alelo para PKU?
- **d.** ¿Qué proporción de los hijos no llevará el alelo?

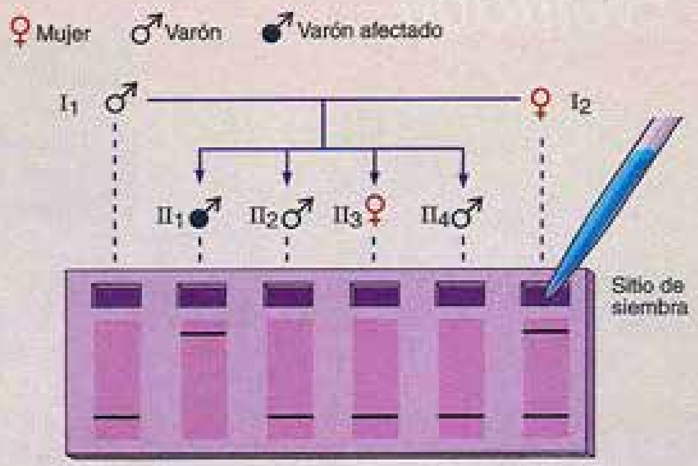
4. La película *GATTACA* (1997) muestra un futuro en el que la discriminación no se basa en el color de la piel, la religión o la educación, sino en la perfección genética. En ese futuro, la reproducción humana no es natural, sino un producto de la ciencia. Además del sexo de sus hijos, los padres pueden elegir muchas otras características personales. Así se obtienen niños destinados al éxito. Lamentablemente, no todos pueden acceder a esa tecnología y la sociedad se divide entonces en seres válidos (los que ocupan cargos más elevados) e "in-válidos" (los que son ubicados en empleos inferiores). Luego del nacimiento del protagonista, una médica le extrae una muestra de sangre y al poco tiempo una máquina presenta los resultados del análisis en una pantalla:

- Probabilidad de problemas neurológicos: 60%.
- Probabilidad de depresión: 42%.
- Probabilidad de alteraciones en la concentración: 89%.
- Probabilidad de enfermedades del corazón: 99%.
- Expectativa de vida: 30,2 años.

Discuta la propuesta de la película en función de lo leído sobre diagnóstico mediante técnicas de DNA, terapia génica y Proyecto Genoma Humano.

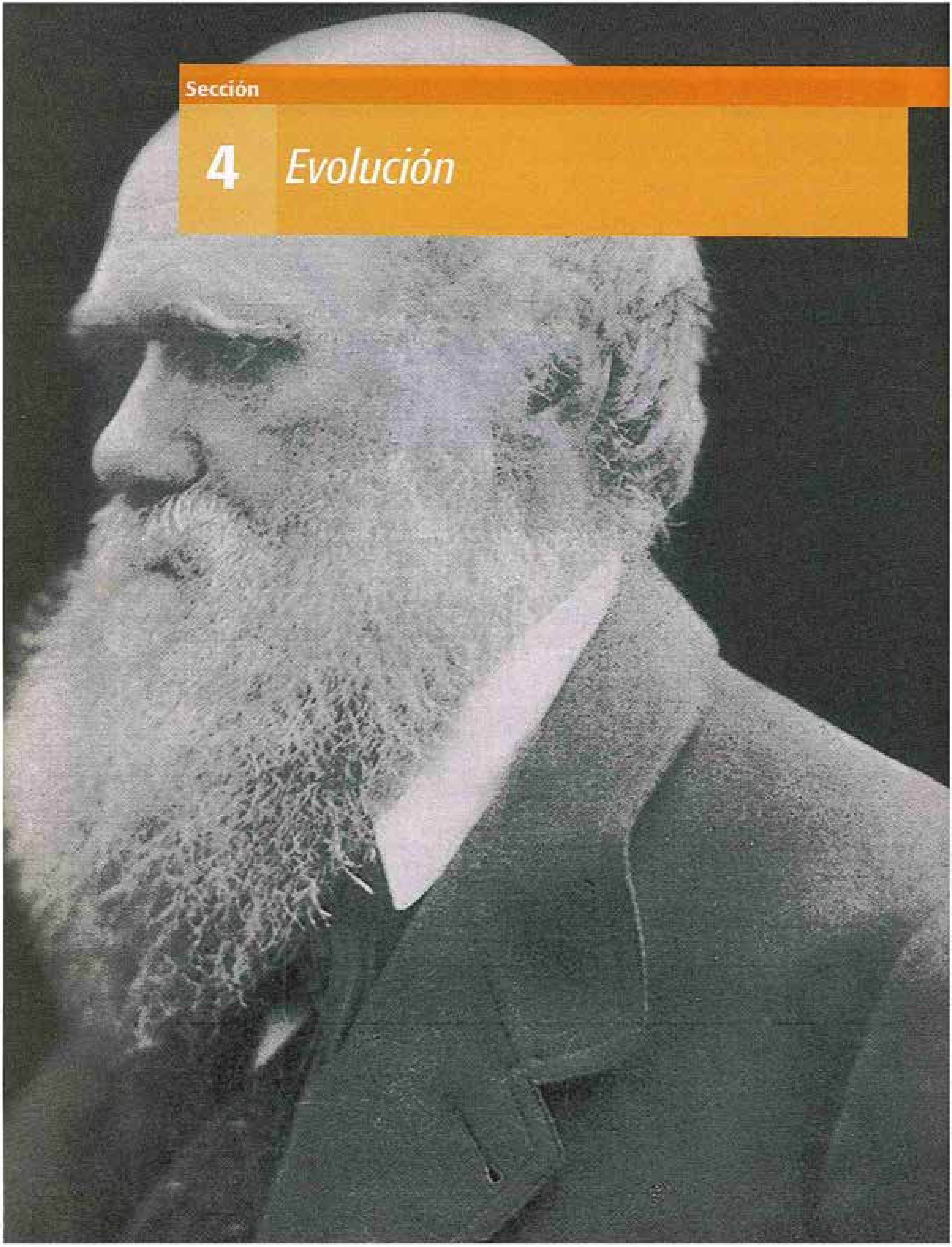
5. Varios miembros de una familia sufren de hemofilia A, enfermedad con un patrón de herencia ligada al cromosoma X y asociada con un alelo recesivo (véase el Cuestionario del cap. 8), pero sólo uno de ellos es varón. La familia recurre a un genetista para determinar quiénes son portadores de la enfermedad. La hemofilia A puede ser causada por una sustitución en el exón 24 del gen que codifica el factor VIII de la coagulación. Esta mutación, además, altera un sitio de reconocimiento para la enzima Taq I, de manera que el gen mutado y el salvaje dan distintos patrones electroforéticos después de ser incubados con esta enzima. El genetista toma una muestra de cada miembro de la familia, extrae el DNA, amplifica mediante PCR la zona de interés y digiere el producto con Taq I. A partir de los resultados del gel de agarosa mostrado en la figura, deduzca los genotipos y la condición (sana o portadora) de las mujeres I_2 y II_3.

Cuestionario *(Cont.)*



Sección

4 Evolución



Capítulo 17



Evolución: historia de la teoría y sus evidencias

Tenía dos objetivos en mente; en primer lugar, mostrar que las especies no habían sido creadas por separado, y en segundo lugar, que la selección natural había sido el principal agente de cambio... Por consiguiente, si he errado en haber exagerado su poder (el de la selección natural), espero al menos haber hecho un buen servicio al ayudar a desmontar el dogma de las creaciones separadas.

CHARLES DARWIN

Como mencionamos en las primeras secciones del libro, y analizaremos en detalle a través de los capítulos de este texto, el hilo que conecta la enorme diversidad del mundo vivo es la evolución, el proceso de cambio a lo largo del tiempo. Una inmensa cantidad de evidencias indica que la Tierra ha tenido una larga historia y que todos los organismos vivos, incluido el ser humano, surgieron en el curso de esa historia a partir de formas anteriores más primitivas. Esto significa que todas las especies descienden de otras especies; en otras palabras, todos los seres vivos comparten antecesores comunes en el pasado distante. Así, es posible comprender que los organismos son lo que son a raíz de su historia (fig. 17-1).

Por otra parte, la evolución está íntimamente entrelazada con la ecología, en lo que el ecólogo inglés G. E. Hutchinson (1903-1991) llamó adecuadamente "el teatro ecológico y la pieza teatral evolutiva". La separación de estos dos temas –ecología y evolución– es, en gran medida, arbitraria y artificial. Sin embargo, con el fin de ser claros, hemos dividido el estudio de las poblaciones de los organismos, sus interacciones y sus cambios a lo largo del tiempo en dos secciones diferentes de este libro. En este capítulo consideraremos los antecedentes históricos de la teoría de la evolución y las principales fuentes teóricas y evidencias que llevaron a Darwin a concebir las ideas que constituyen los pilares de la teoría evolutiva contemporánea. En los capítulos subsiguientes de esta Sección examinaremos con más detalle los mecanismos por los cuales se desarrolla la trama de la puesta en escena evolutiva. En las secciones siguientes presentaremos la diversidad de seres vivos y la fisiología de plantas y de animales. En la Sección 8 nos acomodaremos en el teatro ecológico para observar a los actores –todos los seres vivos– en la variedad de sus interacciones, tanto de unos con otros como con el ambiente físico, proceso que constituye el desarrollo de la acción dramática.

Historia de la biología
Evolución

El camino hacia la teoría de la evolución

El viaje de Darwin a bordo del *Beagle* representó un hecho fundamental en la historia de la ciencia. Dos décadas más tarde, la teoría de Darwin acerca de la evolución se convirtió en el marco teórico unificador más importante de la Biología.

Retrato de Darwin en 1860. [illegible]



Fig. 17-1. LOS ORGANISMOS TIENEN UNA HISTORIA. *Los osos polares, al igual que muchos otros mamíferos y aves del Ártico, son notables por su coloración críptica. En realidad, los pelos del oso polar son incoloros; se ven blancos por la refracción de la luz (el mismo fenómeno que hace que una nube se vea blanca). Estos pelos son duros, brillantes y huecos, de modo que pueden permanecer erectos, no se apelmazan cuando están mojados, y el animal puede desprenderse fácilmente del agua al sacudirse. Una capa de grasa de hasta 10 cm de grosor, que se encuentra debajo de la piel, actúa como material aislante. A diferencia de sus parientes cercanos, los osos pardos omnívoros, los osos polares tienen un sistema digestivo especializado en una dieta casi exclusivamente carnívora, constituida fundamentalmente por grasa de focas. Los osos polares divergieron de los osos pardos en épocas recientes. La rapidez con la cual se adaptaron a la vida en el Ártico se atribuye a la intensa presión selectiva de este ambiente poco hospitalario.*

Sin embargo, este naturalista no fue el primero en proponer que los organismos cambian a través del tiempo. Para comprender el significado y la importancia de la teoría de Darwin es necesario recorrer brevemente las etapas más relevantes por las que atravesó el pensamiento evolutivo en términos históricos. Nos centraremos en el análisis de la relación existente entre las principales ideas acerca de la naturaleza y el entorno cultural en el que fueron planteadas. Asimismo, se expondrán las diversas fuentes de evidencia que durante la segunda mitad del siglo XIX contribuyeron a fortalecer las interpretaciones de Darwin.

Hay una amplia gama de representaciones sobre los orígenes de la vida y de la diversidad biológica, que forman parte del acervo cultural de diversos pueblos de Oriente y Occidente. En este caso, nos centraremos en el análisis de las ideas más representativas de la cultura griega y de aquellas que predominaron en Europa en los albores de la biología durante los siglos XVIII y XIX, dado que pueden considerarse como antecedentes de la moderna Teoría de la Evolución.

Ideas evolutivas en la Grecia antigua

La idea de que los organismos evolucionan –o cambian– a través del tiempo y de que un tipo de organismo da origen a otro es verdaderamente antigua. Por ejemplo, ciertos autores interpretan que la escuela fundada por el filósofo griego Anaximandro (611-547 a. C.) ya tenía una concepción del mundo biológico en la que el origen y la transformación de las especies eran el resultado de procesos naturales. Sin embargo, esta idea era en gran medida desconocida en Europa en el momento en que la ciencia de la biología, según la conocemos en la actualidad, comenzó a tomar forma.

Más de un siglo después de Anaximandro, también en la polis griega, Aristóteles (384-322 a. C.) –quien puede considerarse el primer gran naturalista– propuso que todos los seres vivos podían ser ordenados en una jerarquía. En esta jerarquía, que se conoció como la *Scala Naturae*, o Escala de la Naturaleza, las criaturas más simples eran situadas en una posición humilde, en el peldaño más bajo, el hombre ocupaba el peldaño más alto, y todos los otros organismos se encontraban en lugares intermedios entre estos extremos (fig. 17-2). Este ordenamiento no involucraba la idea de que existieran relaciones de descendencia entre las diferentes producciones naturales, sino que se correspondía con una concepción de naturaleza "plena", en la que no existían discontinuidades. Muchos siglos más tarde, las ideas de Aristóteles llegarían a influir profundamente el pensamiento de importantes naturalistas europeos. Esta arraigada concepción, que resultó predominante durante varios siglos, es una de las principales justificaciones del largo tiempo transcurrido hasta que la evolución comenzó a considerarse como la representación más fiel de la historia de la vida en la Tierra.

Ideas evolutivas en la Modernidad

Los primeros pasos de la idea de cambio biológico

En Occidente, el cambio que experimentan las especies a través del tiempo no se consideró durante todo el Medioevo y hasta bien entrada la Modernidad. Hasta fines del siglo XVIII, muchos biólogos pensaban que la jerarquía propuesta por Aristóteles representaba, en efecto, un orden natural. Pero, mientras para Aristóteles los organismos vivos habían existido desde siempre, los naturalistas posteriores –al menos los del mundo occidental– creían, de acuerdo con las enseñanzas del Antiguo Testamento, que todos los seres vivos eran producto de la creación divina. Es más, sostenían que la mayoría de esos seres vivos habían sido creados exclusivamente para servicio o mero placer de la humanidad. La creencia de que cada tipo de ser vivo surgió tal como es hoy en día era una idea generalizada. La fuerza de esta concepción a la que se denominó "creación especial" no radicaba sólo en la decisión de adoptar un dogma de fe, sino también en la aparente evidencia percibida mediante los sentidos. En efecto, las especies parecían no registrar grandes cambios a lo largo de la vida de un hombre.

Sin embargo, en el siglo XVIII, esa certeza comenzó a ser cuestionada. El naturalista francés Georges-Louis Leclerc, conde de Buffon (1707-1788) fue uno de los primeros investigadores en proponer que las especies podrían sufrir cambios en el curso del tiempo. Sugirió que además de las numerosas criaturas producidas por la creación divina en el comienzo del mundo, *"hay familias menores concebidas por la naturaleza y producidas por el tiempo"*. Sin embargo, producto de la in-

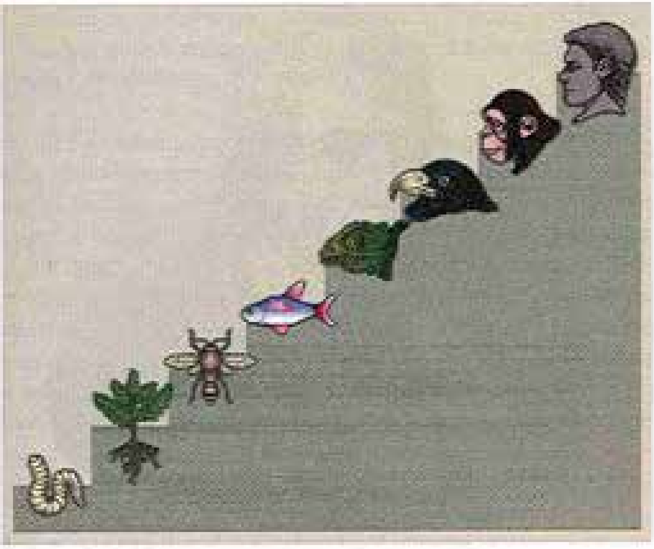


Fig. 17-2. REPRESENTACIÓN DE LA CONCEPCIÓN DE ARISTÓTELES. *Según un ordenamiento jerárquico, los seres vivos más simples como los gusanos ocupaban el peldaño más bajo, el hombre se encontraba en el peldaño superior, y todos los otros seres vivos como las aves, los reptiles y los monos estaban en lugares intermedios entre estos extremos.*



Fig. 17-3. ASPECTO DEL AFLORAMIENTO DE ROCAS EN LA GARGANTA DE OLDUVAI, EN TANZANIA. *En este afloramiento pueden apreciarse claramente diferentes estratos de la superficie terrestre. El trabajo de los geólogos, que descubrieron que cada estrato contiene sus propios fósiles, fue importante en el desarrollo de la teoría evolutiva. Los estratos de Olduvai han proporcionado toda una serie de fósiles que contribuyeron a descifrar la evolución humana.*

fluencia de su entorno cultural y su origen social, Buffon interpretaba que estos cambios representaban un proceso de degeneración: cambiar implicaba degenerar. Buffon resumió esta idea diciendo: "... *el mejoramiento y la degeneración son una misma cosa, dado que ambas implican una alteración en la constitución original*". Buffon pertenecía a la nobleza y, en esa época, las influencias de la Biblia y los temores de la aristocracia hacia una clase social burguesa en ascenso que amenazaba la continuidad del sistema monárquico explican, al menos en parte, que este naturalista no viera de manera optimista la idea de "cambio". La hipótesis de Buffon, aunque era vaga respecto de cómo podían ocurrir las transformaciones en las especies, intentaba explicar la desconcertante variedad de criaturas del mundo moderno.

Entre los que dudaban de que las especies no se transformaran a través del tiempo se encontraba Erasmus Darwin (1731-1802), abuelo de Charles. Erasmus era médico, naturalista y escritor prolífico, reflexionó, con frecuencia en verso, sobre temas de botánica y zoología. Sugirió, fundamentalmente en acotaciones y notas al pie de página, que las especies tienen conexiones históricas entre sí, que los animales pueden cambiar en respuesta a su ambiente y que su progenie puede heredar estos cambios. Sostenía, por ejemplo, que un oso polar es un oso "común" que por vivir en el Ártico se ha modificado y ha pasado estas modificaciones a sus oseznos. Si bien estas ideas no fueron formuladas de manera sistemática, resultan relevantes debido a que pueden haber inspirado las interpretaciones de su nieto. Aunque Charles refiere haber desestimado las ideas de su abuelo debido a que las consideraba muy especulativas, algunos historiadores de la ciencia consideran que pueden haber tenido una influencia significativa en su pensamiento.

Las ideas de cambio en geología

Fueron los geólogos, más que los biólogos, quienes prepararon el camino para la teoría moderna de la evolución. El escocés James Hutton, por ejemplo, propuso que la Tierra había sido moldeada por procesos lentos y graduales: el viento, el clima y el fluir del agua, los mismos procesos que pueden verse en acción en el mundo actual (fig. 17-3). La teoría de Hutton, conocida como *uniformismo* y que fue dada a conocer en 1788, es un antecedente importante de la idea de evolución biológica por tres razones:

1. *Implicaba que la Tierra tiene una larga historia, lo cual era una idea nueva para los europeos del siglo XVIII. Los teólogos cristianos, contando las generaciones sucesivas desde Adán, tal como las registra la Biblia, habían calculado que la edad máxima de la Tierra era de unos seis mil años. Según sabemos, nadie, desde los discípulos del filósofo Anaximandro, cuya escuela sostenía que la Tierra era infinitamente viejo, había pensado en términos de un tiempo mayor. Es evidente que seis mil años es muy poco tiempo para la ocurrencia de los grandes cambios evolutivos necesarios para explicar el origen de toda la biodiversidad, más allá de cuál fuera la teoría propuesta.*
2. *El uniformismo afirmaba que el cambio es en sí el curso normal de los acontecimientos, en oposición a la idea de un sistema estático, interrumpido por un hecho ocasional e inusual, tal como un terremoto.*
3. *Aunque esto nunca se dijo de manera expresa y clara, el uniformismo sugería que podría haber alternativas a la interpretación literal de la Biblia.*

Al mismo tiempo, durante la última parte del siglo XVII renació el interés por los fósiles. El anatomista y naturalista danés Nicholas Steno (1638-1686) trató de comprender la naturaleza y los procesos de formación de los fósiles. Por medio de disecciones de organismos actuales realizó comparaciones y arribó a la conclusión de que los fósiles eran restos de animales y plantas que habían sido arrastrados y enterrados durante el Diluvio Universal. Esto justificaba que se hallaran fósiles de organismos marinos en regiones montañosas. El científico inglés Robert Hooke (1635-1703) arribó a una conclusión similar.

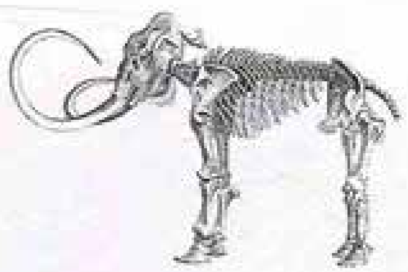


Fig. 17-4. DIBUJO DE UN MASTODONTE REALIZADO POR GEORGES CUVIER. *Aunque Cuvier era uno de los expertos mundiales en la reconstrucción de animales extinguidos a partir de sus restos fósiles, fue un poderoso opositor a las ideas evolucionistas.*



Fig. 17-5. JEAN-BAPTISTE ANTOINE PIERRE DE MONET, CABALLERO DE LAMARCK.

La ciencia de la Tierra comenzaba a transformarse en un estudio del cambio de la vida a través del tiempo más que en un mero catalogar de tipos de rocas. Así, la comprensión de la historia de la Tierra quedó íntimamente ligada a la posibilidad de reconstruir la historia de los organismos vivos.

Las ideas catastrofistas

Aun cuando la revolución en geología iba preparando el camino, los tiempos no estaban maduros para una revolución paralela en biología. En la actualidad, consideramos que la paleontología y la evolución están conectadas muy íntimamente, pero en el siglo XIX, Georges Cuvier, naturalista conocido como "padre de la paleontología", era un influyente y firme adversario de las teorías de la evolución. Si bien reconocía el hecho de que muchas especies habían dejado de existir, explicaba que las extinciones se habían producido por una serie de catástrofes. Después de cada catástrofe, nuevas especies establecidas por sucesivas creaciones divinas "llenaban" los lugares que habían quedado vacantes (fig. 17-4).

Otro de los principales opositores a las teorías de la evolución, Louis Agassiz (1807-1873), el principal biólogo de los Estados Unidos en el siglo XIX, era aún más terminante. Según él, el registro fósil revelaba cincuenta a ochenta extinciones totales, seguidas de un número igual de creaciones nuevas e independientes.

La teoría catastrofista también tuvo sus detractores. Uno de ellos fue el naturalista francés J. B. Lamarck (1744-1829) (fig. 17-5), quien confrontó sus ideas con Cuvier señalando la existencia de una continuidad en el registro fósil. Más tarde, el geólogo inglés Charles Lyell (1797-1875), retomando las ideas de Hutton, propuso una visión de cambio gradual y continuo para la historia de la Tierra, en claro contraste con el catastrofismo.

Las ideas de Lamarck

El primer científico moderno que elaboró un conjunto de teorías explicativas de la evolución fue el francés J. B. Lamarck, quien en 1801 propuso que todas las especies –incluido *Homo sapiens*– descienden de otras especies más antiguas. Lamarck, a diferencia de la mayoría de los naturalistas de su época, se dedicó exhaustivamente al estudio y la clasificación de los organismos invertebrados, tanto actuales como fósiles. Sin dudas, fue su largo estudio de estas formas de vida –cuyo registro fósil es especialmente completo– lo que lo llevó a considerar la idea de una complejidad en continuo aumento, en la que cada especie derivaba de una más primitiva y menos compleja. Lamarck notó que las rocas más antiguas en general contenían fósiles que representan formas de vida más simples. A partir de estas evidencias propuso que las formas más complejas habían surgido de las formas más simples por un proceso de transformación progresiva. De acuerdo con su hipótesis, esta progresión o evolución, para usar el término moderno, depende de tres factores principales:

- *Cambios ambientales*. El ambiente cambia constantemente y al modificarse plantea nuevos requerimientos a los organismos, que tratan de adecuarse a esos cambios.
- *Sentimiento interior*. Este concepto representaba el esfuerzo inconsciente y ascendente que impulsaba a cada criatura viva hacia un grado de complejidad mayor. El camino de cada ameba conducía finalmente hacia el hombre. Algunos organismos podían quedar apartados; el orangután, por ejemplo, había sido desviado de su curso al ser atrapado por un ambiente desfavorable, pero la "voluntad" estaba siempre presente. Debido a su constante complejización, la vida en sus formas más simples estaba surgiendo continuamente por generación espontánea para llenar el vacío dejado en la base de la escala. En la formulación de Lamarck, la escala natural de Aristóteles, utilizando una metáfora actual, se había transformado en una especie de escalera mecánica en movimiento permanente que ascendía constantemente, impulsada por el sentimiento interior.
- *Ley del uso y el desuso de los órganos y teoría de la herencia de los caracteres adquiridos*. Con dependencia de las exigencias del ambiente y debido a su uso o su desuso, los órganos en los seres vivos se hacen más fuertes o más débiles, más o menos importantes, y estos cambios adquiridos durante la vida de los individuos se transmiten de los padres a la progenie. Si bien Lamarck propuso una gran

cantidad de ejemplos, que abarcaban incluso la propia evolución del hombre, el que más trascendió es el famoso caso del cuello de las jirafas (fig. 17-6).

Si bien nuestro conocimiento actual de la genética indica que sólo se heredan aquellos cambios que se producen en el material genético de las células reproductivas, los contemporáneos de Lamarck no objetaron sus ideas acerca de la herencia de los caracteres adquiridos, la cual constituía una teoría socialmente aceptada en esa época. Tampoco fue mayormente criticada su alusión a una "fuerza" interna, tal como la que sugiere el llamado "sentimiento interior" ya que, de hecho, este tipo de referencias eran comunes en muchos de los conceptos de la época. Pero en su conjunto, estos postulados no suministraban un fundamento firme para sustentar la propuesta radical de que las formas más complejas evolucionan a partir de formas más simples.

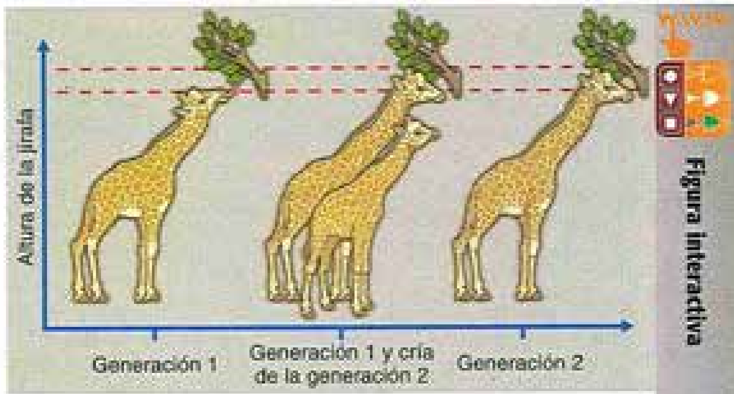


Fig. 17-6. HERENCIA DE LOS CARACTERES ADQUIRIDOS. *Según Lamarck, la jirafa moderna se originó a partir de antecesores que estiraron sus cuellos para alcanzar las hojas de las ramas más altas. Estos antecesores transmitieron a su progenie los cuellos más largos adquiridos por estiramiento, y a su vez esta nueva generación repitió el proceso que así se sucedía y se amplificaba a través de las generaciones.*

La construcción de la teoría de Darwin

Una de las principales fuentes de inspiración de las ideas de Darwin fue el pensamiento del Charles Lyell. En su viaje, Darwin llevó consigo el primer volumen del libro del geólogo, *Principios de Geología*, que acababa de publicarse. Los volúmenes segundo y tercero le fueron enviados durante su viaje en el *Beagle*. Basado en sus propias observaciones y en las de sus predecesores, Lyell se oponía a la teoría de las catástrofes y presentaba nuevas evidencias. De acuerdo con su manera de concebir el problema, el efecto lento, constante y acumulativo de las fuerzas naturales había producido un cambio continuo en el curso de la historia de la Tierra. Dado que este proceso es notablemente lento y sus resultados apenas visibles en el curso de una vida, las transformaciones debían haber ocurrido durante un lapso muy prolongado. Lo que la teoría de Darwin necesitaba era "tiempo", y fue "tiempo" lo que Lyell le proporcionó. Según las palabras del biólogo evolutivo Ernst Mayr, el descubrimiento de que la Tierra era antigua *"fue la bola de nieve que dio comienzo al alud"*.

El viaje a bordo del *Beagle*

El viaje a bordo del *Beagle* fue el hecho más importante en la vida Darwin, tal como él mismo expresó en su autobiografía.

"Mirando atrás, puedo darme cuenta ahora de la forma en que mi devoción por la ciencia se fue imponiendo gradualmente al resto de mis aficiones. Durante los dos primeros años, mi vieja pasión por la caza sobrevivió prácticamente con toda su fuerza y cazaba yo mismo todos los pájaros y animales para mi colección. Pero como la caza interfería en mi trabajo y especialmente en el estudio de la estructura geológica de cada región, fui abandonando la escopeta progresivamente, hasta dejarla por completo y dársela a mi criado. Descubrí, aunque inconsciente e insensiblemente, que el placer de observar y razonar era mucho mayor que el que reside en la destreza y el deporte. El hecho de que mi mente se desarrollara por medio de las actividades que llevé a cabo durante la travesía, adquiere verosimilitud por un comentario de mi padre, que era el observador más agudo que jamás haya visto, escéptico por naturaleza y que estaba lejos de creer en la frenología; nada más verme después del viaje, se volvió hacia mis hermanas y exclamó: "Si le ha cambiado hasta la forma de la cabeza".

Durante su largo viaje, Darwin pasó gran parte del tiempo en las costas de Sudamérica, visitó Australia y muchos archipiélagos del océano Pacífico. Desembarcó con frecuencia para hacer incursiones por el territorio interior y recoger muestras de animales y plantas de cada zona. Estos recorridos le permitieron apreciar una infinita variedad de paisajes, plantas, animales y fósiles, cuyas características y distribución lo asombraron y alimentaron el desarrollo de nuevas ideas.

Las observaciones y reflexiones de Darwin nos permiten plantear algunas de las hipótesis y las preguntas que parecen haber surgido en su viaje a bordo del *Beagle*:

- *Darwin observó el paisaje geológico de Sudamérica y puso a prueba el "uniformismo" de Lyell.*

Si la Tierra había sufrido cambios tan importantes como proponía Lyell, ¿los seres vivos se habrían transformado de un modo similar?

- *En la Argentina, Darwin descubrió huesos fósiles de grandes mamíferos extintos.*

Estos fósiles eran similares a otros organismos que conforman la fauna actual de esa misma región. Encontró, por ejemplo, formas extinguidas de los armadillos, mucho mayores que las actuales pero con un parecido estructural que resultaba asombroso (fig. 17-7).

¿Cómo podía explicarse el gran parecido existente entre los organismos fósiles y algunas especies actuales?

- *Darwin observó la fauna de las islas Galápagos.*

Descubrió numerosas especies de pinzones y de tortugas características de cada isla. También observó que las especies de las islas eran semejantes a las del continente más cercano y no a las de otras islas con condiciones similares. Los pinzones de las islas Galápagos son aves pequeñas y grisáceas. Darwin fue el primero en estudiarlas cuando visitó estas islas en 1835. Existen allí trece especies diferentes que pueden distinguirse principalmente por la forma o el tamaño del pico





Fig. 17-7. DARWIN Y SUS HALLAZGOS DE IMPORTANTES FÓSILES DE MAMÍFEROS EXTINGUIDOS. ***(a)*** *El mapa muestra algunos de los recorridos que Darwin realizó y los sitios en los que halló esos fósiles.* ***(b)*** *Restos fosilizados de Gliptodon, un animal relacionado con los armadillos de nuestros días.*

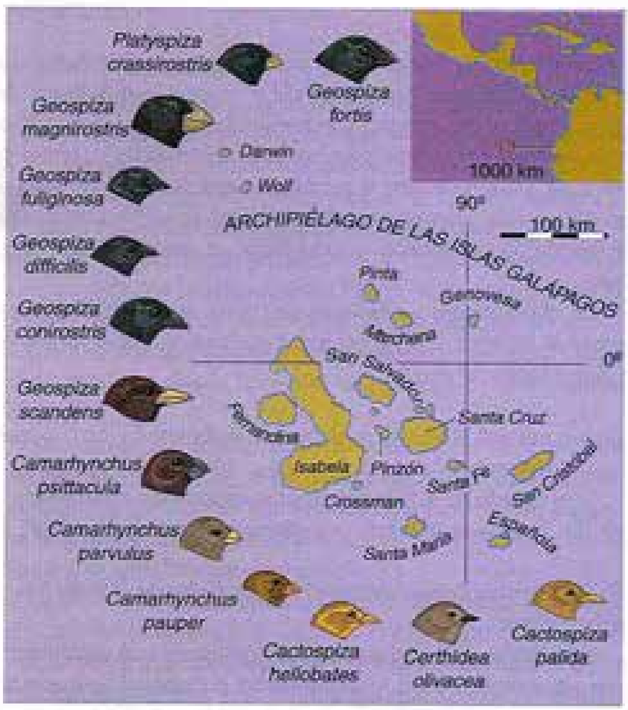


Fig. 17-8. LOS PINZONES DE DARWIN *Excepto el pinzón "curruca" (Certhidea olivacea) todos las especies se parecen mucho entre sí. Los pájaros son todos de pequeña talla, de plumaje pardo o negruzco y con colas cortas. Los diferencias más notables se encuentran en sus picos, que varían desde pequeños y delgados hasta grandes y gruesos.*

(fig. 17-8). Estas especies no existen en ninguna otra parte del mundo y en el continente, que dista de las islas unos 1.000 km, sólo aparece una de ellas.

¿Por qué había un solo tipo de pinzón en el continente y trece tipos diferentes en las islas? ¿Por qué, si las condiciones ecológicas eran muy semejantes en las diferentes islas, cada una de ellas tenía sus propias y peculiares poblaciones de animales? ¿Por qué las especies de las islas se parecían a las del continente más cercano y no a las de otras islas que tenían condiciones ecológicas muy similares?

- *Darwin observó la variación geográfica de especies pertenecientes a un mismo grupo.*

Al recorrer la pampa argentina, Darwin descubrió que, en diferentes regiones geográficas, existían diferentes formas de ñandúes. Cada zona estaba poblada por una forma característica, que no se apareaba libremente con otras (fig. 17-9).

¿Por qué existían formas características de cada región?

- *Darwin se sorprendió ante la singularidad de la fauna de Australia.*

Frente a la notable variedad de marsupiales que conforman la fauna de Australia, y que ocupan numerosos nichos ecológicos, Darwin comenta: "Sydney, 1836: *Estaba yo tumbado sobre una ribera soleada y reflexionaba acerca del extraño carácter de los animales de este país en comparación con los del resto del mundo. Un hombre que no creyera más que en su propia razón bien podría exclamar: sin duda aquí han estado trabajando dos creadores distintos*" (fig. 17-10).

¿Por qué un dios racional podría querer crear tantos marsupiales en Australia, en una región en la que ni el clima ni la geografía sugieren que las bolsas o marsupios provean una ventaja particular?

La teoría de Darwin: muchas preguntas encuentran su respuesta

Darwin era un lector asiduo y voraz. Poco después de regresar de su viaje se topó con un tratado sociológico breve pero muy comentado, que había sido publicado en 1798. Este tratado fue escrito por el economista político inglés Thomas Malthus (1766-1834). En este ensayo, preocupado por la declinación del nivel de vida en la Inglaterra del siglo XIX, Malthus advertía que la población humana estaba incrementándose con tanta rapidez que, en poco tiempo, sería imposible alimen-

(a)



(b)



Fig. 17-9. DOS ESPECIES DE ÑANDÚES. ***(a)*** *El ñandú petiso o choique (actualmente Pterocnemia pennata) se distribuye en la franja cordillerana del noroeste de la Argentina, norte de Chile y sur de Perú y en la Patagonia argentina hasta el norte de Tierra del Fuego. Los adultos alcanzan una altura promedio de 1,30 m y su plumaje es gris pardusco o castaño con motas blancas. No hay casi diferencias entre los dos sexos.* ***(b)*** *El ñandú común (Rhea americana) habitaba libremente en las grandes llanuras y en las regiones arbustivas del Brasil oriental y central, Paraguay, Uruguay y, principalmente, la Argentina. Sin embargo, en la actualidad, el área de distribución está considerablemente reducida. Los adultos son de mayor tamaño que el ñandú petiso. El macho del ñandú común tiene un dorso grisáceo y parte del cuello, el pecho y la corona son negros. Las partes ventrales son blanquecinas y las alas grises. La hembra es gris, con el vientre blanquecino.*

tar a todos los habitantes de la Tierra. Darwin pensó que la conclusión de Malthus, que indicaba que la disponibilidad de alimentos y otros factores limitan el crecimiento de la población, podría ser válida para todas las especies, no sólo para la humana. Por ejemplo, calculó que una sola pareja de elefantes, una de las especies de reproducción más lenta, es capaz de producir una población de diecinueve millones de elefantes en setecientos cincuenta años si toda su progenie sobreviviera y produjera el número normal de descendientes. Sin embargo, se ha visto que el tamaño promedio de las poblaciones de elefantes permanece constante a lo largo de los años. Así, aunque una sola pareja reproductora podría originar diecinueve millones de descendientes, en realidad produce un promedio de sólo dos por generación. ¿Pero por qué sólo dos crías entre toda la progenie de esa pareja llegan a ser adultos y a reproducirse? ¿Y por qué esos dos en particular? Darwin llamó **selección natural** al proceso por el cual esos dos sobrevivientes resultan favorecidos.

La selección natural, según Darwin, era un proceso análogo a la selección practicada por los mejoradores vegetales y los criadores de ganado, caballos, perros o palomas (fig. 17-11). En la **selección artificial**, los humanos elegimos especímenes individuales de plantas o de animales para reproducirlos sobre la base de las características que nos parecen deseables.

Mientras que en la selección artificial son los humanos los que deciden qué características resultan beneficiosas, en la selección natural, el éxito reproductivo diferencial de los organismos es el resultado de la competencia por los recursos.

Dado que los individuos con ciertas características hereditarias sobreviven y se reproducen, mientras que otros con características menos favorables mueren tempranamente o no llegan a reproducirse, la población va cambiando lentamente. Si, por ejemplo, algunos caballos son más veloces que otros, y esto les confiere una ventaja al darles la oportunidad de escapar de los depredadores, y de sobrevivir y reproducirse, su progenie, que también poseerá esta cualidad, también tendrá más oportunidades de dejar más descendientes que los caballos menos veloces. Así, la proporción de caballos veloces irá aumentando en la población, generación tras generación.

Según Darwin, las variaciones hereditarias que aparecen en cada población natural son una cuestión de *azar*. No las produce el ambien-

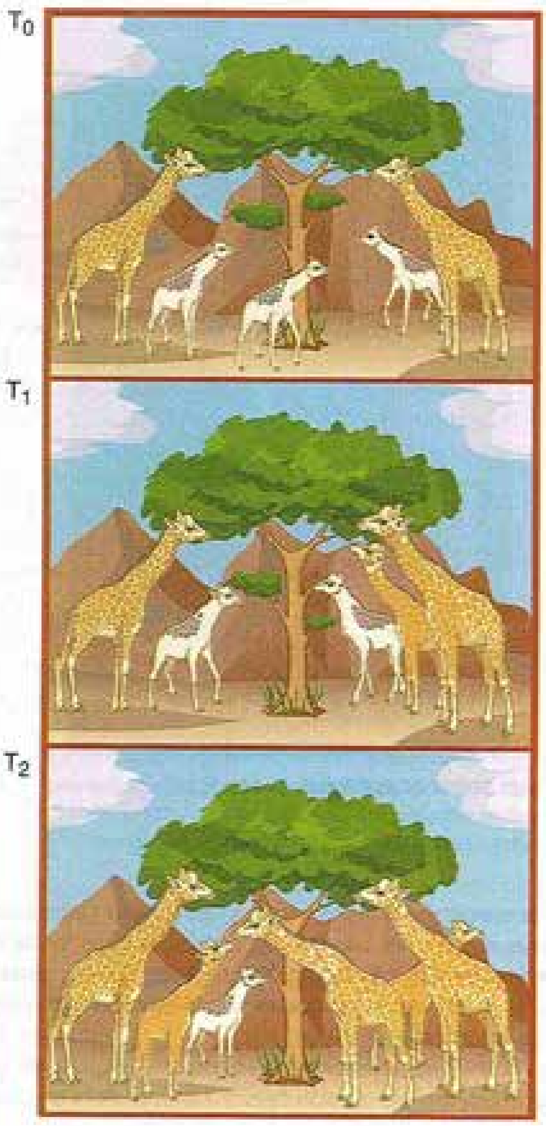


Fig. 17-10. LA FAUNA DE AUSTRALIA. *En Australia, es común encontrar una variedad de mamíferos marsupiales.*



Fig. 17-11. SELECCIÓN ARTIFICIAL. *Como buen aficionado a la cría de palomas, Darwin conocía una gran variedad de formas que se habían obtenido por selección artificial. Todas las aves que se ven en esta ilustración, publicada en un libro alemán del siglo XIX, eran descendientes de la paloma salvaje, que es también la paloma de ciudad. Darwin escribió: "Si estas variedades pueden obtenerse por la mano del hombre, ¿qué no podrá conseguir la Naturaleza?".*

Figura interactiva



te, ni una fuerza creadora, ni el esfuerzo inconsciente del organismo: se establecen en forma aleatoria. Ésta es una gran diferencia respecto del planteo lamarckiano. En la visión de Darwin, debido al carácter azaroso de su origen, estos cambios no tienen meta o dirección, pero a menudo les confieren a los individuos portadores cierta ventaja o desventaja que modifica su aptitud, es decir, su probabilidad de supervivencia y reproducción en un ambiente determinado.

La selección natural "ordena" la variación aleatoria, a través de la interacción de los organismos individuales con su ambiente, lo cual orienta el rumbo de la evolución.

Una variación que da a un organismo una ventaja, lo hace más apto, como resultado de lo cual contribuirá con más descendientes a la siguiente generación. Así, en el caso de la jirafa de Lamarck, una jirafa con un cuello ligeramente más largo podría tener una ventaja para alimentarse y de este modo sería probable que dejara más progenie que una jirafa con un cuello más corto (fig. 17-12).

Como puede verse, la diferencia esencial entre la formulación de Darwin y la de cualquiera de sus predecesores es el papel central que le dio a la *variación* entre los individuos. La mayoría de los naturalistas habían considerado las variaciones como simples perturbaciones del diseño general y Lamarck no le prestó atención a este aspecto, mientras que Darwin vio en las variaciones la materia prima, el sustrato real del proceso evolutivo. Las especies surgen, propuso Darwin, cuando las diferencias entre los individuos dentro de un grupo se convierten gradual-

Fig. 17-12. REINTERPRETACIÓN DEL EJEMPLO DE LA JIRAFA A LA LUZ DE LA TEORÍA DE DARWIN. *Si el cuello más largo es una característica heredada, parte de esta progenie también tendrá cuello largo y, si los animales de cuello largo de esta generación tienen una ventaja, en la generación siguiente habrá más individuos de cuello largo. De esta manera, luego de numerosas generaciones, una población de jirafas de cuello corto se habrá transformado en una población de jirafas de cuello largo, aunque seguirá habiendo variaciones en la longitud del cuello.*



Fig. 17-13. LA SUPERVIVENCIA DEL MÁS APTO. *La frase "supervivencia del más apto" se usa con frecuencia para describir la teoría de Darwin. A comienzos del siglo XX, la doctrina de la supervivencia del más apto en las poblaciones naturales fue utilizada por algunos individuos para defender grandes desigualdades sociales y tácticas competitivas despiadadas en la industria, fundándose meramente en que eran compatibles con las "leyes de la naturaleza". Además de la falta de legitimidad de la extrapolación de modelos explicativos del mundo natural a la interpretación de fenómenos sociales o culturales, la metáfora de la supervivencia del más apto no parece reflejar una buena parte del comportamiento de las poblaciones silvestres. En realidad, muy poco del cambio evolutivo se ajusta al concepto de "naturaleza implacable". Por ejemplo, una planta de Fucsia con flores un poco más brillantes que las de sus vecinas y, por lo tanto, mejor dotada para atraer la atención de un colibrí que pasa, es un modelo más pertinente de lucha por la supervivencia que la lucha abierta entre dos organismos. La aptitud medida por los genetistas de poblaciones está sencillamente determinada por el número relativo de descendientes que un individuo deja en la generación siguiente. En la figura se observa una hembra de colibrí de pecho púrpura (Lampornis dolaema) que acaba de decidirse por una flor.*

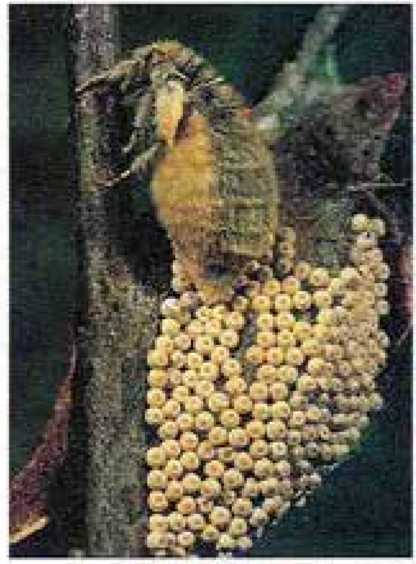


Fig. 17-14. SÓLO SOBREVIVEN LOS MÁS APTOS. *Hembra de una mariposa Limantria poniendo huevos sobre su capullo vacío, lugar donde se produjo la metamorfosis de oruga a mariposa adulta. A pesar de la gran cantidad de huevos que pone esta hembra, no se ha observado que ocurra un incremento en el tamaño de la población a lo largo del tiempo.*

mente en diferencias entre grupos, a medida que éstos se separan en el espacio y en el tiempo.

El Origen de las Especies que Darwin construyó durante más de veinte años después de su regreso a Inglaterra es, según sus propias palabras, "una larga argumentación". Hecho tras hecho, observación tras observación, escogidos de la isla más remota del Pacífico o del jardín de un vecino, fueron registrados, analizados y comentados. Cada objeción fue sopesada, anticipada y replicada. *El Origen de las Especies* se publicó el 24 de noviembre de 1859; el pensamiento del mundo occidental no ha sido el mismo desde entonces (ensayo 17-1, *El paradigma evolucionista*). La incorporación de los argumentos de Darwin revolucionó la ciencia de la biología (ensayo 17-2, *El otro Darwin*) (fig. 17-13).

Aunque han pasado casi 150 años desde la publicación de *El Origen de las Especies*, el concepto original de Darwin constituye todavía el marco global de comprensión del proceso. Este marco conceptual descansa en cinco premisas básicas:

- Los organismos provienen de organismos similares a ellos. En otras palabras, hay cierta estabilidad en el proceso de la reproducción.
- En la mayoría de las especies, el número de descendientes que sobreviven y se reproducen en cada generación es menor que el número inicial de descendientes (fig. 17-14).
- En cualquier población existen variaciones entre individuos y algunas de estas variaciones son heredables.
- El número de individuos que sobreviva y se reproduzca dependerá de la interacción entre las variaciones heredables individuales y el ambiente. Algunas variaciones capacitan a ciertos individuos para vivir más tiempo y dejar mayor descendencia que otros, en un ambiente determinado. Darwin llamó a estas variaciones "favorables" y sostuvo que éstas tendían a ser cada vez más frecuentes de una generación a la otra.
- Dado un tiempo suficiente, la selección natural, actuando sobre dos poblaciones de organismos de una misma especie, puede producir una acumulación de cambios tal que esas poblaciones terminen constituyendo dos especies diferentes.

Evidencias del proceso evolutivo

La formulación de la teoría evolutiva se sustentó en un gran número de datos, a los que luego se han sumado numerosas evidencias que ponen de manifiesto la evolución histórica de la vida. Para su análisis, podemos clasificar estas evidencias a partir de la distinción de las cinco fuentes principales de las que provienen: la observación directa, la biogeografía, el registro fósil, el estudio de las homologías y la imperfección de la adaptación. A continuación analizaremos cada una de estas fuentes.

Evidencias que provienen de la observación directa

Generalmente, el proceso evolutivo genera cambios apreciables después de operar durante largos períodos. Por otra parte, el curso de los cambios evolutivos no puede ser determinado previamente, ya que se trata de procesos complejos en los que intervienen una gran cantidad de factores. Por ello, el tiempo de los seres humanos para observar estos procesos resulta demasiado corto y, en general, si bien la teoría evolutiva constituye una buena herramienta para interpretar los procesos que han ocurrido en el pasado, no puede anticipar qué rumbo

ENSAYO 17-1

El paradigma evolucionista

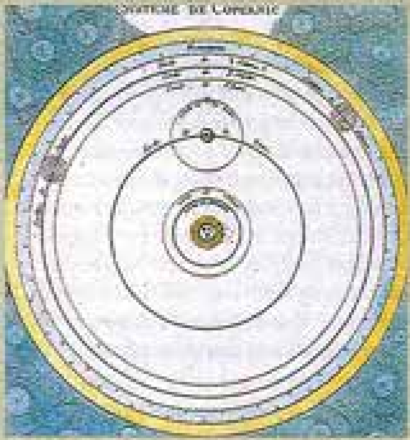
En esencia, un paradigma es una manera de contemplar el mundo. Por pertenecer a una cultura determinada, contemplamos el mundo dentro de un marco de referencia particular. Por ejemplo, consideramos que el Universo se puede estudiar de manera racional. Suponemos que lo que percibimos con nuestros sentidos es una representación muy aproximada del "mundo real". Apenas estamos empezando a abandonar nuestra antigua suposición de que todos los organismos que hay en la Tierra están para nuestro placer y beneficio.

La ciencia tiene sus paradigmas propios, sus presunciones básicas. La teoría atómica es un paradigma para los físicos y los químicos, así como la teoría celular lo es para los biólogos. Del mismo modo, el concepto de que las distintas especies de organismos están emparentadas entre sí y comparten un antepasado común –teoría de la evolución– se ha convertido en paradigma de la biología moderna, aunque los procesos y los modelos que explican cómo ocurrió la evolución podrían ser revisados, como sucede, por ejemplo, con los detalles de la estructura subatómica. Las revoluciones más grandes tienen lugar en las ciencias cuando un paradigma sustituye a otro, como sucedió cuando los astrónomos establecieron que el Sol y no la Tierra es el centro de nuestro sistema planetario y cuando la visión newtoniana del mundo físico fue sustituida por la teoría de la relatividad de Einstein. Una vez que el viajero abandona el concepto de que la Tierra es plana, sus viajes ya nunca vuelven a ser los mismos.

(a)



(b)



***(a)** Visión del universo propuesto por los antiguos griegos y aceptado durante toda la Edad Media. En este grabado en madera, en color, de la Biblia de Martín Lutero que data de 1534, la Tierra está en el centro del universo, rodeado por una capa de aire que contiene nubes, estrellas, planetas, el Sol y la Luna. Más allá hay una capa exterior de fuego. **(b)** El sistema solar propuesto por Nicolás Copérnico. En 1543, Copérnico estableció en su obra De Revolutionibus el nuevo concepto de que el Sol, y no la Tierra, es el centro del sistema solar. Su teoría fue apoyada por el astrónomo alemán Johannes Kepler (1571-1630), quien propuso las leyes del movimiento planetario, y por el italiano Galileo Galilei (1564-1642). Galilei pasó los últimos 10 años de su vida confinado en su casa al ser considerado un hereje, por defender las interpretaciones de Copérnico.*

ha de tomar la evolución. Darwin creía que la evolución era un proceso tan lento que nunca podría observarse de manera directa. Sin embargo, en algunos casos ha sido posible apreciar directamente cambios evolutivos que están ocurriendo en la actualidad. La civilización humana moderna ha producido presiones selectivas tan fuertes sobre algunos organismos que si se estudian fenómenos evolutivos en pequeña escala (conocidos como **microevolución**), es posible observar no sólo los resultados, sino también reconocer y monitorizar el curso del cambio evolutivo. También ha sido posible constatar la gran variación que presentan las poblaciones naturales de una misma especie en relación con las características de diferentes ambientes. Estos casos constituyen fuertes evidencias para validar las hipótesis de la teoría evolutiva.

La polilla moteada del abedul

Uno de los ejemplos mejor estudiados de selección natural en acción es el de *Biston betularia*, la polilla moteada del abedul. Estas polillas eran bien conocidas por los naturalistas británicos del siglo XIX, quienes señalaban que era habitual hallarlas sobre los árboles y rocas cubiertos de líquenes. En este escenario, el color claro de las polillas las hacía prácticamente invisibles para sus predadores, sobre todo las aves. Hasta 1845, todos los especímenes descritos de *Biston betularia* eran de color claro pero, en ese año, fue capturado un individuo negro de esta especie en el creciente centro industrial de Manchester.

Debido a la progresiva industrialización de Inglaterra, las partículas de humo comenzaron a contaminar el follaje en la vecindad de los pue-

blos industriales matando a los líquenes y dejando desnudos los troncos de los árboles. En los distritos fuertemente contaminados, los troncos, las rocas y el suelo se ennegrecieron. Durante este período se encontraron cada vez más individuos negros de *Biston betularia*, mientras los individuos claros eran cada vez menos abundantes. ¿De dónde provenía la polilla *Biston betularia* negra?

El color negro era el resultado de una mutación rara y recurrente, de modo que las polillas negras siempre habían estado allí, en cantidad muy pequeña. Pero, ¿por qué se habían incrementado tan notablemente? Sin duda, la coloración clara resultaba mimética en los troncos con líquenes mientras que el color oscuro comenzó a resultar ventajoso cuando estos troncos se oscurecieron por el hollín. En la década de 1950 sólo podían hallarse unas pocas poblaciones de color claro que se encontraban lejos de los centros industriales (fig. 17-15). Esta tendencia de las formas de color oscuro a reemplazar las formas de color claro, conocida como *melanismo industrial*, se ha encontrado entre otras 70 especies de polillas en Inglaterra y en unas 100 especies de polillas en el área de Pittsburgh, Pennsylvania, una ciudad fuertemente industrializada de los Estados Unidos. El melanismo industrial se ha observado también en muchas especies de mariposas.

Más recientemente, en Gran Bretaña, se han instrumentado fuertes controles sobre el contenido particular del humo y la espesa acumulación de hollín ha comenzado a disminuir. Las polillas de color claro están aumentando de nuevo en relación con las formas oscuras, pero aún no se sabe si ocurrirá una reversión completa en la contaminación o en el proceso de selección. Esta historia tiene una moraleja: nótese que la polilla negra no es absolutamente superior en sí misma a la clara, o viceversa. La adaptación entonces, como comprendió Darwin, es una cuestión de tiempo y de lugar (desarrollaremos con más profundidad este concepto en los capítulos siguientes).

Resistencia a las drogas en las bacterias

Un ejemplo más reciente de selección natural concierne al desarrollo de resistencia a las drogas en las bacterias. Luego del rápido período de desarrollo de los antibióticos después de la Segunda Guerra Mundial comenzaron a aparecer bacterias resistentes a estos fármacos, aclamados universalmente como "drogas milagrosas". ¿Qué causó esta resistencia? ¿Cambios instantáneos en el metabolismo de las bacterias individuales o cambios genéticos en la población bacteriana?

La cuestión, importante por razones tanto médicas como científicas, se ha resuelto con un experimento simple y refinado llevado a cabo por Joshua y Esther Lederberg. Estos investigadores prepararon un conjunto de cajas, denominadas placas de Petri, cada una de las cuales contenía agar (una sustancia gelatinosa) y estaba marcada en un cos-

ENSAYO 17-2

El otro Darwin

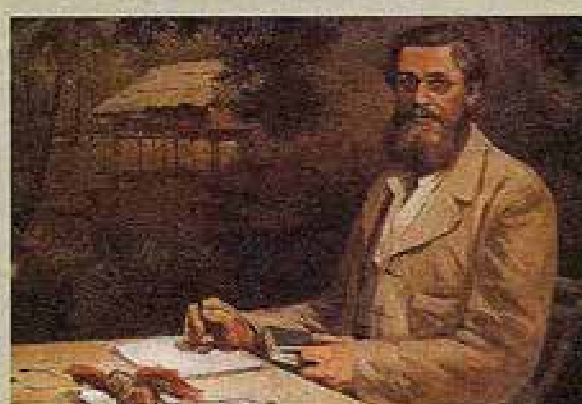
Darwin regresó a Inglaterra a bordo del *Beagle* en 1836. Dos años después leyó el ensayo de Malthus y en 1842 escribió el esbozo preliminar de su teoría, que revisó en 1844. Después de completar la revisión escribió una carta formal a su esposa pidiéndole que en caso de su muerte publicara el manuscrito de unas doscientas treinta páginas. Entonces, con el manuscrito y la carta en lugar seguro, decidió ocuparse de otro trabajo que incluía un tratado de cuatro volúmenes sobre organismos denominados cirripedos o percebes. Durante más de veinte años después de su regreso de las Galápagos, Darwin sólo mencionó sus ideas sobre la evolución en sus cuadernos personales y en cartas a sus colegas científicos.

En 1856, urgido por sus amigos Charles Lyell y Joseph Hooker (1814-1879), un botánico inglés, Darwin comenzó a preparar lentamente el manuscrito para su publicación. Grande fue su sorpresa cuando en junio de 1858 recibió una carta de un joven naturalista, también inglés, Alfred Russell Wallace (1823-1913), quien se encontraba trabajando en el archipiélago Malayo. Wallace le pedía su opinión acerca de la posibilidad de publicación de un artículo en el que proponía que la selección natural tenía un papel determinante en la transformación de las especies.

Darwin, impresionado, le escribió a Lyell para comentarle lo sucedido y pedirle consejo acerca de cómo proceder. Tenía un dilema moral, ante la sensación de que luego podría interpretarse que él se había apropiado de las ideas de Wallace: publicar o no publicar. Darwin escribió: "*Preferiría quemar mi libro entero a que él o cualquier otro pensara que me comporté como un miserable*". Lyell y Hooker, testigos de la paternidad de la teoría, insistieron en que la publicara.

Finalmente, se llegó a un digno y afortunado final: el 1° de julio de 1858, las ideas de Darwin y Wallace se presentaron conjuntamente frente a la Sociedad Linneana de Londres, en un artículo que se llamó "Sobre la tendencia de las especies a crear variedades y sobre la perpetuación de las variedades y de las especies por medio de la selección natural".

Darwin terminó de escribir su libro *El Origen de las Especies* y en 1859 lo publicó. La primera edición se agotó el día de su salida.



Cuando joven, el naturalista inglés Alfred Russel Wallace exploró el archipiélago Malayo durante 8 años, en los que cubrió aproximadamente 22.500 km a pie y en canoas nativas. Coleccionó 125 mil especímenes de plantas y animales, muchos de los cuales eran desconocidos hasta ese momento. Su libro acerca de sus viajes por la Malasia lleva la inscripción: A Charles Darwin, autor de "El Origen de las Especies", dedico este libro, no sólo como muestra de estima y amistad personal, sino para expresar mi profunda admiración por su genio y sus trabajos.

(a)



(b)



Fig. 17-15.* EL COLOR QUE PROTEGE** *Las dos variedades de Biston betularia –la polilla moteada del abedul– descansando:* ***(a) *en un tronco cubierto de líquenes en una campiña inglesa no contaminada y* ***(b)*** *en un tronco oscuro cerca de Manchester. Si se mira con atención, se notará que hay dos polillas en cada fotografía. En los árboles cubiertos de líquenes es más probable que las polillas oscuras sean capturadas por pájaros que las detectan visualmente, mientras que en los árboles contaminados es más probable que sean comidas las polillas de color claro.*

tado con una flecha. Bacterias previamente cultivadas en un caldo nutritivo fueron esparcidas sobre la superficie de cada una de estas placas. A las 24 horas comenzaron a aparecer colonias visibles, que eran clones de las células originales. Los experimentadores prepararon un bloque cilíndrico del mismo diámetro interno que la placa de Petri, cubierto en un extremo con un trozo de paño aterciopelado, y marcado en el costado con una flecha que después serviría para ubicar la posición de las colonias. Luego presionaron la superficie cubierta con el paño contra el agar, con la precaución de que la flecha del paño coincidiera con la marcada en la placa. Así recogieron una muestra de las colonias de bacterias (fig. 17-16) y las transfirieron a otra placa de Petri que, además de agar, también contenía el antibiótico penicilina. En esta placa, de nuevo marcaron la posición con una flecha. Así, cada colonia fue colocada en la nueva placa, exactamente en la misma posición que había ocupado originalmente. Por lo general, las colonias bacterianas no sobrevivían en el medio con penicilina, pero finalmente los Lederberg encontraron lo que estaban buscando: una colonia de bacterias que crecía en la placa de Petri que tenía penicilina. Entonces, basándose en las posiciones de las colonias de bacterias que crecieron en presencia de penicilina, los investigadores localizaron la colonia original en la placa de Petri no tratada con el antibiótico. Transfirieron una muestra de estas células a otra placa de Petri que no contenía penicilina. Permitieron que las células crecieran y luego colocaron muestras de estas células en un medio que contenía penicilina. Así constataron que todas las nuevas colonias también eran resistentes, aunque las bacterias no se hubieran desarrollado en presencia de penicilina. Al igual que las polillas negras, estas bacterias resistentes eran simples variantes producidas al azar que se encontraban en la población original y fueron seleccionadas por el ambiente.

Adicionalmente, como vimos en el capítulo 13, se propone que los genes bacterianos de resistencia a las drogas son transportados en plásmidos, pequeñas moléculas de DNA que pueden ser transferidas horizontalmente de una célula a otra de la misma colonia. De esta manera, la diseminación en una población bacteriana de las mutaciones que confieren resistencia a antibióticos es mucho más rápida de lo que ocurriría como resultado de la selección natural solamente.

Evidencias que provienen de la biogeografía

Un conjunto de evidencias, que se habían estado reuniendo desde más de un siglo antes de que Darwin propusiera su teoría, contribuyeron a la constatación de la existencia de un enorme número de especies (fig. 17-17). Durante el tiempo en que las observaciones estaban confinadas en un área limitada de la zona templada de Europa, como ocurrió antes de las grandes exploraciones de los siglos XVIII y XIX, era verosímil que cada tipo de organismo hubiese sido creado en forma separada. Sin embargo, aun entonces, la existencia de una veintena o más de escarabajos muy semejantes (ninguno de los cuales parecía responder a un propósito superior) resultaba algo difícil de interpretar desde una concepción creacionista.

De acuerdo con la "doctrina creacionista", cada especie había sido creada especialmente para una forma de vida particular y ubicada en la localidad para la cual era adecuada; de aquí, por ejemplo, que no haya osos polares en los trópicos.

Darwin comenzó su viaje con este punto de vista, pero pronto surgieron muchos interrogantes. ¿Por qué, por ejemplo, las islas oceánicas remotas a menudo no tenían ningún mamífero terrestre, sino sólo especies peculiares de murciélagos? ¿Por qué Inglaterra y Europa tenían conejos a granel, mientras que áreas semejantes de Sudamérica sólo tenían la liebre patagónica –que taxonómicamente no es para nada un conejo ni una liebre, sino un roedor– y Australia tenía un tipo de mamífero diferente –un marsupial– que se asemejaba a una liebre? O, considerando la particular situación de Australia, ¿por qué este continente-isla carecía de mamíferos placentarios nativos pero contenía, en cambio, una gran serie de mamíferos marsupiales, todos claramente relacionados entre sí y que sólo en raras ocasiones eran hallados en otros

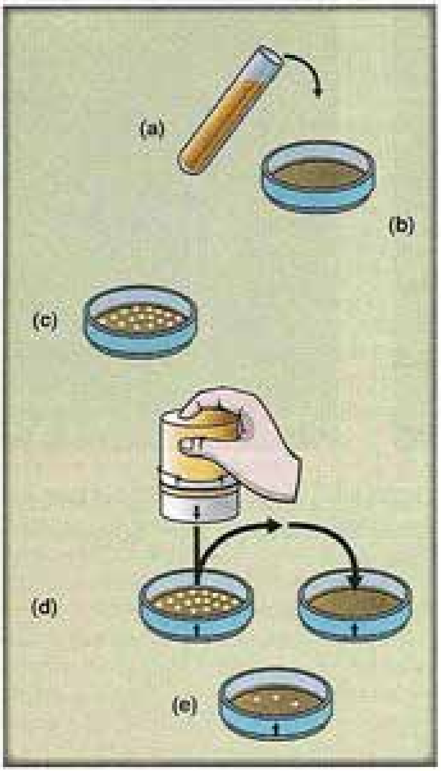


Figura animada

Fig. 17-16. EL EXPERIMENTO DE LOS LEDERBERG. *El método de formación de réplicas de los Lederberg para detectar y aislar bacterias resistentes a las drogas.* ***(a)*** *Las bacterias son cultivadas en un caldo que contiene nutrientes.* ***(b)*** *Se esparce una muestra de la suspensión celular sobre la superficie de una placa de Petri que contiene un caldo nutritivo solidificado con agar.* ***(c)*** *Se incuba la placa hasta que se visualizan las colonias individuales.* ***(d)*** *Se utiliza un trozo de paño aterciopelado, ajustado alrededor de un bloque cilíndrico, para transferir una muestra de las colonias a otra placa de Petri que contiene un medio sólido con el antibiótico penicilina y que constituirá una réplica de la original.* ***(e)*** *Sólo las bacterias resistentes a la penicilina crecerán en la placa que contiene el antibiótico.*



Fig. 17-17. NATURALISTAS EN AMAZONIA. *Henry Walter Bates era aprendiz en una fábrica de tejidos de punto en Leicester. En 1847, a los 22 años, se embarcó con su amigo Alfred Russel Wallace para remontar el Amazonas. Su propósito era recoger datos "encaminados a resolver el problema del origen de las especies". En sus 11 años de permanencia en el Brasil, Bates reunió 14.712 especies de insectos y otros animales, de los cuales unas 8.000 no se habían descrito hasta entonces. Bates, al igual que Wallace, fue uno de los muchos científicos, naturalistas y exploradores con quienes Darwin mantenía correspondencia. Este dibujo de Bates, reproducido de su libro* El Naturalista en el Río Amazonas, *lo muestra capturando un tucán de cresta rizada.*

lugares del planeta? Cada una de las 57 especies distintas de canguros, ¿había sido creada de manera separada y depositada en Australia? ¿Y por qué sólo en Australia? O, lo que era más plausible, ¿hubo tal vez un marsupial ancestral que originó todas estas formas claramente relacionadas?

Con las observaciones de Darwin acerca de las islas Galápagos, la problemática se enfocó aún con más precisión. Por ejemplo, las trece especies de pájaros pinzones de las islas eran semejantes a especies sudamericanas y también se asemejaban entre sí. ¿Había sido creada cada una de ellas por separado y distribuida entre estas islas volcánicas (que según indicaba la evidencia se habían formado mucho más recientemente que el continente)? También se notaron parecidos entre los reptiles y las plantas de las diferentes islas.

No es una coincidencia, entonces, que Darwin y Wallace hayan dudado de la llamada "doctrina de la creación especial" mientras viajaban por los trópicos, donde se encuentra la mayor variedad de especies y en los que aún hoy se siguen hallando muchas especies nuevas.

Además, resultaba evidente que no todas las especies son tan distinguibles entre sí como se había pensado previamente. Por ejemplo, cuando Darwin recorría hacia el Norte la costa occidental de Sudamérica, observaba cambios en varias características de las especies de plantas y animales, y señaló que algunas características de las poblaciones eran diferentes en relación con los distintos ambientes en los que viven.

Frente a este tipo de evidencias, los creacionistas trataron de responder a quienes dudaban de que las especies fueran fijas e invariables, modificando la definición de especie. Decían que algunas especies habían permanecido iguales mientras que otras representaban formas alteradas de las especies creadas originalmente y, por lo tanto, no eran realmente especies en el sentido de la creación especial. Otros afrontaban el cuestionamiento argumentando que eran los géneros los que habían sido creados de manera especial y no las especies. Así, el problema de las especies en su contexto geográfico, puesto de relieve por las exploraciones del siglo XIX, fue la primera fisura seria en la postura monolítica de quienes proponían la creación especial. Esta problemática se vincula con el campo de estudio que se conoce como **biogeografía**: el conocimiento y la interpretación de la distribución de las plantas y de los animales en las distintas regiones del globo. Los estudios que provienen de este campo han aportado valiosas evidencias para la comprensión de los cambios evolutivos ocurridos respecto de los cambios espaciales que se han sucedido a lo largo del tiempo geológico.

Estas observaciones acerca de la distribución geográfica no refutaron, por supuesto, la posibilidad de una creación especial (la cual, por basarse en un agente sobrenatural, no puede ser refutada). Sin embargo, estos casos y una gran cantidad de otros ejemplos biogeográficos constituyen una fuerte evidencia de que los seres vivos son lo que son y están donde están a causa de los acontecimientos que tuvieron lugar en el curso de su historia previa (figs. 17-18 y 17-19).



Fig. 17-18. SEMEJANTES PERO NO PARIENTES. *Aunque estos tres mamíferos tienen un aspecto y un estilo de vida similares, no están cercanamente emparentados.* ***(a)*** *El conejo europeo, un mamífero placentario, se clasifica en el orden de los lagomorfos.* ***(b)*** *La liebre patagónica o mara, también un mamífero placentario, se clasifica en el orden de los roedores.* ***(c)*** *La liebre "a rayas" australiana es en realidad un wallabi, un miembro de la familia de los canguros que, al igual que los otros mamíferos nativos de Australia, es un marsupial.*

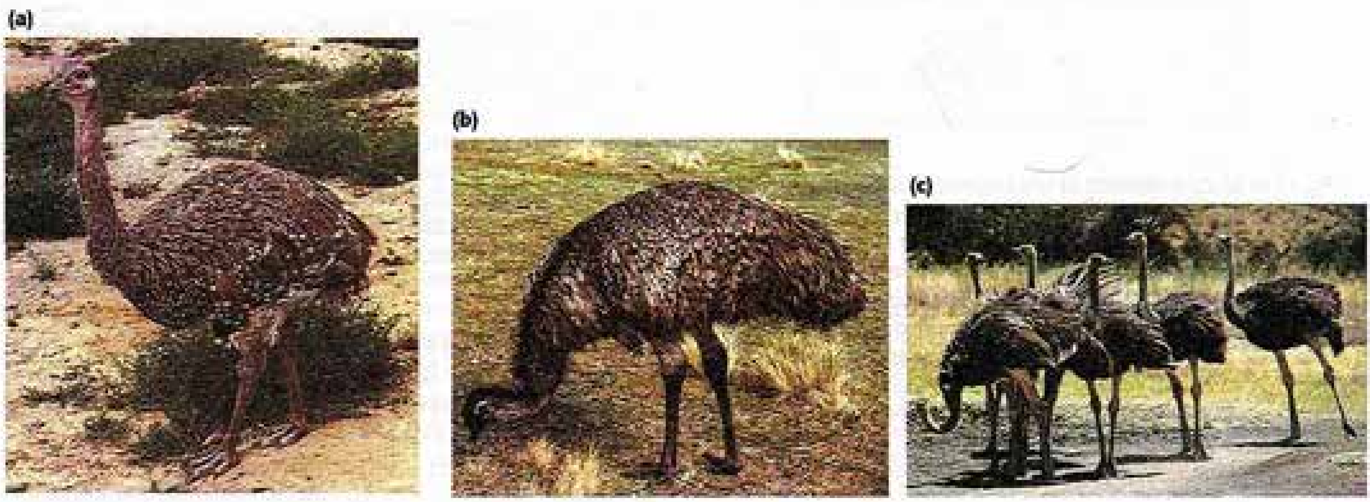


Fig. 17-19. AVES CORREDORAS DE DISTINTOS CONTINENTES. ***(a)*** *El ñandú de Sudamérica,* ***(b)*** *el emú de Australia y* ***(c)*** *los avestruces de África son aves de gran tamaño, no voladoras, que se encuentran en hábitats semejantes en los distintos continentes. ¿Fue cada uno producto de un acto separado de creación especial? Para Darwin, las diferencias biogeográficas como éstas generaban dudas sobre la doctrina de la creación especial.*

Evidencias que provienen del registro fósil

Una tercera línea de evidencias que ponen de manifiesto la ocurrencia de la evolución es la proporcionada por el registro fósil, que revela una sucesión de patrones morfológicos en la que las formas más simples en general preceden a las más complejas (ensayo 17-3, *El registro en las rocas*). Los estudios geológicos y la recolección de especímenes vegetales y animales formaban parte de las actividades de Darwin durante el viaje del *Beagle*. Las costas de Sudamérica poseían un interés particular, porque mostraban evidencias de extensos cataclismos con muchos estratos geológicos expuestos.

Estos estratos contenían depósitos sucesivos de conchas marinas, algunas de las cuales se encontraban a gran altura sobre el nivel del mar. Dado el porcentaje gradualmente creciente de especies modernas en los estratos más recientes, Darwin pudo estimar sus edades relativas y correlacionar los estratos de diferentes localidades.

En el curso de sus estudios geológicos, Darwin se encontró con muchos fósiles de mamíferos extinguidos. Entre los más interesantes para él estaban los fósiles de armadillos gigantes. Los armadillos extinguidos estaban enterrados en las mismas planicies sudamericanas donde vivía la única especie sobreviviente de estos extraños mamíferos con coraza. Este hecho le proporcionó una evidencia tangible de cambio y de historia (fig. 17-20). También los fósiles de marsupiales extintos, que se habían descrito muchos años antes de que Darwin visitara Australia con el *Beagle*, hicieron que en sus últimos escritos destacara *"la maravillosa relación en el mismo continente entre lo vivo y lo muerto"*. Pese a ello, en ningún lugar del registro fósil –ni en sus propias obser-

ENSAYO 17-3

El registro en las rocas

La larga historia de la Tierra está registrada en las rocas superficiales o en las situadas en su interior superpuestas sucesivamente, capa sobre capa, del mismo modo que podrían estarlo los capítulos de un libro. Estas capas o estratos se forman a partir de rocas de áreas elevadas que se convierten en guijarros, arena y arcilla por la acción de agentes erosivos y son arrastradas hacia las llanuras y los océanos. Una vez depositadas, lentamente se compactan y se cementan en forma sólida a medida que se va depositando material nuevo sobre ellas. Cuando los continentes y las cuencas oceánicas cambian de forma, algunos estratos se hunden por debajo de la superficie de un océano o de un lago, otros son forzados a elevarse en cadenas de montañas, y algunos son desgastados por el agua, el viento o el hielo, o deformados por el calor o la presión.

Los diferentes estratos pueden ser delgados como el papel o tener muchos metros de grosor. Pueden distinguirse unos de otros por los tipos de materiales que los constituyen, por el modo en el que el material fue transportado y por las condiciones ambientales bajo las cuales se formaron los estratos, todo lo cual deja sus rastros en la roca. Pero además pueden distinguirse por los tipos de fósiles que contienen. En particular, los fósiles marinos pequeños pueden estar asociados con períodos específicos de la historia de la Tierra. El registro fósil raras veces está completo en una localidad determinada pero, a raíz de las características específicas que permiten identificar a los estratos, es posible reunir evidencias a partir de muchas fuentes distintas. Es algo parecido a tener muchas copias del mismo libro, todas las cuales carecen de algún capítulo, pero dado que los capítulos ausentes son diferentes en cada libro incompleto, resulta posible reconstruir la totalidad.

Las eras geológicas –Precámbrico, Paleozoico, Mesozoico y Cenozoico–, que son los principales volúmenes en la biblioteca del registro geológico, fueron "identificadas" y recibieron su nombre a principios del siglo XIX. Estas eras fueron subdivididas en períodos, muchos de los cuales reciben simplemente su nombre de las regiones en las cuales se estudiaron por primera vez los estratos correspondientes, o en las que fueron estudiados de manera más completa: el Devónico, por Devonshire, en el sudeste de Inglaterra; el Pérmico, por la provincia de Perm, en Rusia, el Jurásico, por las montañas del Jura, entre Francia y Suiza, y así sucesivamente. Los primeros intentos para fechar las distintas eras y períodos se basaron simplemente en sus edades relativas en comparación con la edad de la Tierra; obviamente, un estrato que aparecía en forma regular encima de otro era más joven que el situado por debajo de él. Una estimación de la edad de la Tierra fue realizada a mediados del siglo XIX por el famoso físico británico Lord Kelvin. Sobre la base de sus cálculos acerca del tiempo necesario para que la Tierra se hubiese enfriado a partir de su estado original de fusión, Lord Kelvin sostuvo que el planeta tenía una edad aproximada de 100 millones de años. Este cálculo, por subestimar la verdadera edad de la Tierra, le creó a Darwin considerables dificultades (Kelvin no sabía que bajo la superficie de la Tierra existían materiales radiactivos que calentaban el planeta desde su interior). Sin embargo, en los últimos 40 años se han desarrollado nuevos métodos para determinar las edades de los estratos basados en mediciones de la desintegración de isótopos radiactivos. Como resultado de esto, en poco más de un siglo, la estimación de la edad de la Tierra ha pasado de 100 millones a 4.600 millones de años.

Los estratos geológicos ahora son fechados, siempre que sea posible, por el análisis de los isótopos radiactivos contenidos en los cristales de rocas ígneas (roca formada de material fundido) asociadas con estratos determinados. Todos los elementos más pesados –átomos que tienen 84 o más protones en el núcleo– son inestables y, por lo tanto, radiactivos. Todos los isótopos radiactivos emiten energía (en la forma de partículas o de radiación) a una tasa fija; este proceso se conoce como decaimiento o desintegración radiactiva. La tasa de la desintegración se mide en términos de vida media: la vida media de un isótopo radiactivo se define como el tiempo en el cual la mitad de los átomos decaen, pierden su radiactividad y llegan a una configuración estable. El reloj radiométrico comienza a funcionar cuando se forma la roca cristalina. Dado que la vida media de un isótopo es constante, es posible calcular la fracción de desintegración que ocurrirá en un isótopo determinado en un período dado. Si además es posible estimar la masa inicial del isótopo en la muestra, es posible datar esa muestra midiendo la masa actual.

Las vidas medias varían ampliamente, con dependencia del isótopo. El isótopo radiactivo del nitrógeno (^{13}N) tiene una vida media de 10 minutos, mientras que el isótopo más común del uranio (^{238}U) tiene una vida media de 4.500 millones de años. El átomo de uranio sufre una serie de desintegraciones y, finalmente, se transforma en un isótopo de plomo (^{206}Pb). Así, la proporción de ^{238}U a ^{206}Pb en una muestra de roca dada, por ejemplo, es una buena identificación acerca de cuánto hace que se formó la roca. En la actualidad se emplean diversos isótopos como relojes radiométricos y, en muchos casos, las rocas han sido fechadas por tres o más relojes independientes.

La teoría de la evolución requería que la Tierra tuviera una larga historia. Así, es indudable que estos relojes radiométricos son importantes para los estudiosos modernos de la evolución. En primer lugar, demuestran que la edad de la Tierra está cercana a los 5.000 millones de años; en otras palabras, la Tierra es, en verdad, lo suficientemente vieja como para que la evolución haya podido producir la diversidad de organismos observada. En segundo lugar, proporciona herramientas para estimar las edades relativas de varias rocas –y de los fósiles contenidos en ellas–. De este modo, ha sido posible reconstruir numerosos detalles del pasado biológico de la Tierra.



En las tierras áridas de Dakota del Sur, las aguas del río Missouri y sus afluentes han erosionado la roca y han dejado expuestos los estratos geológicos. Estas formaciones son de interés particular, dado que marcan el límite entre el período Cretácico y la era Terciaria, una época de extinción masiva que incluyó a los dinosaurios.



Fig. 17-20. ARMADILLO. *Este mamífero emparentado con el perezoso y con el oso hormiguero estaba entre las familias completamente desconocidas de animales que Darwin encontró en Sudamérica. Darwin estaba particularmente interesado en la clara semejanza existente entre las formas vivientes y las formas fósiles que encontró en su viaje. Con posterioridad, consideró que estas semejanzas eran una evidencia de la evolución.*



Fig. 17-21. EL LINAJE DE LOS CABALLOS. *El miembro más primitivo de la familia de los caballos, llamado familiarmente caballo de la aurora, o Eohippus. Su nombre científico es Hyracotherium. Había diferentes especies de Eohippus, cuyo tamaño iba de sólo unos 25 cm de altura hasta aproximadamente la mitad de la altura de un pony. Tenía cuatro dedos en las patas delanteras y tres en las patas traseras. Cada dedo terminaba en una pezuña separada y pequeña, pero el peso del animal descansaba principalmente en una almohadilla plantar semejante a la de los perros. Su dentición le permitía ramonear (comer hojas) pero no pastar (comer pastos, que son más duros).*

vaciones ni en las comunicaciones de otros naturalistas– Darwin encontró exactamente lo que estaba buscando: evidencia de una transición gradual entre una especie y otra. Como él mismo señala en *El Origen de las Especies* si bien el registro fósil revelaba claramente la existencia de un proceso de cambio de los seres vivos a través del tiempo, esto le aportó pocas evidencias acerca de *cómo* ocurría la evolución.

Durante las décadas inmediatamente posteriores a la primera edición de *El Origen de las Especies*, se efectuaron muchos hallazgos nuevos de fósiles de modo que, tanto para los contemporáneos de Darwin como para los observadores modernos, se hizo posible apreciar que las pruebas que provienen del registro fósil constituyen evidencias abrumadoras de que la evolución ciertamente ha ocurrido. Una de las pruebas más impresionantes que correlacionó la teoría de la evolución de Darwin con la evidencia fósil provino del descubrimiento de una larga serie de caballos extintos (fig. 17-21), en la que parecía apreciarse una sucesión de cambios graduales, tanto en el tamaño corporal como en ciertas características de los dientes y las patas (véase cap. 21, ensayo 21-1). Thomas H. Huxley, quien se refería a sí mismo como el "bulldog de Darwin", se apoyó decididamente en la genealogía del caballo como evidencia en favor de la evolución en sus disputas con los críticos de Darwin. Así defendió la causa de la evolución ante el público. En el siglo XIX, una corriente ininterrumpida de nuevos descubrimientos acrecentó enormemente nuestro conocimiento del registro fósil, que ahora se remonta a más de 3.800 millones de años. En muchos grupos de organismos –por ejemplo, las plantas vasculares (cap. 26) y los vertebrados (cap. 29)– se han encontrado fósiles que exhiben una serie gradual de cambios en las características anatómicas. Estas características similares relacionan formas más antiguas con las formas modernas y revelan el establecimiento de vías divergentes a partir de antecesores comunes.

Otra prueba importante de la evolución a gran escala que se desprende del análisis del registro fósil está dada por la secuencia de aparición de ciertos grupos de organismos. Los principales grupos de vertebrados son: peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos. La anatomía comparada permite deducir un orden evolutivo para estos grupos: primero peces, luego anfibios, luego reptiles y finalmente aves y mamíferos. La secuencia establecida proviene de la observación de que un anfibio o un reptil representan formas intermedias entre un pez y un mamífero. A lo largo de su desarrollo, los anfibios, por ejemplo, presentan branquias, al igual que los peces, pero tienen cuatro patas como los reptiles o los mamíferos. El orden evolutivo que se deduce de la anatomía comparada de las formas actuales coincide con la secuencia que muestra el registro fósil. Esta prueba es una fuerte evidencia de la evolución porque si peces, anfibios, reptiles y mamíferos hubieran sido creados en forma simultánea, no esperaríamos que aparecieran temporalmente en el registro fósil en el orden exacto de su aparente evolución. Este mismo tipo de análisis comparativo proporciona numerosas series de evidencias cuando se consideran otros grandes grupos de organismos de los que se dispone de un buen registro fósil.

A propósito de estas evidencias, el notable genetista de poblaciones J. B. S. Haldane ha planteado que aceptaría que el proceso evolutivo no ha ocurrido si se hallara un conejo fósil en el período Precámbrico.

Evidencias que provienen de la homología

Una cuarta línea de evidencias importantes proviene del estudio comparativo de las denominadas **estructuras homólogas** y de las vías bioquímicas.

Por ejemplo, los tetrápodos actuales (anfibios, reptiles y mamíferos) ocupan una gran variedad de ambientes, de modo que sus miembros desarrollan funciones muy diferentes. Algunos tienen menos de cinco dedos en su etapa adulta, pero en la etapa embrionaria siempre están presentes los cinco. No existe ninguna razón funcional o ambiental por la que todos los grupos de tetrápodos deban tener cinco dedos en su etapa embrionaria y no diez o cuatro. Las similitudes que expresan homologías son poco explicables en términos de su funcionalidad. La pata del caballo, el ala del murciélago, las aletas de una ballena están constituidas sobre la base de un mismo patrón, que incluye los mis-

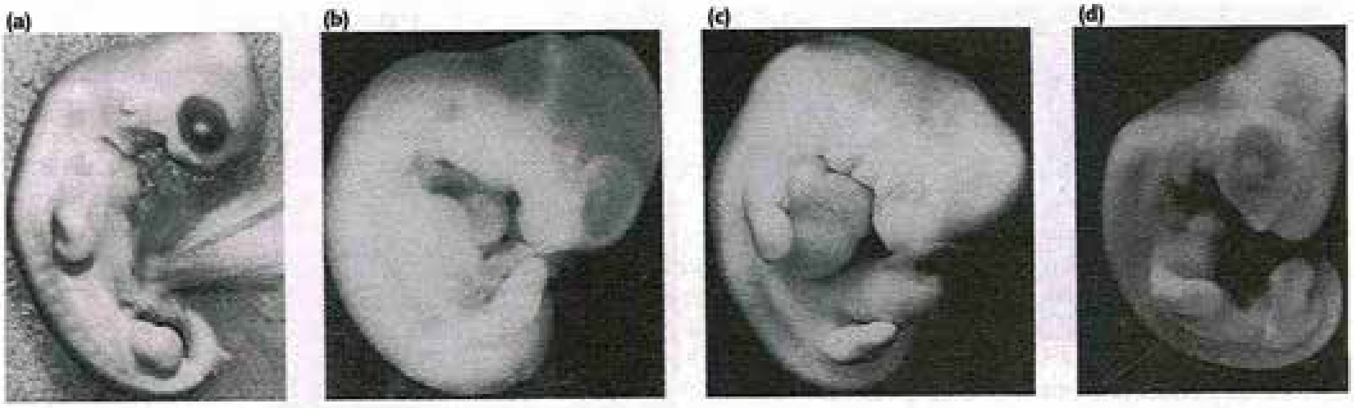




Fig. 17-22. EMBRIONES DE DIFERENTES VERTEBRADOS. *Uno de estos embriones es humano, ¿podría usted decir cuál de ellos? Las homologías entre los vertebrados son claramente evidentes al comienzo del desarrollo, según muestran las fotos. El embrión* ***(a)*** *es una tortuga,* ***(b)*** *es un ratón,* ***(c)*** *es un ser humano,* ***(d)*** *es un pollo y* ***(e)*** *es un cerdo.*

mos huesos en posiciones relativas similares. Los miembros con cinco dedos son homólogos en la medida en que constituyen una similitud entre especies, que no está justificada funcionalmente. Para los naturalistas predarwinianos, ésta era una evidencia de la existencia de un "plan de la naturaleza", en un sentido místico. Para los biólogos evolucionistas, es la evidencia del origen común de estos grupos, a partir de un antecesor común que tenía cinco dedos. Si las especies hubieran sido creadas separadamente, sería imposible interpretar esta coincidencia. Como puede verse en la figura 23-4, los miembros anteriores de animales tan diversos como los cocodrilos, las aves, las ballenas, los caballos, los murciélagos y los seres humanos están construidos por huesos dispuestos según el mismo patrón. Todos los vertebrados actuales tienen cuatro miembros, nunca seis, ocho o cien, y todos tienen sacos branquiales, por lo menos en alguna etapa de su desarrollo (fig. 17-22). Las ballenas, e incluso algunas serpientes, retienen vestigios de huesos pelvianos y de las patas, que no les son de utilidad (fig. 17-23). Todas estas características conservadas representan homologías que dan cuenta del origen común de estos grupos.

La base celular de la vida se demostró en la década siguiente a la publicación de la primera edición de *El Origen de las Especies*. Desde esa época, los estudios de ultraestructura y bioquímica celular han revelado innumerables homologías existentes en los niveles de organización subcelular y molecular. La naturaleza doble de las membranas celulares, el papel de los ribosomas en la síntesis de proteínas, la organización interna de los cilios y los flagelos eucariontes, la glucólisis, la cadena de transporte de electrones, la multitud de papeles desempeñados por el ATP y, lo más importante de todo, la universalidad del código genético pusieron en claro la unidad histórica de todos los organismos vivos.

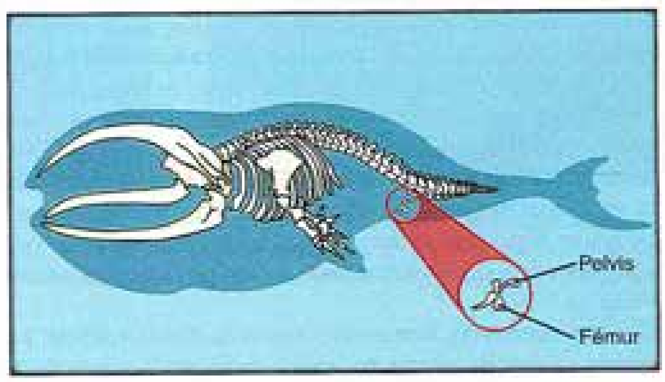


Fig. 17-23. CARACTERÍSTICAS RELICTUALES. *Muchos organismos conservan estructuras que representan vestigios de su historia evolutiva. Por ejemplo, la ballena retiene huesos de la pelvis y de las patas como vestigios inútiles.*

Evidencias que provienen de la imperfección de la adaptación

Adaptación es un término con varios significados en biología. En primer lugar puede significar el estado de encontrarse ajustado al am-



Fig. 17-24. AVE NIDIFICANDO, ESCONDIDA ENTRE LA ESPESURA DEL PISO DE UN BOSQUE. *Según notó Darwin, en los casos de mimetismo o camuflaje, cada "mejora" aleatoria en el disfraz es conservado por la selección natural y el resultado final representa la acumulación de estos cambios. Nótese que el comportamiento de este ave –posado e inmóvil– es tan importante como su coloración protectora. En forma similar, la posición de las polillas que se muestran en la figura 17-15 respecto del fondo desempeña un papel importante en su ocultamiento.*

biente y, en este sentido, todo organismo vivo está adaptado, así como las piernas de Abraham Lincoln eran, como él decía, "lo suficientemente largas como para alcanzar el suelo". En segundo lugar puede referirse a la adaptación fisiológica, proceso que puede ocurrir ya sea en el curso de la vida de un organismo individual –tal como la producción de más glóbulos rojos en respuesta a la exposición a grandes altitudes– o bien en una población, durante el curso de muchas generaciones. Este último es el caso que interesa a la evolución. En tercer lugar, el término adaptación se usa habitualmente para referirse a una característica particular, la cual resulta adecuada a los requerimientos del ambiente, tal como un ojo o una mano son capaces de responder a los desafíos del medio. En este sentido, la adaptación –y su aparente perfección– con frecuencia se ha utilizado como un argumento en favor de la doctrina de la creación especial. Los críticos de la selección natural en tiempos de Darwin planteaban, por ejemplo, que sería imposible que un órgano tan perfecto como el ojo haya surgido de la nada y se haya establecido en forma gradual, dado que ¿para qué serviría medio ojo?

En el curso de su carrera como naturalista, Darwin acumuló una enorme cantidad de información sobre los organismos vivos. Sobre la base de este vasto conocimiento, Darwin sabía que no todas las adaptaciones –"dispositivos", según las llamaba– son perfectas. Las adaptaciones simplemente son tan buenas como pueden serlo –"bastante largas como para alcanzar el suelo"–. Lejos de ser una dificultad para los evolucionistas, según lo muestra un análisis cuidadoso, la imperfección de muchas adaptaciones constituye una quinta línea de fuerte evidencia en apoyo de la evolución.

Con unas pocas excepciones inusuales, virtualmente todos los mamíferos, desde los ratones hasta las jirafas, tienen siete vértebras cervicales. Sin embargo, puestos en el lugar de un diseñador, ¿elegiríamos para una jirafa, por ejemplo, un plan corporal apenas diferente que para un ratón de campo? La evidencia que encontraba Darwin sugería de manera reiterada la existencia de patrones obsoletos, remodelados a partir de materiales ya confeccionados. Así, la evolución, muy lejos de operar como un delicado ingeniero que diseña y construye cada especie a partir de un plan preconcebido y de materiales óptimos, se parecería más a un zapatero remendón que pone parches sobre diseños preexistentes.

Reflexionando acerca de las adaptaciones, Darwin describe los muy ingeniosos dispositivos de una orquídea, por medio de los cuales la flor "se arregla" para que una abeja caiga en un charquito de agua mantenido en el pétalo altamente modificado en forma de labio, de modo que no pueda salir volando de la flor. Así, la abeja debe arrastrarse por angostos pasadizos y, de este modo, deposita y carga polen durante su salida al exterior. Pero, en contraste con este sofisticado dispositivo, Darwin también describe orquídeas y otros tipos de plantas con flores mucho menos complicadas, que sólo ofrecen a los insectos colores brillantes y unas pocas gotas de néctar y, finalmente, menciona la existencia de plantas con flores simples e inconspicuas, cuyo polen es llevado por el viento. En suma, hay gradaciones y variedad de adaptaciones, no simplemente un conjunto de soluciones perfectas para un problema dado, y las posibles respuestas a los requerimientos del ambiente están limitadas por las historias de vida de las diferentes especies.

Por su correspondencia con Wallace y Bates, Darwin también conocía notables ejemplos de mimetismo defensivo entre los insectos. Menciona un insecto con forma de bastón, que no sólo posee esta forma, sino que también tiene como cubierta un material que se asemeja exactamente a musgos nativos. Del mismo modo, el ave de la figura 17-24 también representa un caso de notable mimetismo (fig. 17-24). Éstos son ejemplos excelentes de cómo las "mejoras" graduales, cada una conservada con cuidado, podrían ser continuamente ventajosas para los organismos individuales, como podría serlo una mejora gradual en la capacidad para detectar luz y enfocar una imagen, llevándola finalmente al ojo.

Después de Darwin

A pesar de su gran poder explicativo, la teoría de la evolución, tal como la formuló Darwin, tenía un punto muy débil: la falta total de un mecanismo que explicara en forma coherente el proceso de la herencia. En la época en que Darwin escribía *El Origen de las Especies*, Mendel se encontraba desarrollando sus experimentos con guisantes. Sin embargo, su trabajo fue publicado recién en 1865 y no fue reconocido por la comunidad científica hasta principios del siglo XX (véase cap. 8, ensayo 8-2). Los avances posteriores en el campo de la genética hicieron factible dar respuesta a tres interrogantes que Darwin había dejado abiertos:

- Cómo se transmiten los caracteres hereditarios de generación en generación.
- Por qué los caracteres hereditarios no se "mezclan", sino que se mantienen fijos desapareciendo en algunas ocasiones en una generación y reapareciendo en otra posterior (como el color blanco de la flor de la planta del guisante estudiada por Mendel).
- Cómo surge la variabilidad sobre la que actúa la selección natural.

La articulación de la teoría de la evolución de Darwin con los principios de la genética mendeliana se conoce como la síntesis neodarwiniana o la teoría sintética de la evolución (fig. 17-25). Durante los últimos 60 años, la teoría sintética ha dominado el pensamiento científico y ha sido fuente de nuevas ideas y líneas experimentales de investigación, a medida que los biólogos trabajaban para desentrañar los detalles del proceso evolutivo.



Fig. 17-25. "NADA EN BIOLOGÍA TIENE SENTIDO SI NO ES A LA LUZ DE LA EVOLUCIÓN". *Esta afirmación pertenece al genetista ucraniano-estadounidense Theodosius Dobzhansky (1900-1975). La publicación en 1937 de su libro Genética y el Origen de las Especies marcó el nacimiento de la teoría sintética moderna. Entre otros científicos que desempeñaron papeles fundamentales en la formulación de la teoría sintética se incluyen el paleontólogo estadounidense George Gaylord Simpson (1902-1984), el ornitólogo alemán-estadounidense Ernst Mayr (1904-2005), el botánico estadounidense G. Ledyard Stebbins (1906-2000) y el zoólogo inglés Julian Huxley (1887-1975).*

(a) **(b)**

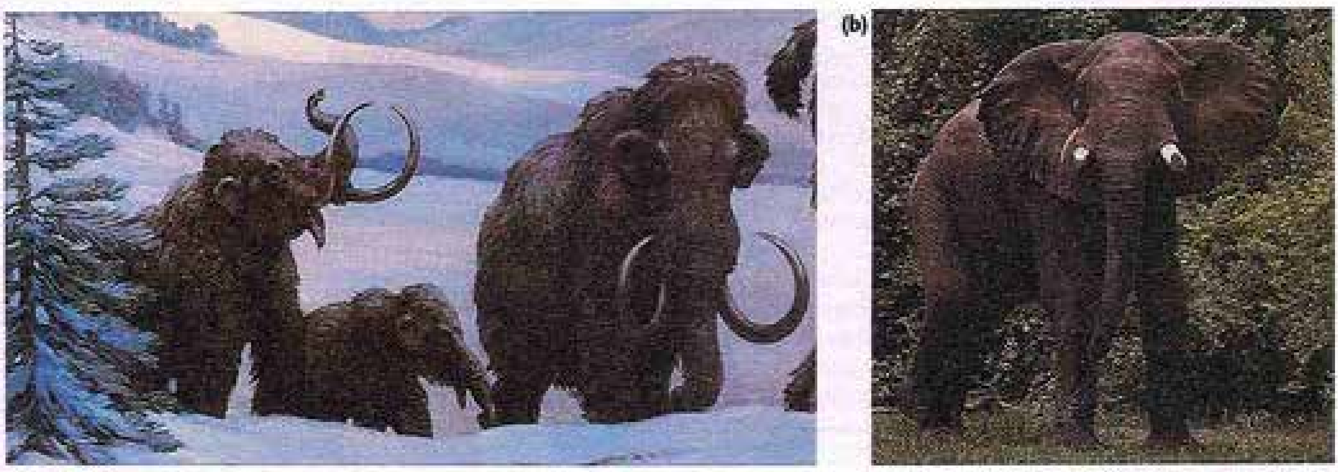


Fig. 17-26. UNO DE LOS APORTES DE LA INGENIERÍA GENÉTICA. *De acuerdo con pruebas bioquímicas hay un estrecho vínculo evolutivo entre* ***(a)*** *el mamut lanudo, criatura que vagaba por América del Norte, Asia y Europa hace miles de años, y* ***(b)*** *el elefante moderno. Hace varios años se encontró congelada en Siberia una cría de mamut lanudo muerta unos 40.000 años atrás. Sus tejidos estaban tan perfectamente conservados que pudo determinarse la estructura exacta de ciertas moléculas fundamentales y compararla con la estructura de moléculas idénticas de elefantes vivos.*

La teoría de la evolución hoy

La gran cantidad de evidencias acumuladas ha convencido a los biólogos de que la Tierra tiene una larga historia y de que todos los organismos vivos –incluidos nosotros mismos– aparecieron en el curso de esa historia a partir de formas anteriores. Estas evidencias son una trama tejida con miles y miles de datos provenientes de organismos del pasado y del presente que abarcan no sólo estructuras anatómicas, sino también procesos fisiológicos y bioquímicos, patrones de desarrollo embrionario y de comportamiento y, más recientemente, las secuencias de información genética contenida en el DNA (fig. 17-26). Más adelante trataremos con mayor detalle el proceso de la evolución y la diversidad de organismos que ha producido. Como veremos, la teoría de la evolución continúa robusteciéndose y generando vivos debates.

Que el proceso de la evolución ha ocurrido no es un tema que se discute entre los biólogos. Hay un acuerdo generalizado en que la Tierra posee una rica historia de alrededor de 4.600 millones de años, que se entrelaza con la historia de la vida, a partir de su origen, hace 3.800 millones de años. También existe un fuerte acuerdo en que la selección natural es el mecanismo que parece explicar al menos una parte importante de la evolución de la vida sobre la Tierra.

Subsiste, sin embargo, una fuerte oposición entre los científicos y los religiosos fundamentalistas de distintos credos (ensayo 17-4, *"Heredarás el viento" la discusión continúa*). Los fundamentalistas intentan explicar el mundo en términos sobrenaturales, según cada doctrina

ENSAYO 17-4

"Heredarás el viento": la discusión continúa

En el transcurso del siglo XX, la teoría de la evolución biológica se fue constituyendo en el pilar central del pensamiento biológico contemporáneo. Al mismo tiempo llegó a ser aceptada por la mayor parte de los escritores cristianos. Pese a ello, algunos aspectos de la discusión iniciada en el siglo XIX se han reeditado en diferentes momentos del siglo XX y aun en la actualidad vuelven a plantearse con renovada vehemencia. En algunos países, una pequeña minoría de cristianos fundamentalistas bíblicos han impulsado proyectos de leyes antievolucionistas, tendientes a prohibir la enseñanza de la evolución en las escuelas públicas. En la década de 1920, cuatro estados norteamericanos (Arkansas, Mississippi, Oklahoma y Tennessee), aprobaron leyes de este tipo. La película "Heredarás el viento" escrita en 1951 y estrenada en New York en 1955, testimonia un caso real ocurrido en el estado de Tennessee durante esta época. En esa oportunidad, un profesor de enseñanza media fue juzgado y condenado por haber violado la ley estatal que prohibía la enseñanza de la evolución. Su fiscal, William Bryan, un demócrata, tres veces candidato a la presidencia de los Estados Unidos, había declarado: "Expulsaremos el darwinismo de nuestras escuelas". Afortunadamente, en 1968, el Tribunal Supremo de los Estados Unidos declaró anticonstitucionales las leyes que proscribían la enseñanza de la evolución en las escuelas públicas. Entonces, los fundamentalistas cambiaron de táctica y pasaron a impulsar proyectos de ley que imponían la enseñanza de la "ciencia de la evolución" junto con la "ciencia de la creación", y así lograron que en 1981 se aprobaran decretos al exigir lo que se denominó "tratamiento compensado". Luego de una dura batalla intelectual y legal, esos decretos fueron derogados por el Tribunal Supremo en 1985, al considerar que "violan el requisito constitucional de separación de la Iglesia y el Estado".

Sin embargo, a fines de la década de 1980, la polémica se reinstaló. En 1989 se publicó un libro destinado a la escuela pública (*Of Pandas and People*) cuya pretensión era corregir los errores y las debilidades de la teoría evolutiva partiendo de un punto de vista no materialista y apoyándose en distorsiones de los principios básicos de la biología. En este libro se defiende la idea de que una "inteligencia" desconocida es responsable del orden, el propósito y el diseño de la naturaleza. A partir de su publicación, un nuevo movimiento antievolucionista fue expandiendo su influencia en diversos estados de los Estados Unidos, nuevamente con la exigencia de un "tratamiento compensado" de la teoría de la evolución junto con una interpretación alternativa, a la que se denominó "teoría del diseño inteligente". Quienes promueven esta última visión instan a los estudiantes a buscar supuestas debilidades en la teoría evolutiva, incurriendo en errores graves desde el punto de vista biológico. El Centro Nacional de Enseñanza de la Ciencia de los Estados Unidos (National Center for Science Education), desde su sitio web publica periódicamente el estado de la situación y denuncia la gravedad de ésta (http://ncseweb.org). Al respecto, el 4 de marzo de 2005, el presidente de la Academia Nacional de Ciencias de Estados Unidos, Bruce Alberts, envió una carta a la comunidad académica en la que alerta a los docentes sobre esta situación y los llama a contribuir y sumar esfuerzos para defender la enseñanza de la ciencia contra el avance de posiciones oscurantistas.



Spencer Tracy y Fredric March en la película "Heredarás el viento" (Inherit the wind), estrenada en 1960. La película recrea un famoso juicio de 1925 entre un predicador y un profesor que difunde la teoría de la evolución de Darwin.

religiosa particular. Los defensores de la creación especial, que sostienen que cada especie fue creada separadamente, buscan reforzar sus argumentos con el hecho de que los científicos plantean numerosos interrogantes acerca de la evolución. Muchas controversias provienen del error de no distinguir los diferentes ámbitos a los que corresponde el debate y el carácter de la reflexión en torno de un determinado cuerpo de ideas. La interpretación creacionista de los escritos bíblicos pertenece al ámbito de la religión y, como tal, no puede ser refutada: constituye un dogma de fe de las personas creyentes. La teoría de la evolución es una explicación científica que cuenta con un gran número de evidencias a su favor y que, del mismo modo que el resto de las explicaciones de la ciencia, debe ser puesta a prueba constantemente a la luz de nuevos hallazgos e hipótesis alternativas.

Como toda teoría o modelo de la ciencia, la teoría evolutiva es provisional y perfectible. El hecho de que constituye el mejor marco de referencia teórica disponible en la actualidad no implica que no haya discusión ni controversias. Por el contrario, numerosos aspectos del proceso evolutivo admiten explicaciones alternativas, a veces complementarias y en ocasiones excluyentes. Como veremos en los siguientes capítulos, algunos aspectos de la teoría sintética se han puesto en tela de juicio en las últimas décadas, en parte como resultado de nuevos avances en el conocimiento de los mecanismos genéticos producidos por los rápidos progresos en biología molecular y, en parte, como consecuencia de interpretaciones alternativas del registro fósil.

Es significativo el gran número de interrogantes que permanecen abiertos y son objeto de profundos debates entre los biólogos evolutivos. Estas controversias se refieren a los mecanismos y patrones del cambio evolutivo a través de largos intervalos de tiempo geológico –es decir, el cambio macroevolutivo–, al alcance de la selección natural y a la magnitud del papel desempeñado por el azar en la determinación de la dirección de la evolución, temas que trataremos en los próximos capítulos. También se discute qué es una especie, la naturaleza gradual o discontinua de los cambios evolutivos, si el tiempo de especiación es breve o casi instantáneo y, por cierto, se han propuesto numerosas hipótesis alternativas acerca de las relaciones de parentesco entre distin-

tos grupos. En síntesis, el árbol de la vida cambia su forma constantemente.

Sin embargo, pese a todos estos avatares, la teoría evolutiva de Darwin sigue siendo un marco fértil de interpretación de la diversidad y la complejidad biológica. A pesar de los embates del tiempo y de la gran cantidad de información nueva producida en casi 150 años, este paradigma sigue siendo el referente de la investigación en biología evolutiva y un marco dinámico y acogedor de nuevas polémicas generadoras de ideas innovadoras que prometen proporcionarnos en los próximos años una mayor comprensión de la historia de la vida.

En síntesis

El camino hacia la teoría de la evolución

1. La idea de que el origen y la transformación de las especies son el resultado de procesos naturales reconoce su primer antecedente en la escuela griega de Anaximandro (siglo VI a. C.).
2. Aristóteles ordenó a los seres vivos en forma jerárquica. Dispuso a las criaturas más simples en el peldaño más bajo, al hombre en el más alto y al resto de los organismos en los lugares intermedios. Este ordenamiento, al que llamó *Scala Naturae*, se correspondía con la idea de una naturaleza plena o continua, y no implicaba la existencia de relaciones de descendencia entre los distintos escalones.
3. Hasta fines del siglo XVIII, los naturalistas consideraban que todos los seres vivos eran producto de un único acto de creación divina y que la *Scala Naturae* representaba el orden natural. En ese mismo siglo, Georges-Louis Leclerc, conde de Buffon, propuso que las especies cambiaban a través del tiempo. James Hutton sostuvo que la Tierra había sido moldeada por los mismos procesos lentos y graduales que se observan en el mundo actual. La teoría de Hutton, llamada uniformismo, fue un importante antecedente de la idea de evolución biológica. Para Nicholas Steno, los fósiles eran restos de plantas y animales arrastrados y enterrados por el Diluvio Universal.
4. La teoría catastrofista, propuesta por Georges Cuvier en el siglo XIX, sostenía que las extinciones se habían producido por catástrofes. Las nuevas especies que aparecieron después de cada una de estas catástrofes eran el producto de creaciones divinas sucesivas e independientes.
5. En 1801, Jean-Baptiste Lamarck propuso la primera teoría explicativa de la evolución, proceso que dependería de tres factores principales:
   - Los cambios ambientales.
   - El sentimiento interior que impulsa a las criaturas vivas hacia mayores grados de complejidad.
   - La ley del uso y desuso de los órganos, y herencia de los caracteres adquiridos.

La construcción de la teoría de Darwin

6. El pensamiento de Charles Lyell fue una de las fuentes de inspiración de Darwin. Lyell había afirmado que el efecto lento, constante y acumulativo de procesos naturales había producido un cambio continuo en la Tierra. Para Lyell, estas transformaciones habían ocurrido durante un lapso muy prolongado, lo cual estaría indicando que la Tierra era mucho más antigua de lo que se pensaba.
7. Charles Darwin afirmó que las variaciones hereditarias presentes en cada población aparecen al azar. Estos cambios otorgan a sus portadores ventajas o desventajas que modifican sus probabilidades de reproducción y supervivencia en un ambiente determinado. Darwin llamó selección natural al proceso por el cual los portadores de cierta característica beneficiosa tienen una supervivencia diferencial con respecto a los que no la poseen.
8. A diferencia de sus predecesores, Darwin asignó un papel central a la variación entre individuos. Afirmó que el surgimiento de una nueva especie ocurre cuando las diferencias entre los individuos de un grupo se convierten en forma gradual en diferencias entre grupos, a medida que éstos se separan espacial y temporalmente. El proceso de selección natural modela el rumbo de la evolución.
9. El marco conceptual de la teoría de Darwin descansa en cinco premisas básicas:
   - Los organismos provienen de organismos similares a ellos.
   - El número de individuos que sobreviven y se reproducen en cada generación es menor que el número inicial de descendientes.
   - En todas las poblaciones existen variaciones entre los individuos y algunas de ellas son heredables.
   - El número de individuos que sobrevive y se reproduce depende de la interacción de las variaciones individuales heredables con el ambiente.
   - Si la selección natural actúa un tiempo suficiente sobre dos poblaciones de una especie, puede producir una acumulación de cambios tal que esas poblaciones terminen constituyéndose como dos especies diferentes.

Evidencias del proceso evolutivo

10. Las evidencias del proceso evolutivo provienen de cinco fuentes principales: la observación directa, la biogeografía, el registro fósil, el estudio de las homologías y la imperfección de la adaptación.

Después de Darwin

11. Debido a la falta de conocimientos de la época en el campo de la herencia, Darwin dejó abiertos tres interrogantes:
    - ¿Cómo se transmiten los caracteres hereditarios de generación en generación?
    - ¿Por qué los caracteres hereditarios no se "mezclan", sino que se mantienen fijos, desapareciendo en algunas ocasiones en una generación y reapareciendo en otra posterior?

En síntesis *(Cont.)*

- ¿Cómo surge la variabilidad sobre la que actúa la selección natural?

12. La articulación de la teoría de Darwin con la genética mendeliana, conocida como síntesis neodarwiniana o teoría sintética de la evolución, ha constituido el marco del pensamiento biológico durante los últimos 60 años.

La teoría de la evolución hoy

13. En la actualidad, la evolución es considerada por los biólogos un hecho científico. La existencia de este proceso no es materia de discusión.
14. Muchos aspectos de la interpretación neodarwinista del proceso evolutivo se han puesto en tela de juicio. Esto se debe en buena medida a los progresos de la biología molecular y a reinterpretaciones del registro fósil. Las principales controversias se refieren a los patrones y los procesos involucrados en el cambio macroevolutivo, al alcance de la selección natural, la magnitud del papel desempeñado por el azar en la determinación de la dirección de la evolución, la naturaleza gradual o discontinua de los cambios evolutivos y a hipótesis alternativas de las relaciones de parentesco entre distintos grupos.

Cuestionario

1. Debido al uso indiscriminado de antibióticos, las poblaciones de bacterias desarrollan resistencia a estas sustancias.
   a. ¿Qué diría un lamarckista sobre esta afirmación?
   b. ¿Qué diría un darwinista?
   c. ¿Qué consecuencias podría tener el uso masivo de los distintos antibióticos en la población humana?
2. En general, distintas familias de insecticidas actúan sobre diferentes proteínas presentes en el sistema nervioso de los insectos. En las poblaciones de insectos suelen existir diversos alelos de los genes que codifican esas proteínas. El uso recurrente de un insecticida para controlar una plaga determinada lo va haciendo cada vez menos eficaz, porque selecciona a los insectos que llevan alelos que los hacen resistentes. Cuando esto ocurre, ¿cuál de las siguientes medidas será la más apropiada para retardar la aparición de la resistencia?
   a. Aumentar la dosis del insecticida a medida que va perdiendo eficacia.
   b. Reemplazar el insecticida por otro de la misma familia.
   c. Reemplazar el insecticida por otro de otra familia que actúe sobre una proteína diferente.
3. Indique cuál o cuáles de las siguientes afirmaciones son correctas y cuál es el error contenido en las que no lo son:
   a. Los pinos redujeron el tamaño de sus hojas y las transformaron en forma de agujas para no acumular nieve.
   b. Las especies necesitan cambiar cuando el ambiente cambia, y desarrollan nuevas estructuras para adaptarse.
   c. Lamarck creía que los seres vivos pueden transmitir a la descendencia los caracteres adquiridos.
4. ¿Cuál es el papel de las mutaciones en el proceso evolutivo?
5. La poeta chilena Violeta Parra escribió una canción llamada "Todo cambia", cuya primera estrofa dice:

   Cambia lo superficial
   cambia también lo profundo.
   Cambia el modo de pensar
   cambia todo en este mundo...

   Si bien el sentido del poema original es otro, relacione el texto con el contenido de este capítulo.

Capítulo 18

Las bases genéticas de la evolución



Nuestra ignorancia de las leyes de la variación es profunda. Ni en un solo caso entre cientos podemos pretender señalar una razón por la que esta o aquella parte ha variado...

CHARLES DARWIN

A pesar de que Mendel y Darwin fueron contemporáneos, ninguno conoció el trabajo del otro. Si Darwin hubiera tenido acceso a los resultados de los experimentos de Mendel, posiblemente habría comprendido de qué manera las variaciones se preservan y transmiten de una generación a la siguiente, uno de los puntos que su teoría no pudo explicar. Como vimos en el capítulo 8, durante las últimas décadas del siglo XIX los mecanismos de la herencia propuestos por Mendel no alcanzaron gran difusión. Sólo fueron reinterpretados muy posteriormente, a principios del siglo XX, y constituyeron las bases de la genética moderna. Recién entonces comenzó a ser posible la articulación entre los modelos y los conceptos de genética y la teoría evolutiva formulada por Darwin.

Principios básicos de la genética de poblaciones

La evolución darwiniana y la genética mendeliana se compatibilizaron cuando los biólogos dejaron de pensar sólo en los organismos y en los genotipos individuales y comenzaron a centrar su atención en las poblaciones, entendidas como un conjunto de genes. Este enfoque poblacional planteaba la necesidad de analizar las cantidades relativas —o frecuencias— de los diferentes alelos de estos genes (véase cap. 8, Consecuencias de la segregación). Así, de la síntesis entre la teoría darwiniana y los principios mendelianos nació la **genética de poblaciones** (fig. 18-1). Los principales conceptos de la genética de poblaciones son los de reservorio génico, frecuencias genotípicas, frecuencias génicas y panmixia que analizaremos a continuación.

¿Qué es una población?

En una primera definición, una población consiste en un sistema de organismos de la misma especie que conviven en el espacio y en el tiempo y que se reproducen entre

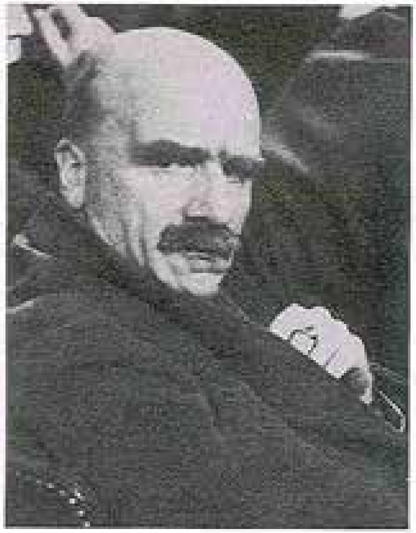


Fig. 18-1. JOHN B. S. HALDANE. *Haldane (1892–1964), uno de los varios científicos que sentaron los fundamentos sobre los cuales se construyó la teoría sintética de la evolución. En una ocasión, señaló, metafóricamente, que cambiaría su vida por la de dos hermanos cuatro sobrinos u ocho primos hermanos, haciendo referencia al carácter transitorio de los individuos como portadores de genes.*

sí. Por ejemplo, todos los peces de una especie particular que viven en un estanque constituyen una población.

Pero el punto de partida conceptual básico de la genética de poblaciones es que concibe a la población como una población de genes, más que como una población de individuos. De esta manera, una población es una unidad definida por su *reservorio génico*, que es el conjunto de todos los alelos de todos los genes de los individuos que la constituyen. El reservorio génico de una población se distribuye en forma temporaria en los genotipos particulares que portan los individuos de cada generación. En ese sentido, cada organismo individual es sólo un depositario temporal de una pequeña muestra del reservorio génico durante un lapso determinado, acotado al tiempo que dura la vida de ese individuo.

El objetivo básico de la genética de poblaciones es caracterizar los reservorios génicos, los cambios en su composición a lo largo del tiempo y del espacio geográfico e investigar los procesos que explican estos cambios.

Frecuencias genotípicas y frecuencias alélicas

Las características del reservorio génico de una población determinada pueden describirse mediante parámetros estadísticos que indican la frecuencia o proporción en que se encuentran representados los diferentes alelos y sus combinaciones genotípicas.

Por ejemplo, si en una población de organismos diploides existen dos variantes alélicas (A y a) para cierto gen, los individuos serán portadores de alguno de los tres tipos de genotipos que resultan de las combinaciones posibles de esos dos alelos: los genotipos correspondientes a los dos homocigotas (AA y aa) y el correspondiente al heterocigota (Aa). Las frecuencias genotípicas en una generación determinada de esta población estarán dadas por la proporción o frecuencia de individuos portadores de cada una de estas tres combinaciones de alelos.

Cuadro 18-1. *Cálculo de las frecuencias relativas de las diferentes combinaciones genotípicas*

	AA	Aa	aa
Número absoluto	d	h	r
Frecuencia relativa	D = d/N	H = h/N	R = r/N

Si una población está constituida por un número N de individuos diploides, entre los cuales hay un número de individuos que tienen el genotipo homocigota AA (al que llamaremos d), un número de individuos heterocigotas Aa (al que denominaremos h) y un número de individuos homocigotas aa (al que denominaremos r), entonces $d + h + r = N$.

Una descripción adecuada de la composición genotípica de la población puede expresarse en forma de proporciones o porcentajes de individuos portadores de cada uno de los genotipos con respecto al total de individuos que constituyen la población. La forma de obtener las *frecuencias relativas* de cada genotipo (D, H y R) se presenta en el cuadro 18-1.

Pero los genotipos no tienen continuidad hereditaria. Cuando un individuo poseedor de un genotipo determinado se reproduce, su composición génica individual se redistribuye en sus gametos, y sólo uno de los dos alelos que constituye su genotipo formará parte de cada gameto producido. De este modo, son los alelos y no los genotipos los que, mediante este proceso, adquieren continuidad hereditaria. En este ejemplo, aunque la población está constituida por individuos que pueden portar tres tipos de genotipos diferentes, sólo existen dos tipos de variantes alélicas: A y a. Los N individuos de la población se han formado por la unión de dos copias de cada uno de estos alelos, de modo que el número total de alelos será $2N$. Considerando que cada individuo Aa tiene un solo alelo A y que los homocigotas AA tienen dos alelos A, el número total de alelos A en la población considerada es: $2d + h$.

Llamaremos p a la proporción o frecuencia relativa de alelos A en la población y q a la proporción o frecuencia relativa de los alelos a, de manera que:

$$p + q = 1$$

La frecuencia relativa p se puede calcular de la siguiente manera:

$$p = (2d + h) / 2N$$

Esta relación también puede expresarse en términos de las frecuencias relativas de los genotipos como:

$$p = D + 1/2\,H$$

Por su parte, la frecuencia relativa q puede calcularse como:

$$q = 1 - p$$

o del mismo modo que para el alelo p, también puede estimarse con la fórmula:

$$q = (2r + h) / 2N = R + 1/2\ H$$

Es decir que las frecuencias de los alelos *A* (*p*) y *a* (*q*) pueden obtenerse sumando la frecuencia del homocigota correspondiente (*AA* o *aa*) más la mitad de la frecuencia del heterocigota. Así, a partir de las frecuencias genotípicas, es posible calcular las frecuencias alélicas. Sin embargo, la operación inversa, es decir, la estimación de las frecuencias genotípicas a partir de las frecuencias alélicas, sólo es factible en ciertas condiciones que analizaremos en el capítulo 20.

Apareamiento al azar: panmixia

El concepto de panmixia se refiere a un patrón particular de intercambio reproductivo en el cual cada individuo de un sexo se aparea con el del sexo opuesto al azar, con exclusión de toda preferencia fenotípica (y por lo tanto, genotípica), es decir, con independencia de las características de sus genotipos. Por ejemplo, si se considera este aspecto en las poblaciones humanas, se podría afirmar que en general la elección de pareja para el apareamiento se produce al azar con respecto a los diferentes genotipos para grupos sanguíneos (A, B, 0), pero esto no necesariamente es cierto para otros caracteres. De este modo, en una misma población la condición de panmixia puede cumplirse para ciertos genes, pero no para otros.

En términos de probabilidades, la panmixia se cumple cuando la frecuencia de cierto tipo de apareamiento, por ejemplo *AA*x *AA* está determinada en forma exclusiva por el azar. Así, en una población compuesta por una proporción *D* de individuos *AA*, *H* de individuos *Aa* y *R* de individuos *aa*, la frecuencia de apareamientos *AA* × *Aa* estará dada por el producto de las frecuencias relativas de cada uno de esos dos genotipos, en este caso *D* × *H*.

En la segunda columna del cuadro 18-2 se presentan las ecuaciones que permiten calcular las frecuencias de los genotipos resultantes de todos los tipos de apareamientos posibles.

Un estado estacionario: el equilibrio de Hardy–Weinberg

A principios del siglo XX, los genetistas comenzaban a comprender las leyes de la herencia y el origen de nueva variabilidad debida a la mutación. Sin embargo, dado que la evolución es un proceso que se desarrolla en el tiempo, era necesario generar modelos que permitieran interpretar cómo se comportaba la variabilidad de una población a lo largo de las generaciones. Si en una población existen, por ejemplo, dos alelos para una misma característica, los cuales están presentes en una proporción determinada y en ciertas combinaciones genotípicas, ¿se modificará esta proporción en la siguiente generación luego del proceso de reproducción sexual? Esta pregunta fue respondida, en 1908, por Godfrey H. Hardy (1877-1947), un matemático inglés, y Wilhelm Weinberg (1862-1937), un médico alemán.

La pregunta básica que pretende resolver la genética de poblaciones es: dadas las frecuencias genotípicas (D, H y R) en una generación determinada de individuos adultos de una población, ¿es posible predecir cuáles serán las frecuencias genotípicas en los adultos de la siguiente generación (D′, H′ y R′)?

Trabajando de manera independiente, Hardy y Weinberg mostraron que las combinaciones que resultan del proceso de apareamiento y reproducción que ocurre en cada generación en los organismos diploides no involucran un cambio en la composición general del reservorio génico de una población. Para demostrar esto, propusieron un modelo teórico que permite examinar el comportamiento de los alelos en una población ideal en la cual rigen cinco condiciones:

Cuadro 18-2. *Cálculo de las proporciones de las combinaciones genotípicas que resultan del cruzamiento de los distintos pares de genotipos en un sistema dialélico*

Tipo de apareamiento	Frecuencia	Proporciones genotípicas en la descendencia		
		AA	Aa	aa
1. AA × AA	D^2	1	–	–
2. AA × Aa	DH	1/2	1/2	–
3. AA × aa	DR	–	1	–
4. Aa × AA	HD	1/2	1/2	–
5. Aa × Aa	H^2	1/4	1/2	1/4
6. Aa × aa	HR	–	1/2	1/2
7. aa × AA	RD	–	1	–
8. aa × Aa	RH	–	1/2	1/2
9. aa × aa	R^2	–	–	1

1. No ocurren mutaciones.
2. No hay desplazamiento neto de individuos con sus genes desde otras poblaciones (inmigración) ni hacia otras poblaciones (emigración).
3. La población es lo suficientemente grande como para que se apliquen las leyes de la probabilidad, o sea, es altamente improbable que el azar, por *sí* mismo, pueda alterar la frecuencia de los alelos.
4. El apareamiento entre individuos es al azar.
5. No hay diferencia en el éxito reproductivo de los genotipos considerados, es decir que el llevar diferentes combinaciones de alelos no confiere ventaja a sus portadores. La progenie de todos los apareamientos posibles tiene la misma probabilidad de sobrevivir y reproducirse en la generación siguiente.

Bajo los supuestos de este modelo teórico y si las proporciones en la descendencia de cada cruzamiento se comportan conforme a las predicciones de las "leyes de Mendel", es posible calcular las frecuencias genotípicas en la siguiente generación de acuerdo con el siguiente procedimiento:

En primer lugar se deben identificar todos los tipos de apareamientos en los que se produce el genotipo de interés. Por ejemplo, *AA* se produce en la descendencia de los apareamientos 1, 2, 4 y 5 (véase cuadro 18-2). Cada uno de estos cuatro tipos de apareamiento ocurre con una frecuencia D^2, DH, HD y H^2, respectivamente. A su vez, en los apareamientos de tipo 1 toda la descendencia es *AA*, en los del tipo 2 y 4 sólo la mitad es *AA* y en los de tipo 5 sólo un cuarto. Esto puede expresarse matemáticamente del siguiente modo:

$$D' = D^2 + {}^1/_2\,DH + {}^1/_2\,HD + {}^1/_4\,H^2$$

Recordemos que un binomio elevado al cuadrado es igual a la suma del cuadrado de cada término más el doble del producto de ambos términos, que es justamente en lo que resulta la ecuación anterior:

$$D' = D^2 + DH + {}^1/_4\, H^2$$

Entonces, esta ecuación puede reducirse a:

$$D' = (D + {}^1/_2\, H)^2$$

La ecuación final no es otra cosa que la fórmula que dedujimos para calcular la frecuencia del alelo *A* (p) en función de las frecuencias genotípicas. Entonces,

$$(D + {}^1/_2\, H)^2 = p^2 \;;$$
$$D' = p^2$$

De forma análoga, las frecuencias de los genotipos *Aa* y *aa* serán:

$$H' = 2\,pq$$
$$R' = q^2$$

En consecuencia, en esta población ideal, si se cumplen las condiciones mencionadas, las frecuencias, o proporciones relativas, de los alelos *A* y *a* no cambiarán de una generación a la siguiente. Tampoco cambiarán las frecuencias de los genotipos *AA*, *Aa* y *aa*. Así, el reservorio génico alcanzará un estado estacionario –o de equilibrio– con respecto a este par de alelos.

El equilibrio de Hardy y Weinberg se expresa con la siguiente ecuación:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

donde la expresión p^2 expresa la frecuencia de individuos homocigóticos para un alelo, q^2 la frecuencia de individuos homocigóticos para el otro alelo y $2pq$ la frecuencia de heterocigotos (fig. 18-2).

Aunque cualquier individuo diploide normal no tiene más que dos alelos del mismo gen, puede haber, por supuesto, más de dos alelos de un gen dado en el reservorio génico de la población. Por ejemplo, en el caso del gen para el color del pelaje en los conejos hay, por lo menos, cuatro alelos diferentes. Las combinaciones de a dos de estos alelos en los organismos diploides originan pelajes que van desde el gris oscuro hasta el blanco pasando por diferentes tonalidades de grises. También producen una variedad en la cual la mayor parte del cuerpo es blanco, pero las patas, las orejas y el hocico son negros (véase cap. 8, fig. 8-23). Aunque la ecuación que representa el equilibrio es más compleja, el modelo de Hardy-Weinberg se aplica igualmente a situaciones en las que hay alelos múltiples del mismo gen. El equilibrio de Hardy-Weinberg y su formulación matemática han demostrado ser un fundamento tan valioso para la genética de poblaciones como los principios de Mendel lo han sido para la genética clásica. A primera vista, esto parece difícil de comprender, dado que es prácticamente imposible que en una población natural se cumplan las cinco condiciones requeridas por el modelo para el equilibrio.

Las frecuencias de los alelos en las poblaciones naturales siempre están cambiando pero, en ausencia de la ecuación de Hardy-Weinberg, no sabríamos cómo detectar el cambio, determinar su magnitud y dirección, o describir las fuerzas que lo determinan. Sin embargo, si podemos identificar el genotipo de los individuos de una población, podremos estimar las frecuencias génicas y comparar estos datos con los que predice el modelo de Hardy-Weinberg. Si repetimos esta operación durante varias generaciones, podemos representar gráficamente los cambios que están ocurriendo en el reservorio génico y, en función de ello, investigar las causas. Análogamente, en la física, el principio de inercia indica que en condiciones ideales un cuerpo en movimiento permanecerá en este estado indefinidamente. Si bien esto no es posible en la naturaleza, sin este supuesto como punto de partida no podríamos cuantificar, por ejemplo, la fuerza de rozamiento, responsable de la detención de dicho cuerpo.

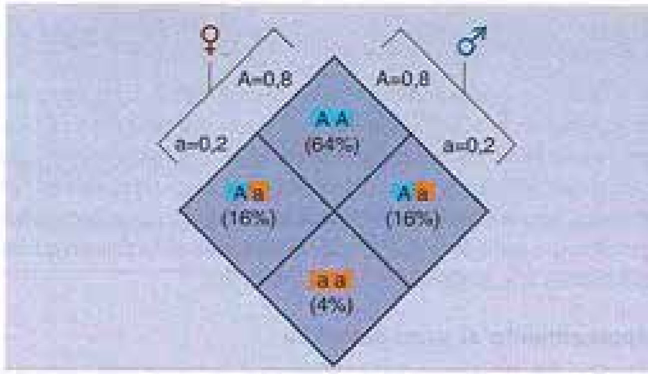


Fig. 18-2. FRECUENCIAS DE GENOTIPOS SEGÚN LA LEY DE HARDY-WEINBERG. *Supongamos que las frecuencias relativas de A (0,8) y a (0,2) son iguales tanto en los machos como en las hembras (como ocurre con la mayoría de los alelos en las poblaciones naturales). Supongamos ahora que los machos y las hembras se aparean al azar con respecto al hecho de ser portadores de los alelos A y a. Podemos calcular las frecuencias de los genotipos resultantes dibujando un tablero de Punnett. Las proporciones de los genotipos en la población producida por este apareamiento al azar serán 64% AA, 32% Aa y 4% aa. En este caso, estamos suponiendo que el gen no está ligado al sexo y que los alelos tienen las mismas frecuencias en los machos y en las hembras.*

Figura interactiva

El concepto de aptitud

Cuando se analiza el reservorio génico de las poblaciones naturales a lo largo de varias generaciones, en general se observa que las frecuencias de algunos alelos cambian de una generación a la siguiente a expensas de otros cuya frecuencia disminuye. Si un individuo tiene una combinación favorable de alelos en su genotipo, es más probable que estos alelos aumenten su frecuencia en la generación siguiente o, dicho de otro modo, si esa combinación le confiere cierta ventaja respecto de otros individuos, entonces su contribución al reservorio de genes de la generación siguiente será mayor. De modo inverso, si la combinación de alelos no es favorable, es menos probable que el individuo sobreviva y llegue a reproducirse, de modo que las copias de los alelos de los que es portador no serán transmitidas a la siguiente generación.

Desde el punto de vista de la genética de poblaciones, la evolución consiste en el cambio intergeneracional de las frecuencias alélicas en las poblaciones. En función de esta definición, surge un concepto de aptitud más preciso que el que presentamos en el capítulo 17, La teoría de Darwin: muchas preguntas encuentran su respuesta). En el contexto de la genética de poblaciones, la aptitud (en inglés, *fitness*) representa el éxito reproductivo diferencial entre genotipos. Se trata de una medida relativa que, por cierto, no significa bienestar físico. El único criterio para medir la aptitud de un individuo está dado por el número relativo de descendientes vivos que ese individuo deja, lo cual representa en qué medida sus genes estarán presentes en la siguiente generación.

La variabilidad: materia prima del cambio evolutivo

Sabemos que los progenitores engendran descendientes parecidos a sí mismos. Esto se explica por la notable precisión con la cual el DNA se replica y se transmite de una célula a sus células hijas durante la división celular (véanse caps. 7 y 9).

La fidelidad de la duplicación es esencial para la supervivencia de los organismos individuales que componen una población. Sin embargo, las variaciones que surgen entre los individuos debido a la mutación son igualmente importantes, ya que constituyen la materia prima sobre la cual operan los procesos del cambio evolutivo. Estas variaciones son las que hacen posible que poblaciones que se desarrollan en distintas condiciones se diferencien (fig. 18-3).

Para el botánico sueco Linneo (véase Introducción, La diversidad y la clasificación) y otros naturalistas creacionistas, cada especie estaba representada por un ejemplar perfecto al que llamaba "tipo" y todas las variaciones que se presentaran respecto del ejemplar tipo constituían imperfecciones. Por el contrario, para Darwin, y también para los biólogos modernos, la variabilidad es una característica inherente de la población; no existe un tipo ideal, sino una gama de variantes cuyas frecuencias van cambiando en el tiempo y en el espacio y cada una de esas variantes resulta más o menos ventajosa de acuerdo con las condiciones del ambiente.

Uno de los focos de la investigación en la genética de poblaciones moderna fue la indagación de la amplitud de esta variabilidad (que se reveló mucho mayor aún que la imaginada por Darwin) y de los procesos involucrados en el mantenimiento de estas variaciones en los reservorios génicos.

Experimentos de reproducción y variabilidad oculta

Como vimos en el capítulo anterior, la interpretación de Darwin acerca de la evolución se sustentaba en una analogía directa entre la cría selectiva practicada por los criadores de animales o plantas, denominada selección artificial, y la selección natural, que es el proceso que ocurre en la naturaleza. Aquellos que leen por primera vez *El Origen de las Especies* se sorprenden en ocasiones al encontrarse absorbidos desde el primer capítulo en un tratado sobre cría de palomas, uno de los muchos temas en los que Darwin se convirtió en un experto. Al seleccionar para la reproducción aves con características particulares –como una cola con más plumas o un pico más grande– los criadores de palomas fueron capaces de producir, a través de los años, numerosas razas vistosas. Estas razas de aves, todas desarrolladas a partir de la misma variedad silvestre y siempre capaces de aparearse entre sí, difieren mucho en su aspecto, a veces más que animales que pertenecen a especies diferentes. Así, los criadores de palomas pusieron en evidencia que existe una enorme cantidad de variabilidad oculta en el reservorio génico y que esta variabilidad latente puede expresarse bajo las presiones de la selección artificial. Las numerosas razas de perros (fig. 18-4) constituyen otro ejemplo de las variantes que pueden existir en una sola especie. Las decisiones de un criador respecto de qué características desea seleccionar en su población constituyen las *presiones de selección* que determinan el rumbo de la evolución por selección artificial. De modo análogo, en la naturaleza, las variaciones en el ambiente biótico y abiótico son las que ejercen presiones sobre el reservorio génico de las poblaciones y las que determinan el cambio evolutivo, con la gran diferencia de que en este último caso, no existe inteligencia, plan ni finalidad alguna que orienten el proceso.

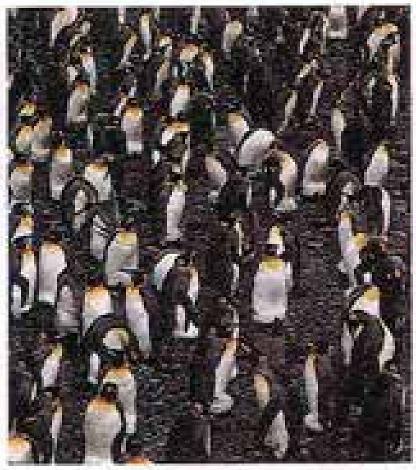


Fig. 18-3. UNA POBLACIÓN DE PINGÜINOS. *Como observó Darwin, existen variaciones entre los miembros de cualquier especie. Aun en aquellas poblaciones en las cuales los individuos parecen casi idénticos, como los miembros de este grupo de pingüinos reales, sabemos que existen innumerables variaciones.*

La cuantificación de la variabilidad

Entre todas las herramientas que aportó la biología molecular, la electroforesis se constituyó en una particularmente valiosa para poner de manifiesto la variabilidad en las poblaciones y medirla (véase cap. 14, Las técnicas para manipular el DNA). Como vimos en la Sección 3, las secuencias de aminoácidos de las proteínas están determinadas por las secuencias de nucleótidos de los genes que las codifican. En la década de 1960, algunos investigadores comenzaron a utilizar la técnica de electroforesis para estudiar la variación de enzimas individuales. Richard C. Lewontin y J. L. Hubby, por entonces en la Universidad de Chicago, Estados Unidos, tomaron moscas de la fruta de una población natural, hicieron un extracto triturando los insectos y analizaron sus proteínas. Entonces compararon el comportamiento de las 18 enzimas que pudieron identificar mediante varias corridas electroforéticas, que realizaron para saber si mostraban diferencias estructurales entre los individuos o si eran iguales en toda la población. Tales diferencias estructurales consisten en diferencias en el tamaño o en la carga eléctrica neta de cada proteína.

De las 18 enzimas estudiadas, nueve de ellas no mostraban ningún tipo de variantes distinguibles por electroforesis, es decir que eran *monomórficas*. Sin embargo, cada una de las nueve enzimas restantes presentaban dos o más formas estructuralmente diferentes representadas en los genotipos de los distintos individuos. Estas diferencias podían apreciarse en los patrones de migración cuando los extractos de mosca se sometían a la corriente eléctrica. De esta manera, sin hacer un análisis directo de los genes que codifican esas enzimas, Lewontin y Hubby pudieron asegurar que cada una de estas nueve enzimas estructuralmente diferentes estaba codificada por alelos distintos del mismo gen.

Una de las enzimas tenía seis formas estructurales bien diferenciadas (fig. 18-5), es decir, en la población había al menos seis alelos del gen que codifica esta enzima. Al analizar diferentes poblaciones de

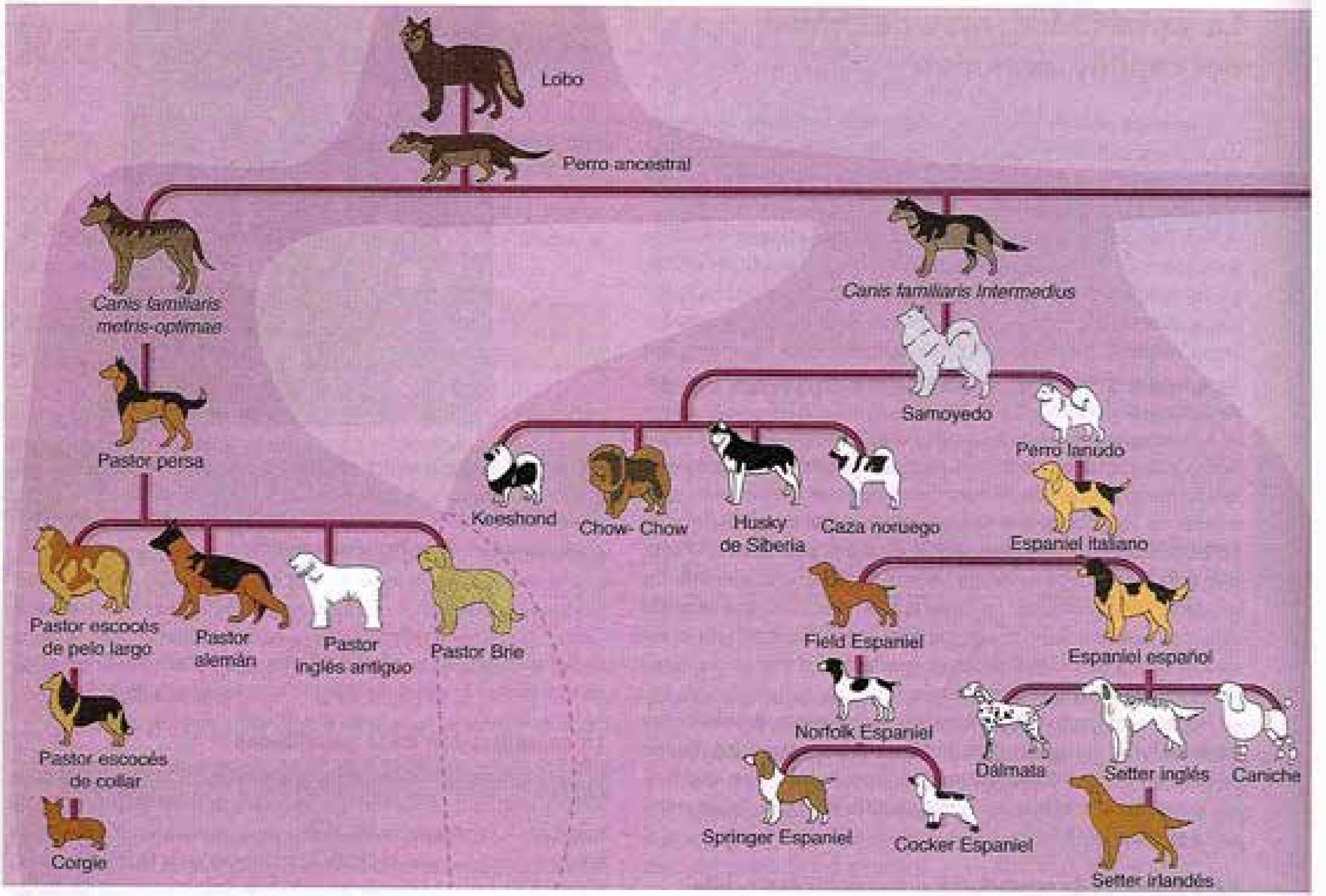
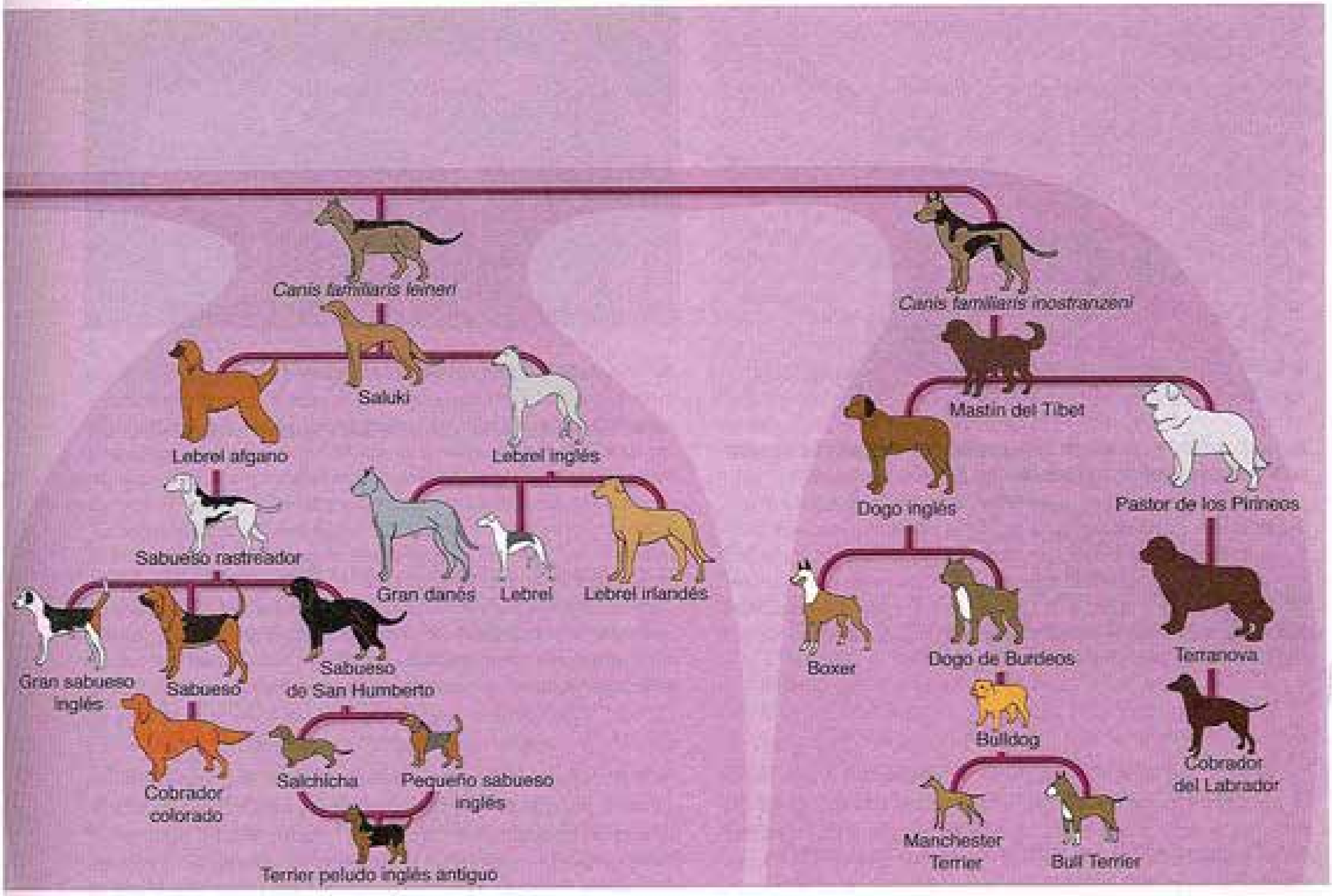


Fig. 18-4. TODAS LAS RAZAS DE PERROS HAN SIDO PRODUCIDAS POR SELECCIÓN ARTIFICIAL. *Esto constituye una demostración del asombroso potencial de la variabilidad que existe en una especie.*

moscas de la fruta, observaron que cada una de ellas presentaba más de un alelo, es decir que el gen que la codificaba era *polimórfico*, en casi la mitad de los genes estudiados y que cada individuo era heterocigótico en alrededor del 12% de sus genes. Estudios similares hechos en seres humanos, en los que se utilizaron tejidos como la sangre o la placenta, indican que por lo menos el 25% de los genes de cualquier población están representados por dos o más alelos y que, en promedio, los individuos son heterocigóticos para, por lo menos, el 7% de sus genes. Sin embargo, esta metodología tiene sus limitaciones ya que sólo permite revelar una fracción de la variabilidad que existe en la secuencia del DNA. Ello se debe a que esta técnica se basa en las propiedades eléctricas de las proteínas que están compuestas por 20 aminoácidos, la mayoría de los cuales tienen carga eléctrica neutra. Sólo hay dos aminoácidos que se comportan como ácidos (ácido glutámico y ácido aspártico) y tres como básicos (arginina, histidina y lisina), de modo que muchas sustituciones de aminoácidos, que no cambian la carga neta de la proteína (la mayoría), no son detectables por electroforesis. Además, como consecuencia de las características del código genético, no todos los cambios que ocurren en la secuencia de nucleótidos de un gen se traducen en cambios en la secuencia de aminoácidos de la proteína que codifica.

En la década de 1980, los genetistas evolutivos lograron alcanzar el nivel de análisis que habían esperado con ansiedad: el estudio de la variabilidad en el DNA. Estos estudios fueron factibles gracias al desarrollo de técnicas como la reacción en cadena de la polimerasa –o PCR– (véase cap. 9, fig. 9-15), que permite obtener grandes cantidades de una secuencia específica de DNA a partir de unas pocas moléculas iniciales. La posterior secuenciación del DNA amplificado ha permitido revelar muchísima variabilidad genética que aún permanecía oculta, tanto la que no puede detectarse debido a limitaciones de la electroforesis, como sustituciones de nucleótidos que no se traducen en cambios en las secuencias de aminoácidos (mutaciones sinónimas), así como mutaciones que ocurren en regiones de DNA no codificante (véase cap. 10, Una redefinición de las mutaciones).

Más recientemente, la posibilidad de contar con secuencias de genomas completos ha permitido dimensionar en toda su magnitud la di-



versidad genética que albergan las poblaciones. Por ejemplo, dos seres humanos pueden diferir entre sí en varios millones de los 3×10^9 nucleótidos que componen su genoma.

La variabilidad y la aptitud

Como era de esperar, los hallazgos de Hubby y Lewontin, y de otros investigadores que les sucedieron, plantearon una miríada de nuevas preguntas. Muchos genetistas habían pensado, previamente, que los individuos de una población eran bastante uniformes genéticamente debido a una larga historia de selección de genes "óptimos". Sin embargo, como revelaron los estudios de electroforesis, las poblaciones naturales distan mucho de ser uniformes. Ante estas evidencias, surgieron escuelas que propusieron explicaciones alternativas para los elevados niveles de polimorfismo.

- La escuela *seleccionista* sostiene que toda variación con base genética afecta directa o indirectamente la aptitud. Para esta escuela, incluso pequeñas variaciones, como las que existen en la secuencia de aminoácidos de las enzimas, se mantienen en las poblaciones debido a presiones de la selección natural que, en ciertas condiciones, pueden favorecer a algunos genotipos mientras que en otras favorecen a otros, o a la mayor aptitud de los heterocigotas por sobre los homocigotas.
- Los *neutralistas*, encabezados por el genetista japonés Motoo Kimura (1924-1994), propusieron que las variaciones observadas en las proteínas son, en general, neutras, es decir que no influyen sobre la aptitud del organismo o que las diferencias de aptitud que confieren son tan pequeñas que su preservación o pérdida no está determinada por la selección natural. Esta teoría se sustenta en evidencias que aportan los modelos de relojes moleculares (véase cap. 23, Secuenciación de macromoléculas y reloj molecular). Para los neutralistas, tanto la variación intrapoblacional como la divergencia entre poblaciones es el resultado de dos procesos antagónicos: el origen de nuevas variantes neutras por mutación y su pérdida debido a la deriva genética. Ambos procesos se analizarán con más detalle en el próximo capítulo.

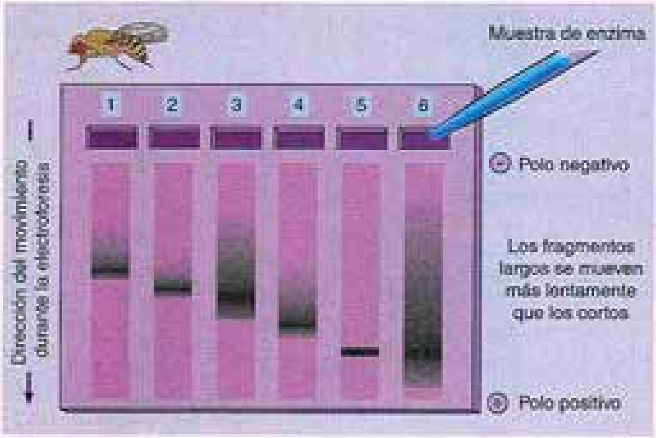


Fig. 18-5. HUBBY Y LEWONTIN ANALIZARON LAS ENZIMAS DE DROSOPHILA POR MEDIO DE LA ELECTROFORESIS. *En esta técnica, la muestra se homogeiniza y se coloca en un extremo de una lámina de un gel al que se le aplica un campo eléctrico débil. La velocidad con que se mueven las moléculas en este campo eléctrico está determinada por su tamaño y por su carga eléctrica. De esta manera, es posible separar las proteínas que tienen diferencias estructurales, aunque éstas sean muy leves. Este esquema muestra el aspecto de una electroforesis de seis formas diferentes de una enzima (alozimas). El material de cada columna fue obtenido de moscas homocigóticas para uno de los seis alelos diferentes que codifican la enzima.*

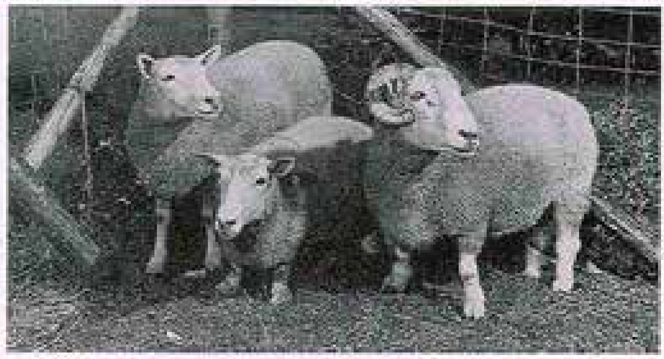


Fig. 18-6. ALGUNOS EFECTOS DE LAS MUTACIONES. *Un ejemplo de los efectos, a veces contundentes, de la mutación. El carnero del centro es un Ancon, una variedad de ovejas con patas inusualmente cortas, una característica que se transmite en forma recesiva. El primer Ancon que se registró había nacido a fines del siglo XIX en el rebaño de un granjero de Nueva Inglaterra. Por endocría, fue posible producir una raza de animales con patas tan cortas que les resultaba imposible saltar sobre los bajos muros de piedra que tradicionalmente rodeaban los corrales para ovejas en Nueva Inglaterra. En Europa septentrional se produjo una raza semejante después de aparecer allí la misma mutación de manera independiente. En las primeras décadas del siglo XX se propuso que la evolución ocurre por saltos repentinos y grandes como éste, un concepto a veces mencionado como teoría del "monstruo esperanzado". Una razón por la cual este concepto se ha abandonado es que casi todas las mutaciones que producen cambios drásticos en el genotipo son perjudiciales, como lo sería ésta si se produjera en una población natural.*

El conflicto entre neutralistas y seleccionistas ocupó la atención de los genetistas evolutivos a lo largo de más de tres décadas. En los últimos años, la vasta información que se ha ido almacenando en los bancos de secuencias de DNA ha provisto la materia prima para la contrastación de ambas hipótesis. Notablemente, desde principios de los años 1990, las predicciones del neutralismo comenzaron a considerarse como la hipótesis nula de la evolución molecular. Es decir que para inferir el cambio adaptativo en el DNA es necesario demostrar estadísticamente que el cambio no ha ocurrido como consecuencia de la evolución al azar de variantes neutras.

Origen y preservación de la variabilidad genética

Cambios en el genotipo: las mutaciones

Como vimos en el capítulo 10, las mutaciones que ocurren en los gametos –o en las células que originan gametos– se transmiten a la descendencia. Las mutaciones que ocurren en las células somáticas sólo se transmiten a las células hijas que se originan por mitosis.

Desde el punto de vista de la genética de poblaciones, las mutaciones son cambios que tienen lugar en el genotipo y por definición son heredables (fig. 18-6). Como vimos, las mutaciones pueden ser básicamente de dos tipos: si implican la deleción, transposición, inversión o duplicación de una porción de una molécula de DNA y afectan el número o la morfología de los cromosomas, se trata de mutaciones cromosómicas. Si las mutaciones ocurren puntualmente en un gen a partir de la sustitución de uno o más nucleótidos se denominan mutaciones génicas.

Las mutaciones génicas pueden ocurrir tanto en genes estructurales, como por ejemplo uno de los dos genes que codifican las subunidades que componen una molécula de hemoglobina, así como en regiones genómicas que regulan la expresión de otros genes. Por lo tanto, el efecto fenotípico de una mutación dependerá de la jerarquía de los genes afectados. Por ejemplo, mutaciones que cambian la secuencia de genes que actúan temprano en el desarrollo y que regulan la expresión de otros genes pueden tener un efecto fenotípico enorme y llegar en algunos casos a ser letales. Cuando se trata de regiones codificantes, el efecto de las mutaciones puede ser desde mínimo, cuando la mutación determina un cambio sinónimo, hasta drástico si provoca el reemplazo de un aminoácido por otro con propiedades muy diferentes en el sitio activo de la enzima que codifica.

La mayoría de las mutaciones ocurren "espontáneamente". Esta expresión significa simplemente que en cada caso particular no conocemos los procesos químicos y físicos que las provocan. Pero sí sabemos que muchos agentes incrementan la tasa de mutación, entre los cuales se encuentran los rayos X, la radiación ultravioleta y una diversidad de mutágenos químicos. Además, en general, las mutaciones ocurren "al azar", es decir en forma fortuita y pueden afectar cualquier par de bases del DNA. Asimismo, los acontecimientos que las generan son independientes de sus efectos. Por lo tanto, aunque la tasa de mutaciones puede ser influida por factores ambientales, las consecuencias de las mutaciones son independientes de los requerimientos del ambiente y, por lo tanto, de su potencialidad de ser beneficiosas o perjudiciales para el organismo y su progenie.

Las mutaciones constituyen la materia prima del cambio evolutivo, dado que proporcionan las variaciones sobre las que operan otras fuerzas evolutivas.

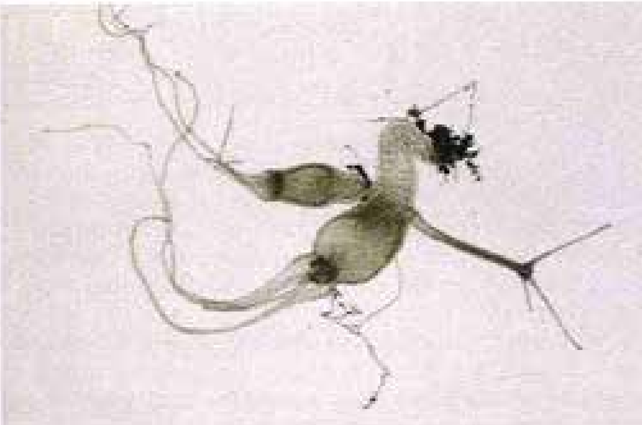


Fig. 18-7. REPRODUCCIÓN ASEXUAL. *Las hidras se reproducen asexualmente por el proceso de gemación.*

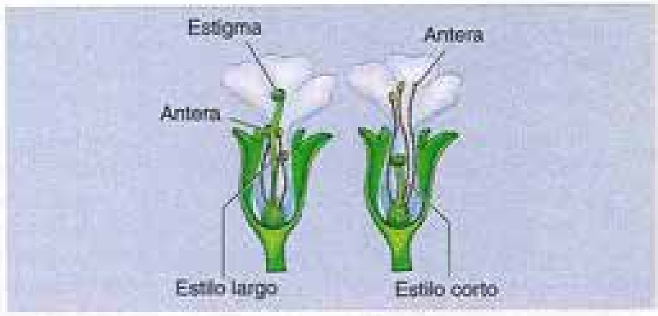


Fig. 18-8. DISTINTA LONGITUD DE LOS ESTILOS. *Dos tipos de flores de la misma especie presentan distinta longitud de estilos –o heterostilia–. Nótese que las anteras con polen de la flor con estilo largo y el estigma de la flor con estilo corto se encuentran a la misma altura, en medio del tubo floral. Al mismo tiempo, el estigma de la flor con estilo largo coincide con las anteras de la flor de estilo corto. Un insecto que visitara estas flores en busca de néctar, recogería polen en áreas diferentes de su cuerpo, de modo tal que el polen de la flor con estilo corto probablemente será depositado sobre los estigmas de la flor con estilo largo, y viceversa.*

La capacidad de analizar el DNA de los organismos eucariontes ha brindado muchas sorpresas. Por ejemplo, se sabe que una porción importante de los genomas de los organismos eucariontes están constituidos por segmentos de DNA –llamados transposones– que tienen la capacidad de producir duplicados de sí mismos y dispersarse a otros sitios del genoma e incluso a los genomas de otras especies (véase cap. 13). A veces, estos eventos de transposición pueden ocasionar la relocalización de genes, los cuales pueden de esta manera quedar duplicados. Si bien éste no es el único camino por el cual se puede producir la duplicación de genes, la importancia evolutiva de la duplicación de genes puede ser enorme: los genes duplicados se encuentran libres para transitar su propio camino evolutivo, ya que sus funciones originales son desempeñadas por los genes de los que fueron copiados. Libres de restricciones selectivas, los genes duplicados pueden acumular mutaciones. Los biólogos evolutivos proponen que los genes que actualmente componen los genomas tuvieron sus comienzos en unos pocos protogenes que se duplicaron y modificaron por la acumulación de mutaciones desde el origen de los primeros organismos autorreplicantes hace unos 4.000 millones de años. Más aún, existen evidencias claras de que este proceso de duplicación y subsiguiente mutación continúa en el presente y es una explicación plausible para el origen y la diversificación de las diversas familias génicas que componen los genomas eucariontes. Es indudable que estos procesos desempeñaron un papel muy importante en la evolución; pero como veremos en los capítulos siguientes, muy raras veces determinan la dirección del cambio evolutivo.

Combinaciones nuevas: la reproducción sexual

Sin duda, el mecanismo más importante que promueve la variabilidad en la progenie de los organismos eucariontes es la recombinación, que tiene lugar durante la reproducción sexual (ensayo 18-1, *Por qué sexo*). Ésta produce nuevas combinaciones genéticas como resultado de tres mecanismos:

1. *La distribución independiente de los cromosomas durante la meiosis, según se mostró en el capítulo 7.*
2. *El entrecruzamiento o crossing over, que conduce a la recombinación de los cromosomas paterno y materno durante la meiosis.*
3. *La combinación al azar de los genomas parentales en la fecundación.*

En cada generación, los alelos se distribuyen en combinaciones nuevas. En contraste, en organismos que se reproducen sólo asexualmente a través de la mitosis y la citocinesis, a menos que haya ocurrido una mutación durante el proceso de duplicación, el organismo nuevo será exactamente igual a su único progenitor (fig. 18-7). Con el tiempo se formarán muchos clones, cada uno de los cuales podrá llevar unas pocas mutaciones pero, salvo que las mismas mutaciones ocurran en los mismos clones, un evento que tiene muy baja probabilidad de ocurrir, las combinaciones potencialmente favorables nunca se acumularán en un mismo genotipo.

Los organismos que se reproducen sexualmente se multiplican con más lentitud que los que tienen reproducción asexual. Pero esta desventaja se compensa por un único proceso favorable, al menos en términos evolutivos: la promoción de la variabilidad por medio de la producción de nuevas combinaciones genotípicas en la progenie.

Mecanismos que promueven la exogamia

La **exogamia** es el patrón de apareamiento por el cual los individuos que se aparean tienen una muy baja probabilidad de estar emparentados. Si se aparean dos homocigotas iguales, la descendencia será homogénea, pero si se aparean heterocigotas sólo la mitad de la descendencia será heterocigota. Los patrones de apareamiento endogámicos conllevan una disminución de la heterocigosis. Una de las consecuencias de la homogeneidad genética es que la recombinación no resultará efectiva, ya que este proceso solamente podrá dar lugar a nuevas variantes genotípicas en la medida en que el entrecruzamiento ocurra entre cromosomas que presenten diferencias génicas. En las poblaciones que se reproducen sexualmente existen diversos mecanismos que contribuyen a favorecer la exogamia al impedir la autofecundación. Por ejemplo, en algunas plantas, como la palmera datilera, los sexos se encuentran en individuos separados, de manera que ciertos ejemplares desarrollan flores masculinas y otros, flores femeninas. En otras plantas, como las gramíneas y los lirios, en cada individuo el polen madura cuando el estigma de la propia flor aún no está receptivo. Ciertas características anatómicas, como la heterostilia (distinta longitud de los estilos de la flor), también limitan la autopolinización (fig. 18-8). En algunas plantas, la autofecundación está impe-

ENSAYO 18-1

¿Por qué sexo?

El sexo es una forma muy complicada y costosa de reproducirse. Una población que se reproduce sexualmente pierde la mitad de su potencial reproductivo al producir machos y, por tanto, puede incrementar su número de individuos sólo a la mitad del ritmo de una población que se reproduce asexualmente. La misma penalidad genética la pagan las hembras individuales: una hembra que se reproduce sexualmente propagará sus genes sólo a la mitad del ritmo con que lo hace una hembra cuya reproducción es asexual (especies partenogenéticas). Además, la reproducción sexual con frecuencia implica un gasto considerable de tiempo y de esfuerzo y puede exponer a un organismo a los depredadores mientras busca una pareja, corteja o copula.

Si la reproducción sexual es tan ineficaz y tan riesgosa, ¿por qué no fue eliminada por la selección natural? La respuesta seguramente se encuentra en la variación genética promovida por la reproducción sexual, pero no es fácil ver cómo la producción de progenie genéticamente variable podría compensar de manera efectiva la producción de sólo la mitad de aquélla. Se han propuesto varias hipótesis que intentan explicar el éxito y la persistencia de la reproducción sexual.

De acuerdo con la hipótesis conocida como "principal padrino de boda", el ambiente es muy cambiante. Como resultado de ello, es probable que los hijos crezcan en condiciones bastante diferentes de las experimentadas por sus padres. La progenie que es genéticamente idéntica a los padres estará mal adaptada para enfrentar las condiciones que han cambiado. La reproducción sexual es un proceso que contribuye a crear una gran variedad de nuevos genotipos, unos pocos de los cuales se encontrarán bien adaptados a las impredecibles condiciones que experimentará la generación siguiente.

La hipótesis del "banco enmarañado" señala que el ambiente es muy diverso. Ofrece una gran variedad de oportunidades diferentes, pero cada oportunidad es limitada, o sea, puede ser explotada con éxito por sólo un número limitado de individuos de un genotipo particular. Producir mucha progenie uniforme resulta fútil, porque aunque sus miembros sean muy similares, todos intentarán explotar la misma oportunidad. Si usted tiene diez hijos y todos ellos prefieren permanecer en el mismo pueblo pequeño cuando son adultos, entonces usted es probable que no deseará que todos sean médicos. La reproducción sexual contribuye a evitar la competencia entre parientes cercanos, favoreciendo su adecuación a una variedad de diferentes modos de vida.

Aunque se cita con frecuencia, según el ecólogo inglés Graham Bell, la hipótesis del "principal padrino de boda" no parece ser muy acertada. Si fuera correcta esperaríamos encontrar reproducción sexual en condiciones ambientales nuevas, perturbadas y en continuo cambio, mientras que la reproducción asexual prevalecería en ambientes estables, establecidos desde antiguo. Sin embargo, según se sabe en la actualidad, ocurre exactamente lo contrario. Por ejemplo, la reproducción asexual es más común en los ambientes dulceacuícolas cambiantes que en los de regiones árticas, mientras que la reproducción sexual prevalece en las condiciones más estables de los ambientes marinos y tropicales.

Estos patrones ecológicos son consistentes con la hipótesis del "banco enmarañado", aunque no prueban que sea correcta, ya que otras hipótesis también pueden ser consistentes con el patrón que se observa. Por ejemplo, la hipótesis de la "Reina Roja" que recibió su nombre por un personaje de la novela de Lewis Caroll "A Través del Espejo", señala que muchas especies (como los depredadores y las presas, o los parásitos y los hospedadores) coevolucionan. Para que estos pares de especies puedan mantenerse en la carrera evolutiva, el cambio genético debe ser rápido, de manera que las adaptaciones de uno de los actores puedan ser compensadas rápidamente por contraadaptaciones de su contraparte. La continua recombinación de los alelos producida por la reproducción sexual constituye un mecanismo importante que proporciona la plasticidad genética requerida en este tipo de procesos. Si esta hipótesis fuera correcta, entonces la reproducción sexual debería ser común dondequiera que se encuentren juntas muchas especies, como ocurre en el mar y en los trópicos. La correlación entre la existencia de reproducción sexual y la información ecológica nos permite excluir la hipótesis del "principal padrino de boda", pero se necesitan comparaciones diferentes o más detalladas para decidir entre las hipótesis del "banco enmarañado" y "La Reina Roja". La evolución y la función de la reproducción sexual siguen contándose entre los problemas más estimulantes y enigmáticos de la biología.



La metáfora de la reina roja. "Debes correr más rápido si quieres permanecer en el mismo sitio".

dida por la presencia de sistemas de alelos múltiples de genes vinculados con la autoesterilidad, de manera que una planta portadora de cierto alelo de autoesterilidad no podrá polinizar a otra que lleve el mismo alelo.

Incluso entre animales como las lombrices de tierra, las babosas y muchos caracoles que son **hermafroditas** –en los que un mismo individuo produce tanto óvulos como espermatozoides–, un individuo rara vez fecunda a sus propios óvulos (fig. 18-9).

Por otra parte, entre los mamíferos, ciertas estrategias de comportamiento también promueven la exogamia. Con frecuencia, por ejemplo, los machos jóvenes abandonan el grupo familiar cuando alcanzan la edad reproductiva; esto ocurre entre los leones, los gorilas y los babuinos, por sólo mencionar unos pocos ejemplos. Entre los licaones (perros cazadores) de las llanuras del África, son las hembras jóvenes las que se apartan cuando alcanzan la edad reproductiva.

Una doble dotación cromosómica

Otro factor que contribuye a preservar la variabilidad en los eucariontes es la diploidía. En un organismo haploide, las variaciones genéticas se expresan de inmediato en el fenotipo y quedan a merced de la

Cuadro 18-3. *Protección de los alelos recesivos por diploidía*

Frecuencia del alelo *a* en la población	Frecuencias de los genotipos			Porcentaje del alelo *a* en los heterocigotos (1/2 de la frecuencia de los heterocigotos × 100)/frecuencia del alelo *a*
	AA	Aa	aa	
0,9	0,01	0,18	0,81	10
0,1	0,81	0,18	0,01	90
0,01	0,9801	0,0198	0,0001	99



Fig. 18-9. DOS CARACOLES GIGANTES AFRICANOS (ACHATINA) APAREÁNDOSE. *Al igual que las lombrices de tierra, muchos caracoles y babosas son hermafroditas (cada individuo produce espermatozoides y óvulos). El hermafroditismo es ventajoso para las especies solitarias y de poco desplazamiento, ya que multiplica por dos la probabilidad de encuentro entre sexos. Cuando un individuo adulto de una especie hermafrodita se encuentra con otro individuo, la pareja hallada será siempre del sexo opuesto y también del mismo. Como resultado de la fecundación cruzada o recíproca, cada individuo producirá nueva descendencia.*

Recuadro 18-1

Acerca de la eugenesia

C/S

La idea de la eugenesia nació formalmente en el año 1883. El término *eugenética* fue acuñado por sir Francis Galton (1822-1911), un explorador y antropólogo británico, primo de Darwin. Significa "de buen origen" o "noble por herencia". Extrapolando los planteos del darwinismo del plano biológico al social, Galton proponía "reforzar" la selección natural proporcionando a las "razas o linajes de sangre más convenientes, mejores oportunidades para imponerse rápidamente sobre las menos idóneas". En las primeras décadas del siglo XX, esta concepción se materializó en numerosos programas eugenéticos que promovían la selección de parejas para el matrimonio sobre la base de la inteligencia y el poder político o económico de sus miembros. La mayoría fueron abandonados luego de la Segunda Guerra Mundial a causa de las terribles consecuencias que tuvieron, de las que las más conocidas sin duda fueron los intentos barbáricos de establecer una "raza pura y superior" en la Alemania nazi. Sin embargo, algunos de esos programas persistieron. En 1976 se supo que en Suecia, desde 1935 y durante aproximadamente 40 años, se habían esterilizado cerca de 60.000 personas, la mayoría mujeres, con supuestos problemas psiquiátricos o discapacidades. Con el mismo criterio, en los Estados Unidos se llevaron a cabo numerosos programas similares. En la actualidad, a pesar de que tanto los fundamentos científicos como los aspectos éticos de la eugenesia son enfáticamente cuestionados, las ideas de Galton aún persisten como una sombra en diversos ámbitos de debate.

selección natural. Sin embargo, en un organismo diploide, estas variaciones pueden almacenarse como alelos recesivos en la combinación heterocigota, tal como ocurre con el alelo para flores blancas en las plantas de guisante de Mendel (*véase* cap. 8, Consecuencias de la segregación). El grado de encubrimiento de un alelo recesivo poco frecuente, o raro, se puede estimar usando la ecuación de Hardy-Weinberg. Cuanto menor sea la frecuencia del alelo *a*, menos se expondrá este alelo en el homocigoto *aa*. Debido a ello, cuanto menor sea la frecuencia del homocigoto, el alelo se eliminará más lentamente por selección natural (cuadro 18-3).

En este contexto teórico resulta interesante analizar la idea de la eugenesia (recuadro 18-1, *Acerca de la eugenesia*) es decir, el mejoramiento del reservorio génico humano por reproducción controlada. Considérese, por ejemplo, una enfermedad genética como la fenilcetonuria –PKU– (véase cap. 16, Las enfermedades monogénicas recesivas) que se manifiesta sólo en el homocigoto recesivo. Si la frecuencia del alelo *a* es aproximadamente 0,01, los individuos con el genotipo *aa* constituyen el 0,0001 de la población (un niño por cada 10.000 nacidos). Se estima que llevaría 100 generaciones, unos 2.500 años, el desarrollo de un programa de esterilización de los individuos homocigóticos con esta enfermedad para bajar a la mitad la frecuencia del alelo ($a = 0,005$) y reducir el número de nacimientos con esta enfermedad genética a uno en 40.000. Aunque los homocigotos fueran esterilizados, los heterocigotos, que son indetectables (aunque en la actualidad se cuenta con la tecnología que permite el diagnóstico incluso de algunas enfermedades genéticas debidas a factores recesivos) y tienen una frecuencia mucho más alta ($2pq$), se siguen reproduciendo y produciendo nuevos homocigotos. Por esta razón, el proceso de reducción de la frecuencia de un alelo cuyos efectos sólo se expresan en homocigosis es muy lento. Más allá de la indispensable reflexión ética acerca de las prácticas eugenésicas, estas proyecciones cuantitativas resultarían bastante desalentadoras aun para el más entusiasta de los eugenistas.

En síntesis

Principios básicos de la genética de poblaciones

1. La genética de poblaciones es la síntesis entre la teoría darwiniana y los principios de la genética mendeliana. Los principales conceptos que estructuran los modelos de esta disciplina son los de población, reservorio génico, frecuencias genotípicas, frecuencias génicas y panmixia.
2. La población es una unidad definida por su reservorio génico, que es el conjunto de todos los alelos de todos los genes de sus individuos que la integran. Cada individuo es el depositario temporal de una pequeña muestra del reservorio génico.
3. Las características del reservorio génico pueden describirse a través de parámetros estadísticos que indican la frecuencia de los diferentes alelos y de sus combinaciones genotípicas. Si una población está constituida por un número N de organismos diploides, un número d de organismos homocigóticos dominantes, un número h de heterocigóticos y un número r de homocigóticos recesivos, entonces $d + h + r = N$. Las frecuencias relativas de cada genotipo están representadas por las letras D, H y R, respectivamente.
4. Cada gameto contiene sólo uno de los dos alelos de cada uno de los sistemas genéticos que constituyen el genotipo del individuo que lo produce. En consecuencia, son los alelos y no los genotipos los que tienen continuidad hereditaria.
5. Los N individuos de una población se forman por la unión de dos copias de cada uno de los alelos, de modo que el número total de alelos en dicha población es $2N$. Si cada individuo Aa tiene un solo alelo A y los homocigotas AA tienen dos alelos A, el número total de alelos A en la población es $2d + h$. Si p es la frecuencia relativa de alelos A y q la proporción de alelos a, entonces $p + q = 1$.
6. La panmixia es un patrón reproductivo en el que los individuos se aparean al azar, con exclusión de toda preferencia fenotípica. En general, en una población, esta condición sólo se cumple para algunos genes.

Un estado estacionario: el equilibrio de Hardy-Weinberg

7. En 1908, Godfrey Hardy y Wilhelm Weinberg demostraron que, en ciertas condiciones, las combinaciones que resultan del apareamiento y la reproducción en los organismos diploides no involucran un cambio en la composición general del reservorio génico de una población.
8. Las condiciones del modelo de Hardy-Weinberg son las siguientes:
   - No ocurren mutaciones.
   - No hay inmigración ni emigración.
   - La población es lo suficientemente grande como para que se apliquen las leyes de la probabilidad.
   - El apareamiento entre individuos es al azar.
   - Todos los genotipos presentan el mismo éxito.
9. En una población donde se cumplen todas las condiciones del modelo, las frecuencias de los alelos A y a no cambian de una generación a otra. Tampoco cambian las frecuencias de los genotipos AA, Aa y aa.
10. El equilibrio alcanzado se expresa mediante la ecuación: $p^2 + 2pq + q^2 = 1$, donde p^2 representa la frecuencia de individuos homocigóticos para un alelo, q^2 la frecuencia de los homocigóticos para el otro alelo y $2pq$ la frecuencia de los heterocigóticos. El modelo de Hardy-Weinberg se aplica también en los casos de alelos múltiples, pero la ecuación que representa el equilibrio es más compleja.

El concepto de aptitud

11. Para la genética de poblaciones, la evolución es el cambio intergeneracional de frecuencias alélicas en las poblaciones. La aptitud (*fitness*) representa el éxito diferencial de los genotipos, y se mide por el número relativo de descendientes vivos que deja un individuo, que indica en qué medida sus genes estarán presentes en la siguiente generación.

La variabilidad: materia prima del cambio evolutivo

12. Las variaciones de los componentes bióticos y abióticos del ambiente ejercen presiones sobre el reservorio génico de las poblaciones.
13. En la década de 1960, Richard C. Lewontin y J. L. Hubby estudiaron la variación de enzimas individuales mediante la técnica de electroforesis. Este método subestima la variación, porque muchos cambios en la secuencia de nucleótidos no se traducen en cambios en la secuencia de la proteína o afectan regiones de DNA no codificante.
14. En la década de 1980, mediante la técnica de PCR seguida por la secuenciación del DNA amplificado, se puso de manifiesto gran cantidad de variabilidad que previamente no se había detectado. Estos estudios revelaron que las poblaciones naturales son más variables que lo que inicialmente se había estimado.
15. Dos escuelas intentan explicar los niveles elevados de polimorfismo observados en las poblaciones. La escuela seleccionista afirma que toda variación con base genética afecta directa o indirectamente la aptitud. Los neutralistas, en cambio, sostienen que la mayor parte de las variantes genéticas son neutras o confieren diferencias tan pequeñas en la aptitud que su pérdida o preservación no depende de la selección natural. Para esta escuela, la variación intrapoblacional y la divergencia entre poblaciones son el resultado del surgimiento por mutación de nuevas variantes neutras y su pérdida a causa de la deriva génica.

Origen y preservación de la variabilidad genética

16. Las mutaciones constituyen la materia prima del cambio evolutivo, ya que proporcionan las variaciones sobre las que operan otras fuerzas evolutivas.
17. Se ha propuesto que los genes que hoy componen los genomas se originaron a partir de unos pocos protogenes que se duplicaron y se modificaron por acumulación de mutaciones. Este proceso de duplicación y subsiguiente mutación continuaría operando en el presente y podría explicar el origen y la diversificación de las diversas familias génicas que componen los genomas eucariontes.

En síntesis *(Cont.)*

18. La reproducción sexual, principal mecanismo promotor de la variabilidad, produce nuevas combinaciones genéticas mediante tres mecanismos:
    - La distribución independiente de los cromosomas durante la meiosis.
    - El entrecruzamiento.
    - La combinación al azar de los genomas parentales en la fecundación.
19. La recombinación no es efectiva en presencia de homogeneidad genética, pero las poblaciones poseen mecanismos que favorecen la exogamia. Se trata de patrones de apareamiento que minimizan la probabilidad de que se apareen dos individuos emparentados.
20. La diploidía contribuye a preservar la variabilidad en los eucariontes, a través del almacenamiento de alelos recesivos en los individuos heterocigóticos. Aun tratándose de alelos que confieran desventajas a los homocigóticos, cuanto menor sea su frecuencia, menos expuestos estarán y más lentamente serán eliminados por la selección natural.

Cuestionario

1. En la planta comúnmente conocida como "Don Diego de noche" (especie de *Mirabilis*), el color de la flor es un caso de herencia simple con dominancia incompleta. Los individuos homocigóticos presentan flores rojas y blancas; los heterocigóticos, flores rosadas. En una población de estas plantas, que se encuentra en equilibrio de Hardy-Weinberg, la frecuencia de flores rojas es 0,49, la de flores rosadas 0,42 y la de flores blancas 0,09.
   a. Indique la frecuencia de los alelos *A* y *a*.
   b. Calcule la frecuencia de flores rojas, rosadas y blancas en la generación $n + 1$.
2. Suponga que en un experimento de cruzamiento, 7.000 individuos *AA* y 3.000 individuos *aa* se aparean al azar. En la descendencia de la primera generación:
   a. ¿Cuáles serían las frecuencias de los tres genotipos (*AA*, *Aa* y *aa*)?
   b. ¿Cuáles serían las frecuencias de cada uno de los dos alelos?
   c. ¿Cuáles serían las frecuencias alélicas y genotípicas en la segunda generación, en el supuesto de que se cumplen las condiciones del modelo de Hardy-Weinberg?
3. ¿De qué manera afectarían los siguientes hechos el equilibrio de Hardy-Weinberg y los fenotipos en una población:
   a. Mutación incrementada de *A* hacia *a* (suponiendo que *A* sea dominante).
   b. Mutación incrementada de *a* hacia *A* (suponiendo que *a* sea recesivo).
4. **a.** ¿Qué papel podría desempeñar la inmigración en la promoción de la variabilidad genética?
   b. Compare el impacto potencial de la inmigración sobre el reservorio génico de una pequeña población isleña respecto del impacto de este mismo proceso en una población continental grande.
5. La fenilcetonuria (PKU) es una enfermedad cuya herencia es autosómica recesiva. En una población humana estudiada se encontró una persona con PKU por cada 10.000 individuos analizados. Suponiendo que esta población está en equilibrio de Hardy-Weinberg para este locus:
   a. Indique la frecuencia de los individuos que padecen PKU (homocigóticos *aa*).
   b. Indique la frecuencia del alelo *a* (*q*) que produce esa enfermedad recesiva.
   c. Calcule la frecuencia de los individuos sanos, pero portadores de ese gen.



Los procesos del cambio evolutivo

La selección natural crea un orden donde sólo había casualidad. Hace posible la formación de sistemas que de otra suerte serían altamente improbables. No hay nada que se le pueda comparar en cuanto a la sencillez e ingeniosidad de su funcionamiento: las constelaciones de genes aptas para el ambiente sobreviven más fácilmente y se reproducen con mayor frecuencia que las menos aptas. Y así como la satisfacción estética del artista y del espectador es lo que sirve de guía para la creación artística, así la supremacía de la vida sobre la muerte es el principio rector de la creación biológica.

THEODOSIUS DOBZHANSKY

La dinámica del cambio evolutivo puede explicarse a partir de unos pocos procesos básicos: la selección natural, la mutación, el flujo génico resultante de la migración, la deriva genética y el patrón de apareamiento (fig. 19-1).

Algunos de estos procesos se consideran determinísticos, ya que mediante la estimación del valor de ciertos parámetros es posible generar modelos matemáticos que permitan predecir el comportamiento del proceso a través de las generaciones. Tal es el caso de la mutación o del flujo génico, si se conoce la tasa a la que ocurren. También es el caso de la selección natural, si se logra estimar la aptitud relativa (*fitness*) de los distintos genotipos en un ambiente determinado. En cambio, en otros procesos, como la deriva genética, el azar tiene un papel central, de manera que no es posible predecir los cambios que ocurren en la composición del reservorio génico de las poblaciones.

De acuerdo con la teoría sintética (véase cap. 17, Después de Darwin), la principal fuerza que modela el cambio en las frecuencias alélicas es la selección natural. Sin embargo, los otros procesos mencionados también explican una buena parte de los patrones de variabilidad que se observan en la naturaleza. Si bien estos procesos pueden considerarse individualmente para su estudio en las poblaciones naturales, en mayor o menor medida, operan de manera conjunta.

Procesos que cambian las frecuencias génicas

Un doble papel para las mutaciones

La aparición de mutaciones es de importancia central en la evolución, ya que es la fuente de toda nueva variación y provee así la materia prima del cambio evolutivo, es decir las variaciones sobre las que operan los procesos del cambio evolutivo en las poblacio-

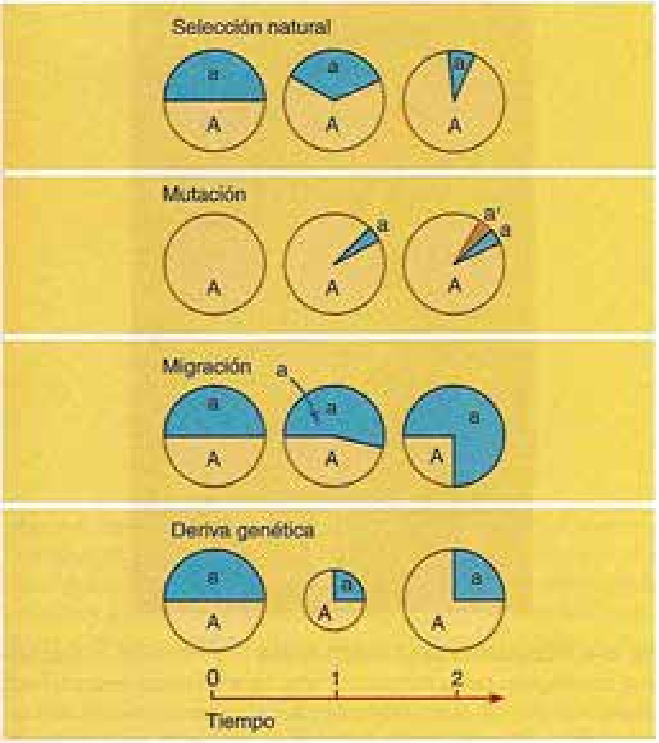


Fig. 19-1. ***PROCESOS QUE EXPLICAN LA DINÁMICA DEL CAMBIO EVOLUTIVO.*** *Cambios en las frecuencias alélicas a través del tiempo que ocurren como consecuencia de diferentes procesos evolutivos. El ejemplo de selección natural representa un caso de selección direccional en el que es favorecido el alelo A. El caso de mutación muestra la aparición de dos nuevos alelos. En el caso de migración se introducen en la población individuos portadores del alelo a. En el caso de deriva genética, en la nueva población, resultante de una reducción drástica del tamaño poblacional, se modifican las frecuencias alélicas en detrimento del alelo a.*



FIG. 19-2. DISPERSIÓN DE GAMETOS. *Apretando su cara contra el centro de una flor del cactus saguaro, un murciélago* Leptonycteris *es capaz de succionar el néctar con su larga y áspera lengua. Los granos de polen que cuelgan de su cara y cuello serán transferidos a la próxima flor que visite. Las flores polinizadas por murciélagos tienen colores "sucios" y olor a humedad (semejante al producido por los murciélagos para atraerse entre sí) y se abren durante la noche. Entre otros polinizadores mamíferos se incluye a unos pocos roedores, marsupiales y primates.*

nes. Sin embargo, la mutación es poco efectiva como factor de cambio de las frecuencias génicas.

Como sabemos, en la naturaleza, las mutaciones ocurren "espontáneamente" y "al azar" respecto de los potenciales requerimientos del ambiente. La tasa de mutación espontánea en general es baja: para las mutaciones detectables en el fenotipo, esta tasa varía de 1 en 1.000 a 1 en 1.000.000 por gameto por generación, según el gen y el organismo estudiado. En efecto, diferentes genes, y hasta diferentes alelos del mismo gen, pueden tener distintas tasas de mutación, tal vez debido a diferencias en la composición de nucleótidos del gen o del alelo en cuestión y a su posición en el cromosoma. Aunque la incidencia de la mutación en cualquier gen –o en cualquier individuo particular– es baja, el número de nuevas mutaciones que se originan por generación en la población, considerada globalmente, es muy alto.

Actualmente se estima que la tasa de mutación por nucleótido es de alrededor de 10^{-9} (una mutación por cada mil millones de pares de bases). Dado que nuestro genoma está compuesto por unos 3.000 millones de pares de bases, un gameto será portador en promedio de tres nuevas mutaciones en la secuencia de nucleótidos. Si esta estimación se extrapola a la población humana mundial (más de 6.500 millones de personas) es posible dimensionar la gran cantidad de nueva variabilidad que se incorpora por mutación en cada nueva generación de la población humana.

Flujo de genes: ingreso o egreso de alelos en una población

El movimiento de individuos entre poblaciones se conoce como migración. A su vez, si los individuos migrantes se reproducen en su nueva población, el efecto neto es el intercambio de genes entre poblaciones, que se denomina flujo génico. Como ocurre en las plantas y en muchos invertebrados acuáticos, el flujo génico puede ser el resultado del movimiento de gametos entre las poblaciones (fig. 19-2). El flujo de genes puede introducir alelos nuevos en una población o puede cambiar la frecuencia de los alelos, con independencia de su valor adaptativo. Si entre dos poblaciones que difieren en sus frecuencias génicas (cualquiera que haya sido el factor que condujo a esas diferencias) se establece un intercambio de genes, este flujo génico tenderá a diluir las diferencias hasta llegar a su homogeneización. Así, el flujo génico puede contrarrestar los efectos de otras fuerzas evolutivas que tienden a diferenciar la composición de los reservorios génicos de diferentes poblaciones. Como veremos más adelante, la selección natural puede conducir a cambios en la composición del reservorio génico de una población. Si, además, debido a diferencias en las condiciones locales particulares, la aptitud de los genotipos varía entre diferentes poblaciones de una misma especie, la selección natural puede llevar a la diferenciación de esas poblaciones y conducir a la fijación de variantes alternativas. Como veremos en el capítulo 20, la interrupción de flujo génico por alguna barrera geográfica es un hecho muy importante en el proceso de formación de especies nuevas.

La deriva genética

Como vimos en el capítulo 18, el modelo de equilibrio de Hardy-Weinberg es válido sólo si la población tiene un tamaño suficientemente grande como para que se apliquen las leyes de la probabilidad, o leyes del azar. Estas leyes se aplican por igual al revoleo de monedas, al juego de dados o al de ruleta. En monedas lanzadas al aire, aunque es posible que aparezcan caras seis veces seguidas, en promedio, apare-

Figura interactiva

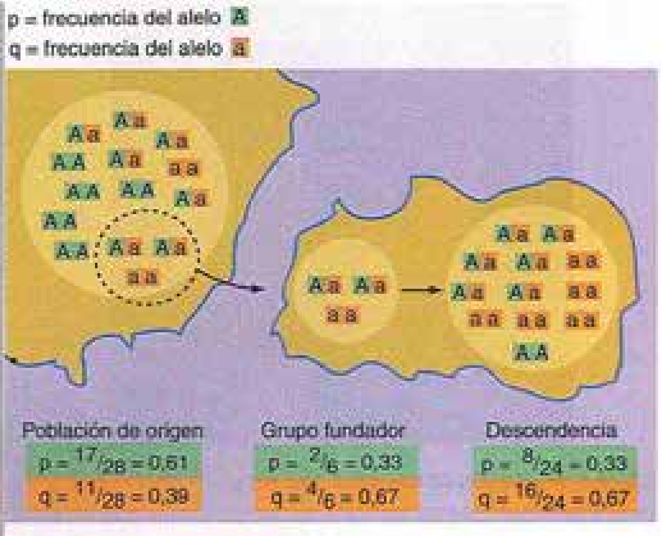


Fig. 19-3. EFECTO FUNDADOR. *Cuando se funda una nueva población a partir de una pequeña muestra de una población original (por ejemplo, en la colonización por unos pocos individuos de una población continental de una isla no habitada anteriormente), las frecuencias alélicas en el grupo fundador pueden ser diferentes de las de la población de la cual proceden. Como consecuencia, el reservorio génico de la nueva población tendrá una composición distinta del reservorio de la población de origen. Este fenómeno se conoce como efecto fundador.*

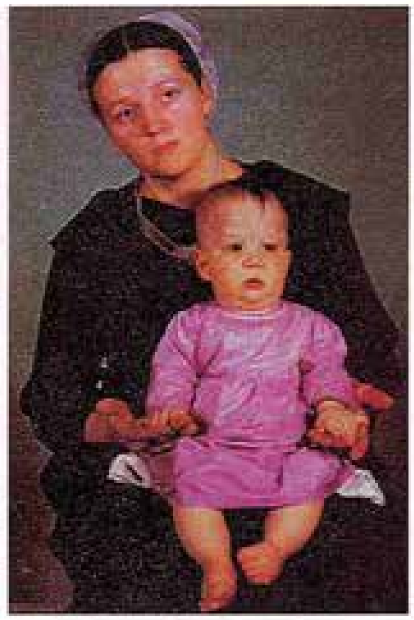


Fig. 19-4. INTEGRANTES DE LA ORDEN AMISH. *En la orden Amish, un grupo fundado por unas pocas parejas hace unos 200 años, hay una frecuencia desusadamente elevada de un alelo raro. En su estado homocigótico, el alelo da por resultado dedos supernumerarios y enanismo. Esta niña Amish tiene seis dedos en las manos y padece de enanismo.*

cerá un 50% de caras y un 50% de cecas. Cuantas más veces se arroje la moneda, se espera que las frecuencias de cara y ceca se aproximen más a 0,50 y 0,50, respectivamente.

Considérese un alelo como el alelo *a*, que tenga una frecuencia del 1%. En una población de un millón de individuos diploides habrá 20.000 alelos *a* en el reservorio génico (recuerde que cada individuo diploide lleva dos alelos de cada uno de los genes; en el reservorio génico de esta población habrá dos millones de alelos de este gen particular, de los cuales el 1%, o sea 20.000, son alelos *a*). Pero en una población similar de sólo 50 individuos, en la que el alelo *a* se presente también con una frecuencia del 1%, existiría apenas una copia, cuyo portador sería un único individuo. Si este individuo no pudiera aparearse o muriera antes de dejar descendientes, el alelo *a* se perdería por completo, o aun si lograra aparearse existe sólo una probabilidad del 50% de que el alelo *a* se encuentre en el gameto exitoso. En un escenario diferente para la misma población, si de los 49 individuos que carecen del alelo *a*, 10 no lograran reproducirse, simplemente por azar, la frecuencia del alelo *a* habría aumentado de manera significativa de 1 en 100 a 1 en 80. Este cambio aleatorio en la composición del reservorio génico que ocurre como consecuencia del tamaño reducido de las poblaciones, se denomina **deriva genética**.

Los genetistas de poblaciones y otros biólogos evolutivos en general acuerdan en que la deriva genética desempeña un papel significativo en la evolución de las poblaciones. Sin embargo, para analizar la importancia relativa de la deriva comparada con la de la selección natural, debe considerarse que los efectos relativos de estos dos procesos dependen de características de las especies, como su ciclo de vida, su sistema de apareamiento, y de la estructura y el tamaño de las poblaciones. En este sentido, es importante señalar que ambos procesos actúan en forma simultánea y que la evolución de las frecuencias alélicas de un gen determinado depende de un fino equilibrio entre el tamaño de la población y la intensidad de la selección. Por ejemplo, en poblaciones de gran tamaño, donde el apareamiento de los organismos es aleatorio, es probable que la incidencia de la deriva genética sea menor que la de la selección natural. Por el contrario, en poblaciones pequeñas o fragmentadas, el efecto de la deriva genética será mucho más intenso.

Aunque la deriva cobre vigencia especialmente en poblaciones de tamaño reducido, su importancia se ha demostrado con claridad en al menos dos situaciones: el "efecto fundador" y el "cuello de botella".

El efecto fundador

Cuando de una población grande se escinde otra más pequeña, las frecuencias alélicas en el nuevo grupo de individuos pueden no ser representativas del reservorio génico de la población original. Algunos alelos raros pueden estar representados en exceso o perderse por completo en la población nueva. En consecuencia, cuando la población pequeña aumente de tamaño, tendrá un reservorio génico diferente al del grupo que la originó. Este caso de deriva genética se conoce como **efecto fundador** (fig. 19-3).

En las poblaciones humanas existen muchos ejemplos del efecto fundador. Uno de ellos es el caso de los miembros de la Antigua Orden de los Amish de Lancaster, Pennsylvania, un grupo que emigró desde Alemania a Suiza y de allí a los Estados Unidos en el siglo XVIII. Los Amish presentan una altísima frecuencia de un alelo recesivo que, en el estado homocigótico, causa una combinación de enanismo y polidactilia (dedos supernumerarios), conocida como síndrome de Ellis-van Creveld (fig. 19-4). Desde que este grupo se estableció en Pennsylvania a principios de 1770, se registraron decenas de casos de

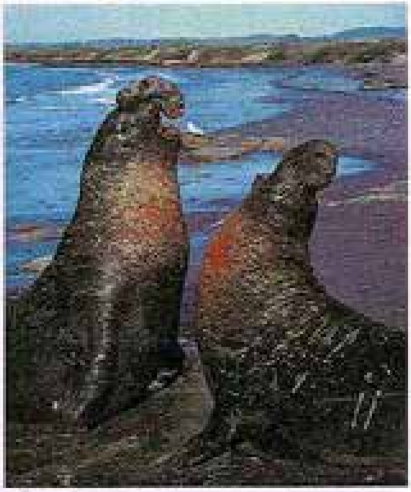


Fig. 19-5. ELEFANTE MARINO SEPTENTRIONAL. *Estos dos machos de elefante marino pelean por la supremacía de un harén, que puede estar formado por hasta 50 hembras. Sólo unos pocos machos se aparean cada año, de modo que cada macho reproductor es padre de muchos descendientes. Este sistema social es un factor adicional que contribuye al alto grado de homocigosis encontrado en la población de elefantes marinos.*



Fig. 19-6. GANSOS DE LAS NIEVES. *Los gansos de las nieves blancos y azules se consideraban especies diferentes. Sin embargo, recientemente se ha comprobado que se trata de una misma especie con individuos de dos colores diferentes de plumaje. El alelo que determina el color blanco es recesivo, de modo que los heterocigotos y los homocigotos para el alelo azul tienen el mismo fenotipo, color azul oscuro. Los animales de esta especie se aparean preferentemente con ejemplares de su mismo color. Como resultado del apareamiento preferencial, hay más homocigotos que en el caso de un apareamiento aleatorio.*

esta deformidad congénita rara, casi tantos como en todo el resto de la población mundial. Se calcula que alrededor del 13% de los miembros de este grupo son portadores de este alelo recesivo raro. La colonia completa, que se ha mantenido virtualmente aislada del resto del mundo, fue fundada por unos pocos individuos entre los cuales, por azar, probablemente uno o unos pocos eran portadores del alelo. Los altos niveles de consanguinidad que se producen en una comunidad cerrada, constituida por unos pocos miles de individuos, explican que este alelo recesivo se reúna con alta frecuencia en individuos homocigóticos que presentan los síntomas característicos de esta enfermedad genética.

Los cuellos de botella

Cuando el tamaño de una población se reduce drásticamente por un acontecimiento que tiene poca o ninguna relación con las presiones habituales de la selección natural, se produce otro caso de deriva genética, llamado **cuello de botella**. Un hecho ocurrido entre 1820 y 1880 proporciona un buen ejemplo. En esos años, el elefante marino septentrional fue objeto de una caza tan intensa en las costas de California y Baja California que casi se extinguió. Quedaron aproximadamente 20 a 100 individuos. Desde 1884, año en que la población se declaró protegida, el número de individuos descendientes del pequeño grupo de sobrevivientes se incrementó hasta más de 175.000. Los estudios de muestras de sangre extraída de 124 cachorros mostraron que todos eran homocigóticos para 21 loci génicos, lo cual indica (por comparación con otros grupos de mamíferos) una pérdida masiva de variabilidad genética. Un cuello de botella en una población puede no sólo eliminar por completo algunos alelos (en particular los que se encontraban en baja frecuencia), sino que también puede llevar a incrementos en las frecuencias de alelos relacionados con enfermedades genéticas que, así, pueden pasar a estar representados en una proporción mayor en el reservorio génico (fig. 19-5). Por ejemplo, la alta incidencia de la enfermedad de Tay-Sachs entre los judíos asquenazíes (véase cap. 16, Las enfermedades monogénicas recesivas) se atribuye a un cuello de botella que experimentó esta población en la Edad Media.

Elecciones no aleatorias: el apareamiento preferencial

El equilibrio de Hardy-Weinberg parte de la premisa de que el apareamiento en la población es al azar, o sea, panmíctico. Si, en cambio, los individuos de una población se aparean en forma no aleatoria o preferencial, aunque las frecuencias génicas no cambian a lo largo de las generaciones, las genotípicas se apartarán de las frecuencias predichas (es decir, van a ser diferentes de p^2, $2pq$ y q^2). Una forma de apareamiento preferencial particularmente importante en las plantas es la autopolinización. En los animales, el **apareamiento preferencial** se expresa, a menudo, a través del comportamiento. Por ejemplo, en las poblaciones de gansos de las nieves coexisten ejemplares blancos y azules (fig. 19-6). Esta variabilidad en el color del plumaje constituye un caso de polimorfismo (véase cap. 18, La variabilidad y la aptitud), ya que se trata de una característica heredable. Durante la época reproductiva, los gansos tienden a aparearse de preferencia con parejas de su mismo color. Si sólo dos alelos intervienen en la determinación del color, uno que codifica el color azul y otro el blanco, en el transcurso de las generaciones disminuirán los heterocigotos e incrementarán los dos homocigotos. Así, el apareamiento preferencial puede provocar cambios en las frecuencias genotípicas sin producir cambios en la frecuencia de los alelos en cuestión. Sin embargo, si todas las gansas de las nieves, blancas o azules, prefiriesen aparearse sólo con machos azules, algunos de los machos azules se aparearan con más de una hembra y algunos de los machos blancos nunca llegaran a aparearse, ocurrirían cambios tanto en las frecuencias de los genotipos como en las de los alelos. Pero en este caso no sólo se manifiestan las consecuencias del apareamiento preferencial, sino también las de la selección sexual: las hembras eligen el macho según su fenotipo y así ejercen una presión de selección sobre ciertos caracteres del macho. Analizaremos el caso de la selección sexual con mayor detalle más adelante en este capítulo.

La selección natural

Como vimos, la teoría sintética sostiene que la selección natural es la principal fuerza impulsora de la evolución. En términos de la genética de poblaciones, la selección natural se define como la *reproducción diferencial* de individuos portadores de los distintos genotipos de una población. El éxito reproductivo diferencial, que es el resultado de las interacciones entre los organismos y su ambiente –tanto biótico como abiótico– modela la variabilidad genética, ya sea produciendo cambios o manteniendo las frecuencias del conjunto de los alelos que componen el reservorio génico de una población.

La selección natural y el mantenimiento de la variabilidad

En el curso de las controversias que llevaron a la formulación de la teoría sintética, algunos biólogos argumentaban que la selección natural operaría sólo eliminando al "menos apto", lo que daría por resultado una reducción de la variación genética de las poblaciones. Sin embargo, la genética de poblaciones moderna ha demostrado que en general esto no es cierto. Como veremos a continuación, la selección natural puede, con frecuencia, ser un factor crítico en la preservación y la promoción de la variabilidad en una población. Los mecanismos selectivos que conducen al mantenimiento de la variabilidad se conocen en conjunto como **selección equilibradora**. Consideraremos sólo dos de ellos, que ilustran el modo en que diversas presiones selectivas pueden operar en forma simultánea.

Coexistencia de distintas variantes: el polimorfismo equilibrado

El polimorfismo para cierta característica, ya sea morfológica, bioquímica o de comportamiento, es la coexistencia de dos o más variantes heredables, fenotípicamente distintas, dentro de una población.

En algunos casos, conforme transcurre el tiempo, una variante va reemplazando gradualmente a la otra, como en el caso de la polilla moteada del abedul (véase capítulo 17, La polilla moteada del abedul). Esto se denomina *polimorfismo transitorio*. Sin embargo, hay polimorfismos equilibrados, en los que las variantes coexisten a lo largo del tiempo en proporciones notablemente estables, por efecto de la selección natural (ensayo 19-1 *Grupos sanguíneos humanos: un acertijo*).

Diferentes presiones de selección en un ambiente heterogéneo pueden conducir al mantenimiento de un polimorfismo. Uno de los ejemplos mejor estudiados de polimorfismo equilibrado es el de los caracoles terrestres *Cepaea hortensis*. Esta especie presenta una gran variedad de coloraciones en la concha (fig. 19-7a). Estudios realizados en poblaciones inglesas de este caracol revelaron las presiones selectivas que operan sobre ellos.

Los caracoles viven en rocas, pantanos y bosques donde son capturados por pájaros depredadores, entre los que se destacan los zorzales, que los capturan, los llevan hasta zonas rocosas y los golpean hasta abrirlos para comer sus partes blandas (fig. 19-7b). Comparando las proporciones de los diferentes tipos de conchas vacías de caracoles depredados por los zorzales en cada subambiente con las proporciones de las colonias de caracoles cercanas, los investigadores establecieron correlaciones entre los patrones de coloración de las conchas y las características de cada hábitat. Así, observaron que en humedales y turberas –donde el color de fondo es uniforme– los caracoles sin líneas negras se confunden mejor con el hábitat y quedan menos expuestos que los caracoles bandeados. De modo inverso, en las zonas de fondo heterogéneo, como los pantanos o los bosques, es más probable que las víctimas sean los caracoles que carecen de bandas. Los hábitats más verdes tienen la mayor proporción de caracoles de conchas amarillas, mientras que entre los caracoles que viven sobre fondos oscuros, las conchas amarillas son mucho menos frecuentes.

(a) (b)


Fig. 19-7. **CARACOLES DE LA ESPECIE CEPAEA HORTENSIS.** **(a)** *Las conchas de esta especie presentan una gran variedad de colores y patrones de bandas. Entre los colores más frecuentes se encuentran el amarillo y el rosado. Las conchas de cualquier color pueden carecer de bandas o tener hasta cinco bandas de intensidad variable. Los caracoles con bandas, que viven en ambientes ricos, con sombras y claros, son menos visibles que los caracoles sin bandas y, por lo tanto, son menos depredados. Por el contrario, en las áreas donde el suelo es bastante uniforme, los caracoles sin bandas tienen una ventaja de supervivencia con respecto al tipo con bandas.* **(b)** *Un zorzal rompiendo un caracol de concha amarilla sobre una piedra.*

Este caso muestra que el polimorfismo se ha mantenido porque las presiones selectivas que operan sobre las distintas variantes son diferentes en los compartimientos de un ambiente heterogéneo para la especie. De esta manera, las variaciones genéticas que determinan el color y la formación de bandas en *Cepaea hortensis* han podido persistir, para dar lugar a un polimorfismo equilibrado.

Persistencia de polimorfismos debido a la superioridad de los heterocigotos

Los alelos recesivos, aun los que resultan perjudiciales en estado homocigótico, pueden estar protegidos en el estado heterocigótico. A veces, incluso pueden ser favorecidos por la selección. Este fenómeno,

ENSAYO 19-1

Grupos sanguíneos humanos: un acertijo

Los grupos sanguíneos A, B, AB y O constituyen el caso de polimorfismo de las poblaciones humanas más minuciosamente estudiado. Los tres alelos asociados con estos grupos sanguíneos parecen ser parte de nuestra herencia ancestral, pues los mismos tipos sanguíneos se encuentran en otros primates. Se sabe mucho acerca de la química de los diferentes grupos sanguíneos y de las frecuencias alélicas en diferentes poblaciones, pero mucho menos acerca de cómo se mantuvo este polimorfismo.

Algunos biólogos de poblaciones consideran que los grupos sanguíneos probablemente son neutros en cuanto a su valor selectivo. Otros sostienen que el polimorfismo de los grupos sanguíneos humanos es resultado de la selección natural. Por ejemplo, entre los varones caucásicos, la expectativa de vida es mayor para los que tienen el grupo O y menor para los que tienen el grupo B; exactamente lo opuesto ocurre en las mujeres caucásicas con estos tipos sanguíneos. Las personas con sangre del grupo A corren un riesgo relativamente más alto de contraer cáncer de estómago y anemia perniciosa. Las personas con el grupo sanguíneo O tienen un riesgo más alto de úlcera duodenal y es más probable que contraigan gripe asiática. Sin embargo, la mayoría de estas enfermedades no afectan las tasas relativas de reproducción, por lo que no actuarían como fuerzas selectivas, pues en general aparecen en individuos que han pasado la edad reproductiva.

Asimismo, se ha sugerido que existen correlaciones entre los diferentes tipos sanguíneos y la susceptibilidad a enfermedades como la peste bubónica, la lepra, la tuberculosis, la sífilis y la viruela –todas enfermedades que en el pasado pueden haber sido poderosas fuerzas selectivas–. Sin embargo, ello debe interpretarse con prudencia ya que la existencia de correlaciones, que no siempre han resultado confirmadas en nuevos estudios, no implica que exista una relación causal entre ambos aspectos.

Las distribuciones geográficas de los grupos sanguíneos A, B, AB y O son irregulares. Por ejemplo, hay un gran predominio de O en el hemisferio occidental y un incremento en el alelo B desde Europa hacia el Asia central. El alelo B está totalmente ausente entre los indígenas americanos y las poblaciones de aborígenes australianos que no han experimentado mestizaje con europeos. Aunque la mayoría de los indígenas americanos son de tipo O, la tribu de los Pies Negros, de la región de los grandes lagos de América del Norte, tiene la más alta frecuencia del grupo A existente en el mundo (55%). Aun en un área tan pequeña como las Islas Británicas, hay variaciones significativas en las frecuencias alélicas desde el norte hacia el sur y de este a oeste. Si bien estas variaciones podrían reflejar algunas diferencias en las presiones de selección que favorecen a grupos sanguíneos específicos en condiciones particulares, con mayor probabilidad son el resultado de las migraciones de las poblaciones y de la deriva genética, o de una combinación de ambas. Hasta el momento, simplemente no existe una interpretación concluyente acerca de los factores responsables de modelar estos patrones de variabilidad.

en el que los heterocigotos tienen un éxito reproductivo mayor que cualquiera de los homocigotos, se conoce como **superioridad del heterocigoto** y también contribuye a la preservación de la variabilidad genética (recuadro 19-1, *Heterosis o vigor híbrido*).

Uno de los ejemplos mejor estudiados es el de la anemia drepanocítica o falciforme, enfermedad que involucra un solo locus génico. Hasta hace muy poco, los individuos homocigóticos para la anemia falciforme rara vez vivían lo suficiente como para procrear. Por lo tanto, cada vez que dos alelos para anemia falciforme se reunían en un individuo homocigótico, con frecuencia ambos eran eliminados del reservorio génico.

Por un tiempo se pensó que el alelo para la anemia falciforme se mantenía en la población por la afluencia continua de mutaciones nuevas (mutación recurrente). Sin embargo, en algunas tribus africanas, hasta el 45% de la población es heterocigótica para este tipo de anemia, a pesar de la pérdida de los alelos de los individuos homocigóticos que no llegan a reproducirse. Estos datos resultaban desconcertantes, dado que para que estos alelos se pudieran reponer por mutación se requeriría una tasa unas 1.000 veces superior a la de cualquier tasa de mutación humana conocida.

Pronto se descubrió que el alelo para la anemia falciforme se mantiene con una frecuencia alta porque, en ciertas condiciones ambientales, ofrece al heterocigoto una ventaja selectiva. La clave del problema la proporcionaron estudios que mostraron que los individuos heterocigóticos son significativamente menos susceptibles de contraer malaria que los homocigotos normales. En muchas regiones de África, la malaria es una de las causas principales de muerte, de modo que la protección que confiere el estado de portador heterocigoto del alelo mutante para la anemia falciforme es muy significativa. Así, aunque dos alelos para hemoglobina falciforme se eliminarían cada vez que aparecen en el estado homocigótico, la selección a favor del heterocigoto mantiene el alelo en una frecuencia relativamente alta (11%) en el reservorio génico. Este ejemplo pone en evidencia el papel central de la selección natural en la promoción y el mantenimiento de la variabilidad genética.

La selección natural: acción sobre el fenotipo completo

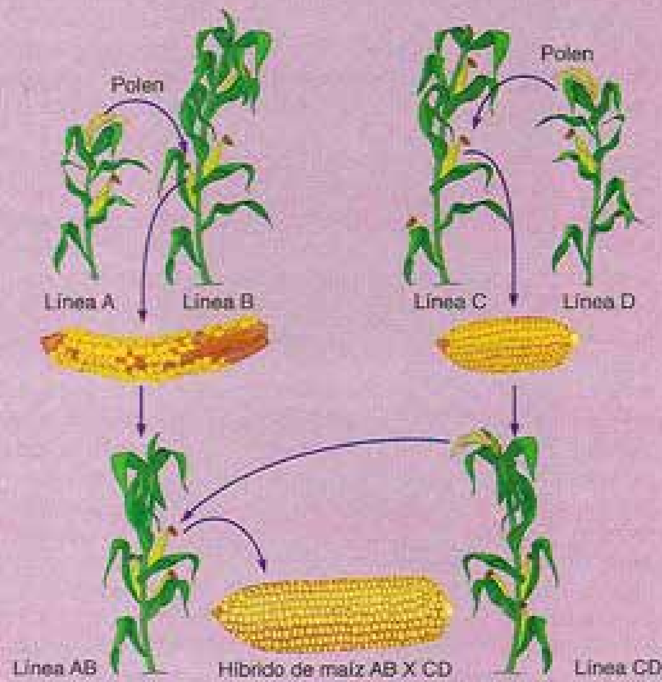
Los estudios con *Cepaea* demuestran que la selección natural actúa sobre todo el fenotipo. En la época de los primeros estudios de la genética de *Drosophila*, cuando se examinaba a las poblaciones de moscas en busca de ejemplares de ojos blancos o alas cortas, el concepto de fenotipo era sinónimo de aspecto físico. Sin embargo, la teoría evolutiva actual considera que el fenotipo incluye características tan dispares como la temperatura óptima de funcionamiento de una enzima o la velocidad de respuesta a un estímulo. En suma, como vimos en el capítulo 8, el fenotipo incluye todos los atributos observables o

Recuadro 19-1

Heterosis o vigor híbrido

Cuando dos diferentes líneas endogámicas de una planta cultivada se cruzan entre sí, con frecuencia se encuentra que la línea resultante tiene mayor aptitud o *fitness* que cualquiera de las dos líneas parentales. El maíz híbrido es un ejemplo sorprendente.

El desarrollo del maíz híbrido provocó una mejora revolucionaria en la cosecha de maíz en los Estados Unidos en la década de 1930, dado el aumento del tamaño y la resistencia de las plantas derivadas del cruzamiento de dos variedades diferentes para producir las semillas para la siembra. Este fenómeno en el que se pone de manifiesto la superioridad del heterocigoto se conoce como *heterosis*. Se cree que la heterosis es uno de los mecanismos genéticos más difundidos mediante los cuales se mantienen los polimorfismos en las poblaciones. La heterosis, también conocida como *vigor híbrido*, aparentemente es el resultado del hecho de que los híbridos, por definición, son heterocigóticos en muchos más loci que la mayoría de las variedades naturales. La superioridad de los híbridos puede deberse tanto a que es menos probable que ellos sean homocigóticos para alelos deletéreos como a las ventajas positivas conferidas por la mayor heterocigosis.



Vigor híbrido. El maíz híbrido se origina cruzando primero las líneas A con B y C con D, y luego cruzando las plantas resultantes de las cruzas simples entre sí, con el fin de producir las semillas de doble cruza que se usan en los cultivos. El aumento de tamaño y la resistencia del híbrido probablemente se deben a su mayor heterocigosis.

mensurables, en sentido amplio (incluido el uso de metodologías diferentes de la simple inspección visual) de un organismo.

Por otra parte, el fenotipo es la expresión de interacciones complejas entre muchos genes, de modo que una característica fenotípica particular puede ser el resultado de varias combinaciones genotípicas diferentes.

Es muy raro que un solo alelo determine un fenotipo exitoso. En las polillas de la especie *Biston betularia*, (véase cap. 17, La polilla moteada del abedul) si bien el color negro de las alas está determinado por un alelo único, hay otras características importantes que favorecen el escape de los depredadores hambrientos. Ellas incluyen el aspecto moteado, la capacidad de elegir un fondo adecuado, de permanecer inmóviles sobre el tronco del árbol y de colocarse correctamente, lo cual intensifica el efecto de semejanza con el ambiente o con otro organismo, conocido como **mimetismo**. Todo esto está determinado por diversos genes (fig. 19-8).

El fenotipo no sólo está determinado por las interacciones de los numerosos alelos que constituyen el genotipo; también es producto de las interacciones del genotipo con el ambiente en el curso de la vida del individuo. Un buen ejemplo lo aportan los pinos Jeffrey (fig. 19-9). Esto también resulta claro en los gemelos humanos idénticos –producidos por un único oocito fecundado y, por lo tanto, genéticamente idénticos– que pueden presentar diferencias notables en el peso corporal, incluso al nacer, debido a diferencias en el ambiente intrauterino.

Diversos tipos de selección natural

Como vimos en los ejemplos considerados hasta este momento, los resultados de la selección natural dependen de la interacción de una variedad de factores. Los procesos de selección pueden clasificarse en cinco grandes categorías sobre la base de varios criterios diferentes. Según cómo afecte la distribución de la variabilidad de una característica dentro de una población, la selección natural puede ser **normalizadora**, **disruptiva** o **direccional** (fig. 19-10). Cuando la selección está regulada por las proporciones relativas de diferentes fenotipos dentro de una población, se dice que es **dependiente de la frecuencia**. Una quinta categoría, la **selección sexual**, se define por lo que se selecciona: características que se relacionan directamente con la posibilidad de obtener una pareja y reproducirse sexualmente.

Selección normalizadora

En este caso, los individuos con mayor aptitud son los que tienen un fenotipo intermedio, es decir que la selección desfavorece a aquellos con características extremas. Es probable que muchas formas mutantes sean suprimidas de este modo, a menudo en estado de cigoto o de embrión. Un ejemplo de selección normalizadora está influido por el número de huevos que pone un ave. El tamaño de la nidada está determinado genéticamente, aunque también está influenciado por factores ecológicos. En un estudio realizado con estorninos, en Suiza,

(a)

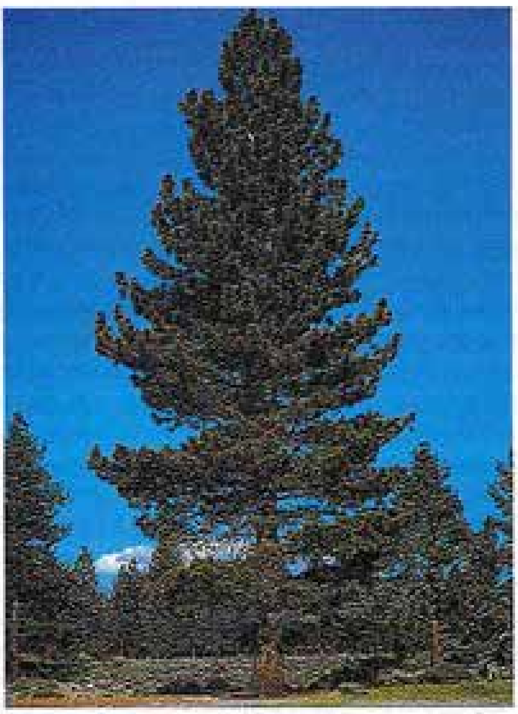


(b)



Fig. 19-8.* LA MARIPOSA PAVÓN AUTOMERIS MEMUSAE.** *La coordinación de ciertas características anatómicas y de comportamiento protegen a la mariposa pavón de los depredadores.* ***(a) *En reposo, la postura de la mariposa intensifica el efecto de camuflaje de sus alas sobre las hojas secas.* ***(b)*** *Cuando se la molesta, la mariposa abre sus alas, mostrando un par de "ojos" que parecen lo suficientemente amenazantes como para espantar a un ave.*

(a)



(b)

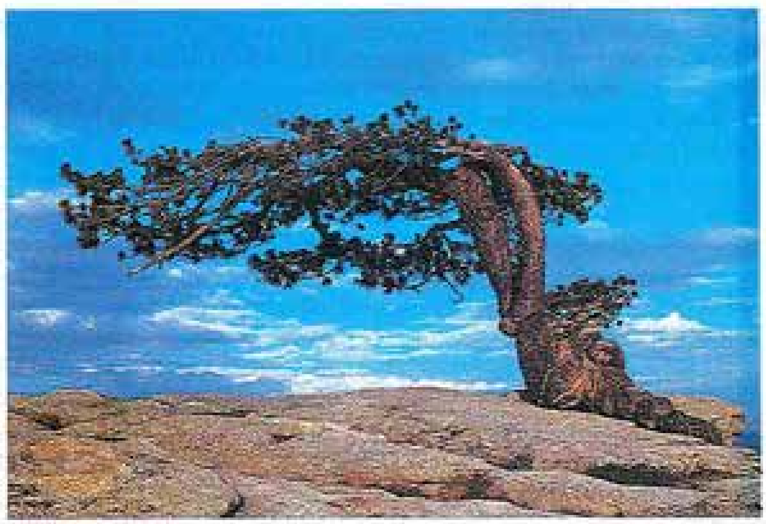


Fig. 19-9.* PINOS JEFFREY.** *Este tipo particular de pinos crecen habitualmente altos y erectos, como se observa en* ***(a)*. Sin embargo, las fuerzas ambientales pueden alterar los patrones de crecimiento normal* ***(b)****. Este árbol está creciendo en la cima de una montaña en el Parque Nacional de Yosemite, en California, Estados Unidos, donde está expuesto a vientos constantes y poderosos.*

se encontró que las hembras que ponían de 1 a 4 huevos podían alimentar bien a sus crías pero, dado que algunas crías son depredadas o mueren tempranamente, el poner pocos huevos no constituía una estrategia exitosa. El porcentaje de crías que sobrevivían se incrementaba hasta que el número de huevos llegaba a 5. Cuando era superior a 5, el porcentaje de sobrevivientes disminuía –aparentemente a raíz de una nutrición inadecuada–. Aunque el número de huevos parecería una característica simple, en realidad involucra una serie de caracteres fisiológicos y de comportamiento que están "coadaptados" (porque evolucionaron en forma conjunta). Entre ellos se encuentran la síntesis de proteínas para la yema y la albúmina, la disponibilidad de calcio para las cáscaras y el período durante el cual la hembra se apareará. En nuestra especie, el peso en el momento del nacimiento es uno de los mejores ejemplos de selección normalizadora. Hacia principios del siglo XX, los

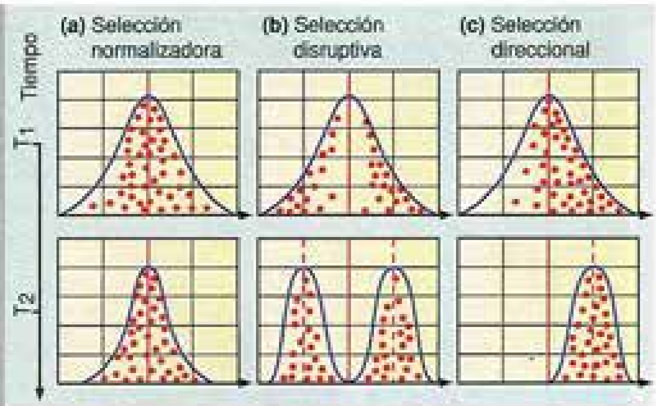


Fig. 19-10. TRES TIPOS DE SELECCIÓN NATURAL. *Representación esquemática de tres tipos de selección natural que pueden actuar sobre una característica, como el tamaño del cuerpo, que varía continuamente a través de toda una población. El eje horizontal de cada gráfico pequeño representa el intervalo de valores de esa característica, con un extremo a la izquierda, el otro extremo a la derecha y los valores intermedios situados en el centro. La curva de cada gráfico resume la proporción de individuos de la población que muestran cierto valor de esa característica. Los puntos representan a los individuos de cada generación que se han reproducido y han dejado un número de descendientes igual o superior al promedio. Inicialmente, cada población muestra una forma acampanada. La mayoría de los individuos exhiben variaciones intermedias de esa característica y sólo unos pocos se encuentran en los extremos. Como puede verse, en el caso de* ***(a)*** *selección normalizadora y de* ***(b)*** *selección disruptiva, las formas de las curvas cambian a medida que se suceden las generaciones. La selección normalizadora implica la eliminación de los extremos, lo cual produce una población más uniforme. En la selección disruptiva se eliminan las formas intermedias y se producen dos poblaciones divergentes. En la selección direccional* ***(c)****, una expresión de esa característica se elimina en forma gradual a favor de la otra. En este caso, la curva se desplaza hacia la derecha en cada generación.*



Fig. 19-11. SALMONES PLATEADOS ONCORHYNCHUS KISUTCH. *Estos salmones plateados o cohos se encuentran en la desembocadura de su río natal, donde empiezan su viaje ascendente hacia el arroyo donde criarán. El pez grande de abajo es una hembra adulta y el pez mayor, por encima de la hembra, es un macho maduro. El pez macho más pequeño de la parte superior es un macho juvenil. El grupo de peces más pequeños que se observa en la parte inferior derecha pueden ser ejemplares que permanecerán en la desembocadura todo el año hasta alcanzar la madurez sexual o pueden ser machos jóvenes sexualmente maduros.*

bebés de mayor o menor peso respecto de la media tenían menor probabilidad de supervivencia, tal como lo indican los registros de nacimientos. Es probable que un fenómeno similar siga ocurriendo en algunas sociedades humanas actuales en las que gran parte de la población –debido a la pobreza– tiene un acceso limitado a los recursos tecnológicos de la medicina contemporánea. Sin embargo, este tipo de selección normalizadora relacionada con el tamaño en el momento del nacimiento prácticamente ha desaparecido en los países ricos, debido al cuidado perinatal de bebés nacidos con menor peso y a la práctica de cesáreas en el caso de bebés que por su gran tamaño podrían sufrir daños durante el parto.

Selección disruptiva

Este tipo de selección provoca el incremento de los dos tipos extremos de una población, a expensas de las formas intermedias y puede dar por resultado, a largo plazo, la formación de dos especies nuevas. Un ejemplo de selección disruptiva, que también es un ejemplo de selección dependiente de la frecuencia y de selección sexual, es el del salmón plateado o coho del noroeste del Pacífico. Esta especie desova en arroyos de agua dulce, en los que pasa su primer año de vida antes de migrar al océano y alcanzar la madurez sexual. Luego, el pez retorna a su arroyo natal donde se reproduce y muere. Mientras que las hembras alcanzan la madurez sexual y vuelven para reproducirse a los 3 años de edad, los machos pueden alcanzar la madurez sexual a los 2 o a los 3 años. Los machos de 2 años tienen aproximadamente la mitad del tamaño de los machos de 3 años (fig. 19-11). La edad de maduración sexual –2 o 3 años– está, en parte, determinada genéticamente. Se ha demostrado que la selección disruptiva mantiene estos dos tipos de machos en la población, ya que favorece a los machos de 2 años más pequeños y a los machos de 3 años más grandes. Cuando una hembra deposita sus gametos, los machos más próximos al lugar son los primeros que vierten su esperma sobre ellos. Los machos de 3 años se acercan a los nidos luchando y por lo general los de mayor tamaño ganan. Por el contrario, los machos de 2 años se acercan a los nidos ocultándose entre las rocas o en áreas poco profundas del arroyo, de modo que cuanto más pequeños sean, menos probable es que sean descubiertos y ahuyentados por los machos de 3 años. Así, tanto los machos de 2 años más grandes como los de 3 años más pequeños rara vez pueden reproducirse con éxito y, de esta manera, los dos tipos extremos de machos se mantienen en una frecuencia alta dentro de la población.

Selección direccional

En este caso, la selección natural favorece un incremento constante en la proporción de individuos con una característica fenotípica determinada. Es probable que el proceso conduzca al reemplazo gradual de un alelo o grupo de alelos por otro u otros en el reservorio génico. Entre los ejemplos más conocidos de selección direccional se encuentra el del melanismo industrial de las polillas del abedul (véase cap. 17, La polilla moteada del abedul). Otro caso es el del incremento de la resistencia a los insecticidas. A partir de la década de 1940, ciertos compuestos químicos venenosos para los insectos, como el DDT, fueron acogidos con entusiasmo como salvadores de la salud y de los bienes humanos, dado que su aplicación permitió la reducción drástica de las poblaciones de muchas especies de insectos que, entre otros efectos

negativos, transmitían enfermedades al hombre o atacaban los cultivos. Sin embargo, varias décadas después comenzaron a manifestarse sus impactos negativos ya que, por no ser fácilmente degradables, se acumulan en el ambiente. Al mismo tiempo, se observó que estos insecticidas resultaban cada vez menos eficaces ya que al eliminar a los insectos sensibles, aquellos que poseían variantes genéticas que les permitían tolerar el tóxico acrecentaron su frecuencia en las poblaciones tratadas. Ello produjo un aumento extraordinario de la frecuencia de insectos resistentes, por lo que muchos insecticidas, aun usados en dosis altas, ya no resultan eficaces. Más de 200 especies de insectos son ahora resistentes a uno o más insecticidas. Una situación semejante ocurre con el desarrollo de resistencia a las drogas en bacterias y otros microorganismos patógenos, como es el caso del virus causante del SIDA y la pérdida de eficacia del antiviral AZT (véase cap. 40, Inmunodeficiencias: la enfermedad del SIDA).

Así, debido a la fuerte presión de selección direccional que representan tanto los insecticidas como los antibióticos o los antivirales, su uso recurrente y no planificado favoreció un indeseable aumento de la frecuencia de cepas resistentes.

Selección dependiente de la frecuencia

En los ejemplos de selección natural considerados previamente hemos supuesto que la aptitud de un fenotipo es independiente de su proporción relativa dentro de una población. Sin embargo, esta regla tiene una excepción, ya que existe un tipo de selección natural que opera disminuyendo la frecuencia de los fenotipos más comunes e incrementando la frecuencia de los menos comunes. La selección dependiente de las frecuencias es otro de los procesos que puede llevar al mantenimiento de la variabilidad genética. Este caso se observa en el ejemplo de los machos de 2 y 3 años en las poblaciones de salmón plateado. A medida que aumenta la frecuencia de uno de los tipos, la competencia entre los machos de ese grupo etario se hace más intensa y así ofrece más oportunidades para la reproducción exitosa de los machos del otro grupo etario. Las interacciones depredador-presa también pueden llevar a una selección dependiente de la frecuencia. Si los individuos de una especie de presa tienen coloraciones distintas, puede ocurrir que los depredadores cacen de manera desproporcionada ciertos individuos cuya coloración es la más común. Como resultado, el número de individuos de esta coloración disminuye y la presión selectiva sobre ellos se relaja. Los depredadores, entonces, comienzan a cazar con más frecuencia presas con coloraciones alternativas, que ahora son más abundantes. De esta manera, la selección dependiente de la frecuencia puede conducir al mantenimiento del polimorfismo en las poblaciones de presas.

Selección sexual

Como reconoció Darwin, muchas características notables de los animales no tienen una relación directa con la supervivencia diaria, sino que representan el resultado de la selección sexual, "la lucha entre los miembros de un sexo, por lo general los machos, por la posesión del otro sexo". Habitualmente, este proceso se presenta de dos maneras. La *selección intrasexual* es la competencia entre los miembros de un sexo para aparearse con el sexo opuesto, como la que ocurre entre los machos de los elefantes marinos (véase fig. 19-5) para controlar un harén o entre los machos de los salmones para aproximarse a los nidos en los que las hembras depositaron los huevos. La selección intersexual produce fuertes presiones selectivas de los miembros de un sexo sobre las características del sexo opuesto mediante la elección de sus parejas. La *selección intersexual* entra en juego en situaciones en las cuales un sexo, en general la hembra, selecciona activamente a su pareja y favorece a los individuos que tengan más desarrolladas ciertas características. Darwin señaló que ésta sería la explicación más probable de la evolución de ornamentaciones en el macho, tales como la majestuosa cola del pavo real o la gran nariz del mono narigudo.

La selección sexual es la principal causa del **dimorfismo sexual**, es decir, las diferencias entre machos y hembras de una misma especie, en particular de aquellas que no tienen relación con el acto de la reproducción en sí sino con la obtención de una pareja (fig. 19-12). Notablemente, diversos atributos de los machos resultan no adaptativos con respecto a otros aspectos de la aptitud ya que, por ejemplo, en muchos casos se trata de atributos que aumentan su exposición ante los depredadores. Darwin, al reconocer que tales caracteres no hacen a los machos "más aptos para sobrevivir" en la lucha por la existencia, dio a la selección sexual la categoría de un proceso diferente del de la selección natural. Sin embargo, al definirse la aptitud estrictamente en términos de los números relativos de progenie sobreviviente, esta distinción resulta innecesaria; la selección sexual sería simplemente una forma de selección natural.

El resultado de la selección natural: la adaptación

El término adaptación puede tener varios significados en Biología (véase cap. 17, Evidencias que provienen de la imperfección de la adaptación). Las adaptaciones, en términos evolutivos, son el resultado de la selección natural (fig. 19-13).

Como señalamos, la selección natural implica interacciones entre organismos individuales, su ambiente físico y su ambiente biológico. Algunas adaptaciones pueden correlacionarse claramente con presiones selectivas dadas por factores ambientales o por las relaciones que se establecen con otros organismos. En muchos casos, sin embargo, las adaptaciones son el resultado de interacciones complejas y "soluciones de compromiso" entre diversas presiones selectivas que resulta más difícil identificar.

Adaptación al ambiente físico: clinas y ecotipos

Algunas variaciones fenotípicas dentro de una especie siguen un patrón de distribución geográfica que puede correlacionarse con cambios graduales en factores físicos como temperatura, humedad u otras variables ambientales. Esta variación gradual de una característica o de un complejo de características correlacionadas con un gradiente ambiental se conoce como **clina**.

Por ejemplo, entre los mamíferos, las orejas y la cola son relativamente más largas en las zonas más cálidas del área de distribución de las especies, dado que estas adaptaciones permiten que el animal irradie el calor con más eficiencia y así disminuya su temperatura. Las plantas proveen otro ejemplo de variación relacionada con la temperatura. Las poblaciones de regiones más frías a menudo requieren condiciones distintas para florecer o para finalizar el letargo invernal que las poblaciones que crecen en zonas más templadas, aunque todas ellas pertenezcan a la misma especie.

(a) (b) (c) (d)

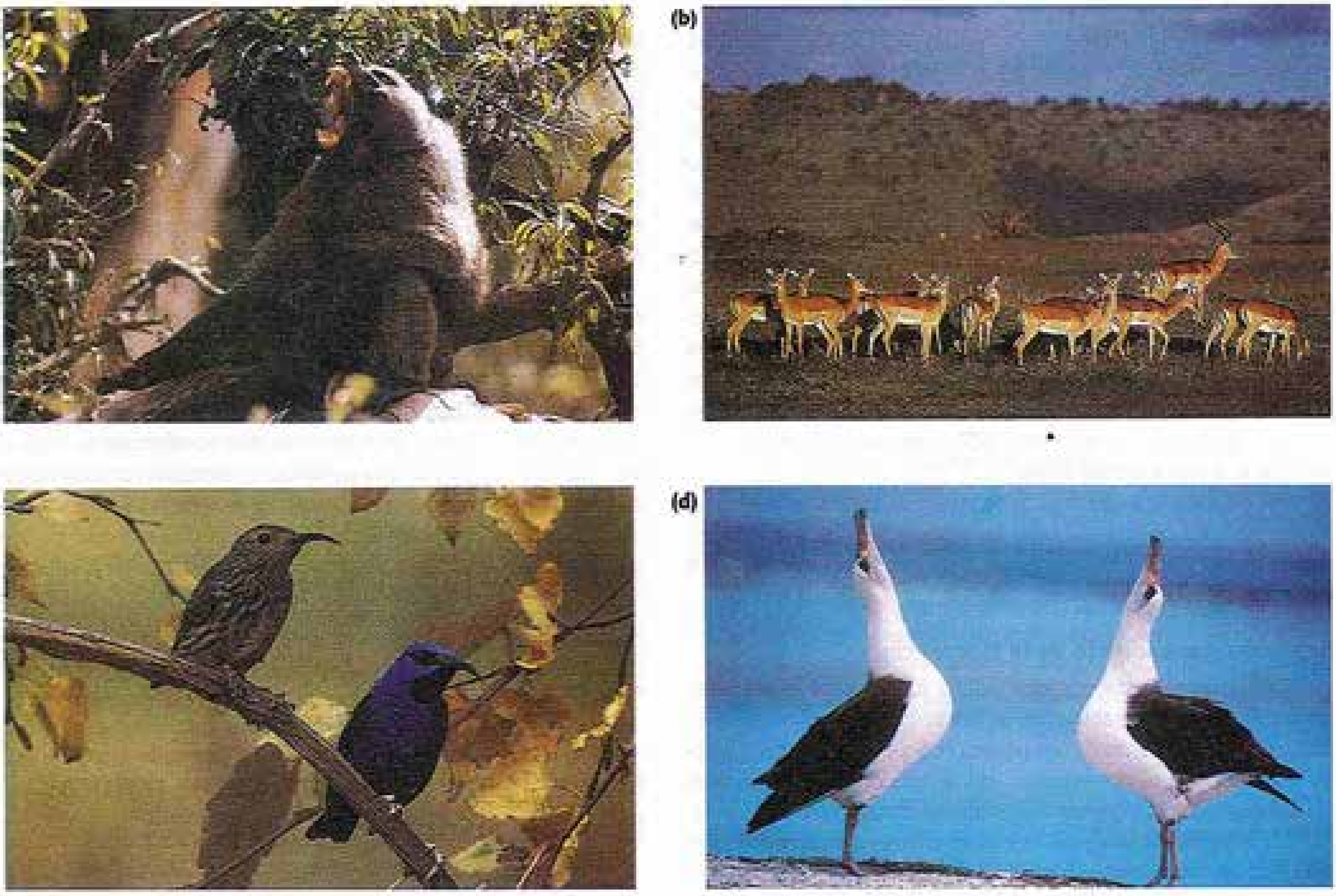


Fig. 19-12. DIFERENCIAS ENTRE SEXOS. *La selección sexual es el resultado de la competencia para conseguir pareja, que ocurre habitualmente entre los machos, y a menudo produce diferencias entre ambos sexos.* ***(a)*** *Aunque los babuinos machos y hembras comen el mismo alimento, los machos tienen caninos grandes, como se ve aquí, y su tamaño casi duplica el de las hembras.* ***(b)*** *En los impalas, los machos con cornamenta más grande inspiran respeto a los otros machos y, aparentemente, son atractivos para las hembras.* ***(c)*** *En muchas especies de aves, como este azucarero púrpura, las hembras tienen un color que se confunde con el de los alrededores, que las protege a ellas y a sus crías; los machos tienen un plumaje azul brillante, particularmente conspicuo.* ***(d)*** *En las especies monogámicas, como los albatros, los machos y las hembras se parecen.*

Una especie que ocupa muchos hábitats diferentes puede presentar características ligeramente diferentes en cada uno de ellos. Cada uno de estos grupos con fenotipos diferentes constituye un **ecotipo**. Ahora bien, las diferencias entre ecotipos, ¿son la expresión de las variaciones fenotípicas resultantes de la plasticidad de un mismo genotipo que se enfrenta a diferentes ambientes o representan diferentes variantes genéticas resultantes de la acción diferencial de la selección natural en distintas condiciones locales? (recuadro 19-2, *Clinas adaptativas: gradientes de variación*).

Para contestar esta pregunta se llevó a cabo una serie de experimentos con *Potentilla glandulosa*, una planta pariente de la frutilla, que presenta diferentes ecotipos a lo largo de gradientes de altitud. Los experimentos consistieron en el cultivo, en huertos experimentales, de plantas silvestres que vivían a diferentes altitudes. Los resultados indicaron que muchas de las diferencias fenotípicas halladas entre los ecotipos de *P. glandulosa* se debían a diferencias genéticas. A lo largo del tiempo, las diferencias genéticas entre las plantas individuales se expresaron como diferencias genéticas características de los diferentes subgrupos que constituyen los actuales ecotipos de la población de *P. glandulosa* (fig. 19-14). Como veremos en el próximo capítulo, este proceso puede ser el primer paso en la formación de nuevas especies.

Interacciones interespecíficas y adaptación: coevolución

Cuando las poblaciones de dos o más especies establecen interacciones tan estrechas que cada una constituye una fuerza selectiva que opera sobre la otra, ocurren ajustes simultáneos que dan por resultado un proceso de **coevolución**. Uno de los ejemplos más sorprendentes es la coevolución de las plantas con flores y sus polinizadores.

Las plantas, al ser inmóviles, tienen distintos medios por los cuales el gameto masculino alcanza al gameto femenino, primer paso necesario para la reproducción. En muchos tipos de plantas, la dispersión de los granos de polen es mediada por el viento; en otras, los vehículos son los insectos.

En el curso de la historia evolutiva es probable que en ciertos casos la polinización por insectos haya resultado más eficiente que la polinización por el viento. Las plantas más atractivas para los insectos habrían sido visitadas con más frecuencia, polinizadas y, en consecuencia, habrían producido más semillas. Cualquier variación aleatoria que hicie-

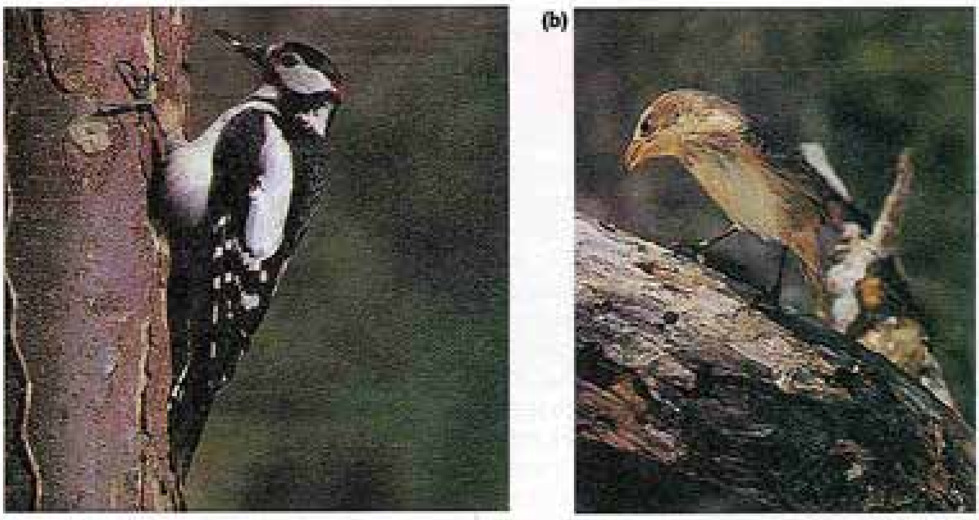


Fig. 19-13. ALGUNAS ADAPTACIONES. (a) *El pájaro carpintero tiene varias adaptaciones que le permiten obtener alimento: dos dedos orientados hacia delante y dos hacia atrás con los que se sostiene en la corteza del árbol, fuertes plumas caudales en las que se apoya, un pico potente con el que perfora la corteza, músculos cervicales fuertes que le permiten accionar el pico como un martillo, espacios aéreos en el cráneo que le sirven como amortiguadores del impacto de los golpes en el encéfalo cuando martilla y una lengua muy larga que puede alcanzar los insectos que están debajo de la corteza.* **(b)** *El pinzón artesano (*Camarhynchus pallidus*) es un fenómeno raro en el mundo de las aves porque utiliza herramientas. Al igual que el pájaro carpintero, se alimenta de insectos que extrae de los árboles utilizando su pico como cincel. Como no posee la lengua larga del pájaro carpintero, recurre a una herramienta, que consiste en una ramita o una espina de cacto, que le permite extraer la larva. Este pinzón artesano eligió una espina de cacto que insertó en el agujero hecho por la larva. El pájaro ha conseguido ensartar la larva y la extraerá para comérsela. Si el punzón que ha elegido resulta una herramienta eficiente, lo llevará de un árbol a otro mientras busca larvas.*

ra las visitas más frecuentes o la polinización más eficiente habría representado una ventaja inmediata; de esta forma, más progenie habría sobrevivido. Una adaptación que se incorporó en relación con esta presión de selección son los nectarios (estructuras secretoras de néctar), que resultan particularmente atractivos para los polinizadores. En muchos casos también fueron favorecidas aquellas plantas con flores de colores llamativos que les permiten a los insectos identificar la presencia de néctar y de otros alimentos (fig. 19-15).

Otro ejemplo de coevolución es el que se observa entre plantas y sus depredadores. Varias familias de plantas contienen sustancias químicas que son tóxicas, de mal sabor, o ambas cosas, para los depredadores herbívoros. La savia blanca amarga de ciertas plantas, como el vencetósigo, contiene sustancias que disuaden a la mayoría de los herbívoros (fig. 19-16a). Sin embargo, la coevolución ha llevado a que algunas especies de herbívoros hayan adquirido mecanismos sofisticados por los que pueden eludir los efectos de estas sustancias e incluso les permiten un aprovechamiento ventajoso. Por ejemplo, las orugas de las mariposas monarca tienen enzimas que les permiten alimentarse de esas plantas sin envenenarse. Las sustancias ingeridas persisten en la forma adulta y así las mariposas adquieren un sabor desagradable y resultan venenosas para las aves insectívoras que podrían depredarlas (fig. 19-16b y c).

Como parte de su estrategia defensiva, las mariposas monarca tienen también colores conspicuos (coloración aposemática) que advierten del peligro a los depredadores y los desalientan. Varias especies de mariposas, que comparten con la mariposa monarca la misma estrategia defensiva, presentan también coloraciones aposemáticas (fig. 19-16d). Lo llamativo es que en una misma localidad donde coexisten varias especies

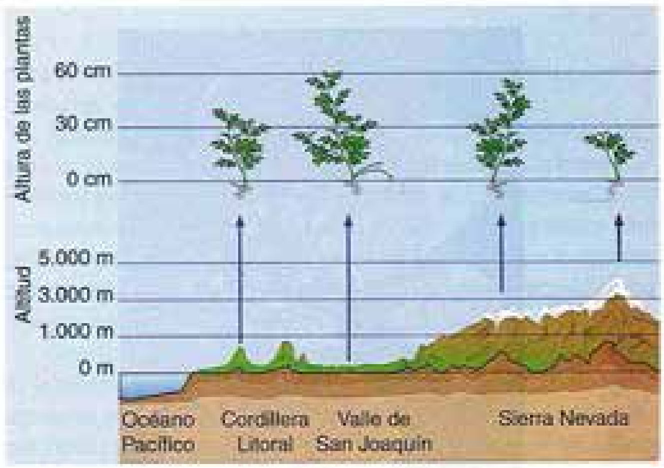


Fig. 19-14. ECOTIPOS DE POTENTILLA GLANDULOSA, UN PARIENTE DE LA FRUTILLA. *Potentilla glandulosa, como la frutilla, se reproduce asexualmente por medio de estolones, lo que posibilita estudiar réplicas genéticamente uniformes, es decir, clones. Ello permite tomar muestras provenientes de distintas áreas y cultivarlas en condiciones controladas. Cuando las plantas de las cuatro áreas geográficas se cultivan en condiciones idénticas, muchas de estas diferencias fenotípicas persisten y son transmitidas a la siguiente generación, indicativo de que estas plantas no sólo son diferentes fenotípicamente sino también genotípicamente.*

"venenosas", todas comparten la misma coloración aposemática de advertencia a los posibles predadores. Esto constituye un ejemplo de mi-

Recuadro 19-2

Clinas adaptativas: gradientes de variación

Uno de los ejemplos más ilustrativos de variación clinal está representado por un inesperado experimento natural protagonizado por moscas de la fruta del género *Drosophila*. *Drosophila subobscura* es una especie originaria del norte de África y Europa. Los biólogos habían descrito clinas latitudinales para el tamaño del cuerpo, es decir, una correlación positiva entre este parámetro y la latitud de las poblaciones donde las moscas se habían colectado: las moscas colectadas en latitudes mayores eran en promedio más grandes que las que viven en latitudes menores. Este hallazgo sugirió que el tamaño era una característica que podía estar siendo seleccionada diferencialmente en distintos ambientes. Sin embargo, una interpretación alternativa es que la variación clinal sea el resultado de una respuesta plástica del tamaño corporal, es decir, de una variación en la expresión fenotípica como respuesta a las diferencias ambientales, sobre una misma base genotípica. Varios años después de estos primeros estudios, nuevas evidencias dieron un claro apoyo a la explicación selectiva. En 1978, el biólogo chileno Danko Brncic informó a su colega europeo Antonio Prevosti un descubrimiento inusual: la presencia de *Drosophila subobscura* en los bosques del extremo sudoeste de América del Sur. Más tarde, biólogos estadounidenses descubrieron a esta misma especie en los bosques de la costa oeste de Norteamérica. En los 10 años posteriores al descubrimiento de *D. subobscura* en las Américas, se informaba que su distribución abarcaba vastas regiones de Chile y la Argentina, y de los Estados Unidos y Canadá. Si bien los primeros estudios no detectaron un patrón de variación clinal en las nuevas áreas colonizadas por *D. subobscura*, investigaciones realizadas 20 años después de la primera detección en las Américas mostraron un patrón similar de la variación en el tamaño del cuerpo en las poblaciones colonizadoras de América del Sur y de América del Norte al de los patrones clinales descritos en el Viejo Mundo. Para poner a prueba si estas variaciones convergentes se debían a una plasticidad fenotípica o eran la expresión de una adaptación diferencial como resultado de regímenes selectivos diferentes, se realizaron mediciones del tamaño del cuerpo en condiciones controladas y uniformes en laboratorio de los descendientes de individuos colectados en localidades diferentes. El hecho de que las diferencias observadas en la naturaleza se mantuvieran en estas condiciones puso en evidencia la existencia de una base genética de la variación. Se considera así que la explicación más plausible de esta convergencia en los patrones de variación es que el tamaño del cuerpo confiere un éxito reproductivo diferencial a los individuos portadores, y que la aptitud asociada a este carácter varía conforme a las características del ambiente, en este caso, la variación térmica.



Fig. 19-15. ***POLINIZACIÓN POR INSECTOS.*** *Un escarabajo que, mientras se alimenta, transporta el polen de una flor a otra (Hepatica americana).*

metismo, que se conoce como **mimetismo mülleriano**, en honor al zoólogo brasileño de origen alemán J. F. T. Müller (1821-1897), quien en 1879 describió por primera vez el fenómeno. Seguidamente pueden aparecer en la escena evolutiva otras especies de mariposas que no tienen mal sabor ni son venenosas, pero que poseen una coloración notablemente similar a la de las monarcas y, de este modo, evitan la depredación (fig. 19-17). Este mimetismo engañoso se conoce como **mimetismo batesiano** porque fue descrito, en 1862, por Henry W. Bates (1825-1892). El mimetismo batesiano obviamente opera sólo en beneficio de los organismos miméticos (semejantes a los de verdadero mal sabor). Los miméticos müllerianos o modelos, por otra parte, se ven perjudicados, ya que no sólo sufren los ataques de los depredadores novatos, sino también de los depredadores que han tenido su primera experiencia con los que no tienen mal sabor. El patrón de mimetismo es más ventajoso si el mimético batesiano es raro, o sea, si es menos probable que se lo encuentre a él que al de mal sabor. No es sorprendente que por lo general, en un área dada, los miméticos batesianos emerjan de las crisálidas después de que el modelo haya emergido de las suyas.

La adaptación bajo la lupa

Darwin expresó su cautela acerca del alcance explicativo de la selección natural cuando en el prólogo de *El Origen de las Especies* afirmaba: *"... estoy convencido de que la selección natural ha sido el medio más importante, si bien no el único, de modificación".*

Sin embargo, a partir de 1940, los genetistas que adherían a la teoría sintética endurecieron su postura alrededor de este argumento. En este marco, toda característica de un organismo se interpretaba como una adaptación y, por lo tanto, como el resultado de la selección natural. Dos décadas más tarde comenzaron a exponerse las primeras críticas a esta postura ortodoxa.

(a)



(b)



(c)



(d)



Fig. 19-16. MARIPOSA MONARCA Y MARIPOSA VIRREY. ***(a)*** *Un huevo de mariposa monarca (centro de la fotografía) adherido a la yema de una hierba denominada vencetósigo.* ***(b)*** *Al salir la larva del huevo, entre 2 y 4 días después de la puesta, emerge una oruga que se alimenta del vencetósigo, ingiriendo y almacenando los compuestos tóxicos producidos por la planta.* ***(c)*** *Por lo tanto, la oruga monarca, y también la mariposa, adquieren un sabor desagradable y son venenosas. La coloración conspicua de ambas previene a los depredadores potenciales.* ***(d)*** *En cambio, otra mariposa (la mariposa virrey) no se alimenta de vencetósigos y no es venenosa, pero está protegida por la similitud de su patrón de coloración con el de la monarca.*

La primera de ellas fue la planteada por la teoría neutralista (véase cap. 18, La variabilidad y la aptitud), propuesta por Motoo Kimura, quien sostenía que la enorme cantidad de variabilidad, que se había detectado a nivel molecular en los años 1960-1970, es el resultado del equilibrio entre dos procesos que operan en forma simultánea: el origen por mutación de nuevas variantes que no confieren ventaja ni desventaja al portador y la pérdida de variantes por deriva genética. Dado que el destino de las variantes neutras no está gobernado por la selección natural, estas variantes pueden fijarse o perderse azarosamente en las poblaciones.

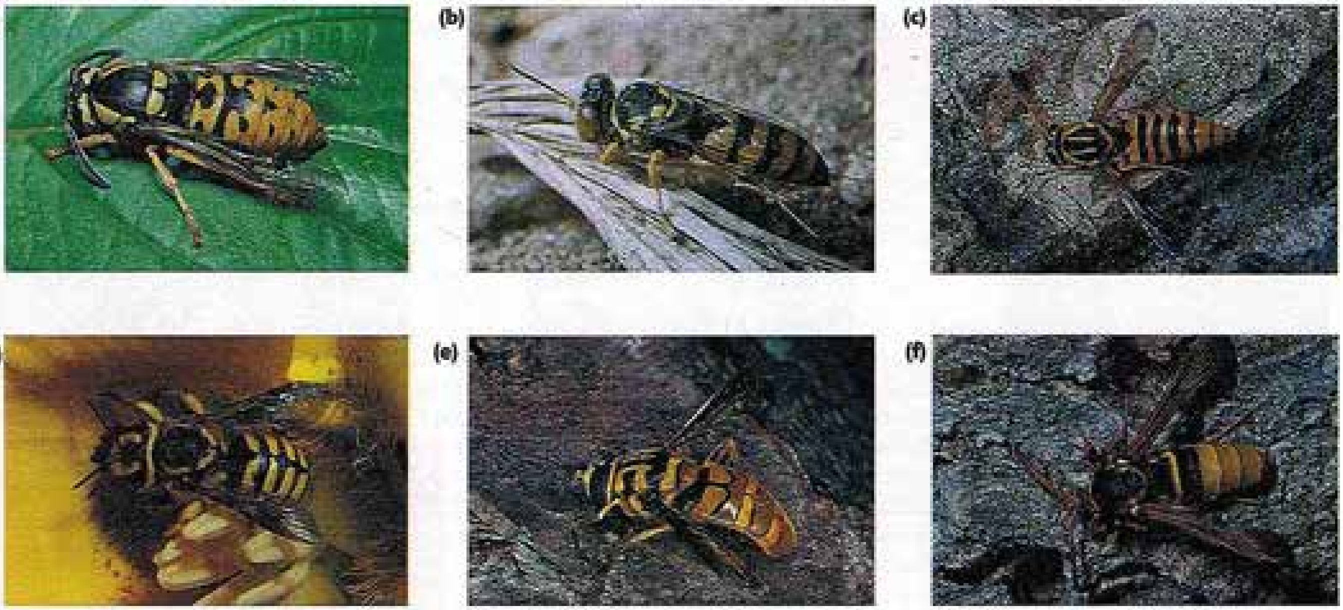
Algún tiempo después, a finales de la década de 1970, el paleontólogo estadounidense S. J. Gould (1941-2002) (véase cap. 21, fig. 21-2) y el genetista de poblaciones estadounidense Richard Lewontin presentaron públicamente una "crítica al programa adaptacionista". Para ilustrar su postura, estos autores propusieron una analogía arquitectónica: si se observa la bóveda del techo de un edificio gótico, se pueden apreciar unas estructuras en forma de triángulos que se sitúan en la parte más alta, por lo general bellamente ornamentadas (fig. 19-18). Si se piensa en la forma y en la función de esas estructuras triangulares, se podría suponer que fueron diseñadas especialmente con el objeto de ser portadoras de las pinturas que las adornan. Sin embargo, esta interpretación es errónea, ya que estas estructuras son el resultado inevitable de la yuxtaposición de dos arcos góticos. Sólo cuando se conocen las características del proceso constructivo y se comprenden las limitaciones arquitectónicas, es posible reconocer en qué consiste cada estructura: mientras que el arco cumple una función, las estructuras triangulares son consecuencias inevitables, simples emergentes.

Apoyados en esta imagen, Gould y Lewontin se preguntan: ¿por qué insistimos en interpretar a toda característica de un organismo como si tuviera una función, un propósito? Entre las características de los seres vivos, algunas o muchas de ellas podrían ser emergentes o consecuencias de las restricciones que impone el desarrollo o la organización del organismo como un todo, de modo que esas características no deberían interpretarse como adaptaciones.

Otra de las críticas planteadas apunta a cuestionar la omnipotencia de la selección natural. ¿Puede la selección natural, actuando en forma constante, perfeccionar crecientemente las características de las especies hasta producir adaptaciones óptimas? La respuesta de los críticos es un no rotundo, ya que la selección natural no hace "lo que quiere", sino "lo que puede". El biólogo británico John Maynard Smith (1920-2004) ha dicho: *"Si no hubiera restricciones a lo que es posible, entonces el mejor fenotipo vivirá por siempre, escapará siempre de sus predadores y su fecundidad será infinita"*.

Si la selección natural, operando a través del cambio en las frecuencias génicas, fuera el único proceso capaz de explicar la diversidad de la vida, las posibilidades serían ilimitadas. Existen diversos factores que limitan la acción de la selección natural. En primer lugar, la historia del organismo que se acumula en el programa genético: un conjunto de genes sólo puede cambiar dentro de ciertos límites. No es posible, por ejemplo, que un insecto desarrolle una morfología mimética que simule una hoja, sin poseer una estructura previa que sirva de base a esa

(a) (b) (c) (d) (e) (f)



(g)



Fig. 19-17. INSECTOS MODELO Y MIMÉTICOS. ***(a)*** *Avispa (modelo). Algunos de sus miméticos,* ***(b)*** *avispa cavadora,* ***(c)*** *avispa masárida y* ***(d)*** *abeja antidina, son ejemplos de mimetismo mülleriano, ya que todas son venenosos y tienen aguijón. Por su parte,* ***(e)*** *la mosca sírfida y* ***(f)*** *la mariposa Alcathoe y* ***(g)*** *el coleóptero constituyen un ejemplo de mimetismo batesiano, ya que comparten la coloración pero no pican ni son venenosos.*

adaptación. En segundo lugar, los cambios están limitados por los patrones del desarrollo, es decir, por la compleja secuencia de cambios que tiene lugar cuando un conjunto de genes despliega el programa que permite la construcción de un organismo (véase cap. 15). La diferenciación de los órganos y su integración en el seno de un sistema funcional global del cuerpo es un proceso tan delicado que no admite el mínimo error. Esto implica que el desarrollo se produce por "bloques" integrados que no pueden ser desmontados pieza por pieza. Finalmente, las posibilidades de cambio están acotadas por las limitaciones en la estructura, en la arquitectura del organismo. Por ejemplo, las posibilidades de aumento de tamaño de la concha de un molusco determinado tienen una restricción estructural que está dada por las características del material que la forma. A partir de cierto tamaño, la concha sólo podría aumentar sus dimensiones si el organismo utiliza otro tipo de material para construirla. Otro tipo de restricción de la selección natural es la temporal. La evolución de una adaptación mediante cambio gradual es un proceso temporalmente largo, de modo que si el ambiente donde vive la especie cambia más rápido, la característica deja de ser funcional antes de establecerse. Así, el cambio ambiental plantea nuevos requerimientos antes de que la selección natural haya alcanzado a establecer la adaptación para las condiciones que predominaban cuando comenzó a desarrollarse. También hay restricciones dadas por la existencia de presiones selectivas contrapuestas, ya que muchos órganos están implicados en varios procesos. En estos casos, el resultado de la evolución llevará a un compromiso entre necesidades antagónicas, dado que puede ocurrir que mejore una función pero que se reduzca la eficiencia de otra.

Una idea equivocada y bastante frecuente acerca de la evolución es la de presentar a la selección natural como un principio perfeccionador, tan libre de trabas en su accionar que los organismos parecen estar protagonizando un juego de ingeniería que conduce a un diseño óptimo. El análisis de los factores que limitan el accionar de la selección natural demuestra cuán errada es esta concepción.

La evolución, muy lejos de operar como un delicado ingeniero que diseña y construye a cada especie a partir de un plan preconcebido y de materiales óptimos, se parecería más a un zapatero remendón que pone parches sobre estructuras o funciones preexistentes.

A propósito de este problema, resulta interesante retomar las ideas de Darwin, expresadas en *El Origen de las Especies*:

"... no debemos maravillarnos de que todas las disposiciones de la naturaleza no sean –hasta donde podemos juzgar– absolutamente

perfectas, como en el caso del mismo ojo humano, ni de que algunas de ellas sean ajenas a nuestra idea de lo adecuado. No debemos asombrarnos de que el aguijón de la abeja, al ser utilizado contra un enemigo, ocasione la muerte de la propia abeja; de que se produzca tan gran número de zánganos para un solo acto, y de que sean luego matados por sus hermanas estériles; ni del asombroso derroche de polen de nuestros abetos; ni del odio instintivo de la reina de las abejas hacia sus propias hijas fecundas; ni de que los icneumónidos se alimenten en el interior del cuerpo de las orugas vivas. Lo raro, dentro de la teoría de la selección natural, es que no se hayan descubierto más casos de falta absoluta de perfección".

Interpretaciones alternativas

Si bien toda adaptación es una característica organísmica que se establece en forma gradual, mediante un proceso de selección natural que permite acumular las pequeñas variaciones favorables, es necesario comprender que la afirmación inversa no es legítima, ya que no toda característica de un organismo representa una adaptación. Los biólogos evolutivos que cuestionan la interpretación de todo rasgo de un organismo como una adaptación denominan *panseleccionismo* a esta postura. Los críticos del panseleccionismo no niegan la existencia de la adaptación, pero desplazan el interés a una mirada más plural, que propone considerar al organismo globalmente y recurrir a explicaciones alternativas a la selección natural para interpretar el origen de sus características. Conforme a los diferentes procesos que operan en las poblaciones, es posible comprender que algunos caracteres se fijan por deriva genética, es decir que su presencia se debe simplemente al azar. También es necesario considerar que una parte de la variación representa un ajuste al medio sin base genética, de modo que no se ha establecido mediante selección natural. Por otra parte, ciertas características son consecuencia de *alometrías*, es decir, de procesos de crecimiento diferencial de las distintas estructuras de un organismo durante el desarrollo embrionario, que modifican las proporciones entre ellas (fig. 19-19a). En otros casos, cambios evolutivos importantes son consecuencia de procesos *heterocrónicos*, es decir, del cambio en las tasas del desarrollo que pueden producir la aceleración, el retardo o la interrupción del proceso. Un ejemplo de esto es la *neotenia*, que involucra la adquisición de la madurez sexual en un estadio inmaduro o juvenil (fig. 19-19b). Tanto las alometrías como las heterocronías son procesos que, en muchos casos, traen aparejadas novedades evolutivas que se establecen con rapidez, a partir de pequeños cambios que ocurren en genes implicados en el desarrollo. También se ha observado que, en algunos casos, caracteres selectivamente neutros, o incluso desventajosos, podrían mantenerse como resultado de los efectos pleiotrópicos de los genes (véase cap. 8, Un gen afecta más de una característica: el fenómeno de pleiotropía) o sólo porque genéticamente se encuentran ligados a otros caracteres que sí tienen un valor adaptativo, como podría ser el caso del polimorfismo en los caracoles del género *Cepaea*, ya discutido en este capítulo. Procesos no selectivos son también los que explican el origen de estructuras que constituyen emergentes arquitectónicos, como se mencionó previamente. Si bien toda novedad evolutiva pasa por el filtro de la selección natural, que en última instancia determinará qué características se perderán y cuáles se establecerán, los mecanismos mencionados constituyen explicaciones alternativas a las del origen lento, gradual y adaptativo de todo rasgo biológico.



Fig. 19-18. CRÍTICA AL PROGRAMA ADAPTACIONISTA. *El diseño en forma de bóveda en abanico de este techo implica que necesariamente debe existir una estructura central formada por dos triángulos enfrentados. Parecen importantes, pero ¿acaso tienen una finalidad?*

Aptación, adaptación, exaptación

No siempre la función que desempeña una estructura en un tiempo dado revela el proceso que explica su origen. En muchos casos, estructuras que se han establecido por procesos alternativos a la selección natural adquieren un valor adaptativo en un nuevo contexto y pasan entonces a ser modeladas por la selección natural. En otros casos, estructuras que se establecieron gradualmente por selección natural y adquirieron cierta función pasan a desempeñar una función diferente en otra etapa de la evolución. Por ejemplo, se propone que, en una primera etapa, el establecimiento de las plumas en las aves fue favorecido en forma selectiva en virtud de que le proporcionaban al organismo una eficiencia mayor de la función termorreguladora. Posteriormente, cuando las plumas ya existían, comenzaron a desempeñar su papel actual, vinculado con la capacidad de vuelo. Otro caso similar es el de la vejiga natatoria. Todos los peces con aletas radiadas tienen este órgano, cuya función es la flotación, aunque su estructura recuerda a la del pulmón y, en algunos casos, funciona como un mecanismo de respiración auxiliar. Muchos anatomistas piensan que la vejiga natatoria se constituyó sobre la base de la estructura previamente existente del pulmón de los primitivos peces pulmonados. Ambos ejemplos muestran cómo una estructura que fue modelada por la selección natural en relación con una función determinada puede, en otra etapa, ser incorporada en for-

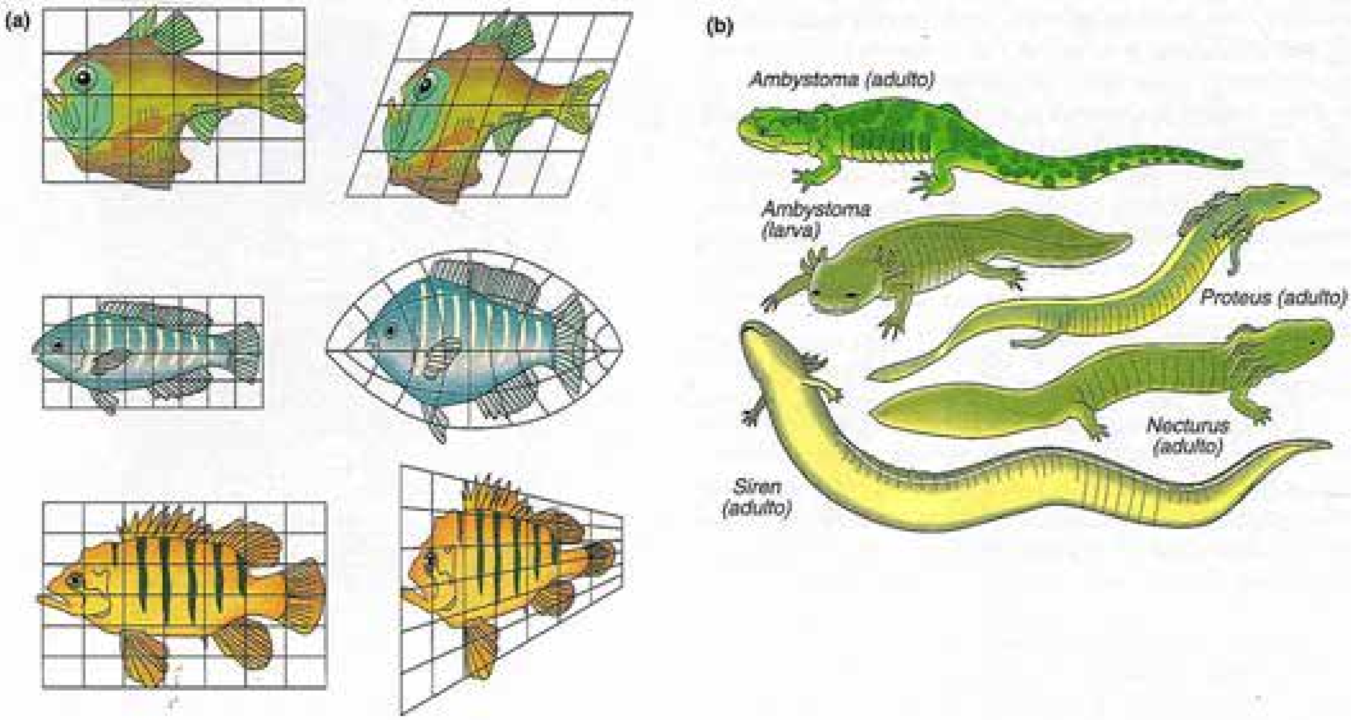


Fig. 19-19. ALOMETRÍAS Y HETEROCRONÍAS. ***(a)*** *Una simple transformación, dada por el crecimiento diferencial de distintas partes de un mismo plan estructural (alometría), podría explicar diferencias complejas entre especies.* ***(b)*** *Los cambios de los tiempos de desarrollo (heterocronías) pueden producir novedades evolutivas. Las salamandras adultas de los géneros Proteus, Necturus y Siren tienen branquias toda su vida. Ésta es una característica neoténica si se compara con las etapas correspondientes a larva y adulto de algunas de las especies de salamandras del género Ambystoma.*

ma selectiva en virtud de una función por completo diferente. Surgen entonces los siguientes interrogantes: si una adaptación es una característica que se establece gradualmente mediante un proceso de selección natural, ¿es válido considerar que características establecidas por procesos no selectivos, y que luego son incorporadas por la selección natural al desarrollo de una función, constituyen adaptaciones? ¿Es válido admitir que las segundas o las terceras funciones de una estructura ya establecida constituyen adaptaciones? Estos interrogantes apuntan a distinguir entre el proceso y sus resultados con el objeto de comprender más claramente la relación que existe entre las características de los organismos y el modo en el que éstas se establecen.

Quienes señalaron el problema planteado en la década de 1980 fueron los biólogos estadounidenses S. J. Gould y Elizabeth Vrba y proponían, al mismo tiempo, un nuevo concepto que permite distinguir los diferentes casos. Para situaciones en las que las funciones son secundariamente adaptativas, Gould y Vrba introdujeron el término *exaptación*. Así, una exaptación es una característica incorporada en forma selectiva, a partir de otra previamente existente, ya sea que ésta fuera neutral o modelada por la selección natural para una función diferente. En la denominación introducida por estos autores, tanto las adaptaciones como las exaptaciones constituyen aptaciones, es decir, características que aumentan la aptitud de los organismos. Del mismo modo, los caracteres neutrales o aquellos perjudiciales que se hubieran fijado por azar se denominan *no aptaciones*.

Cuando una característica es incorporada como exaptación se dice que es *cooptado*. Por cierto, las exaptaciones son azarosas respecto de su cooptación, así como las mutaciones son azarosas respecto de su valor selectivo.

Este modo de concebir las aptaciones implica también evitar el uso del término *preadaptación*. Este concepto se refiere a la existencia de estadios incipientes de estructuras complejas que, si bien no cumplirían ninguna función, serían la base de futuras adaptaciones. Por ejemplo: una "proto-ala" no sería funcional para volar de modo que no se puede considerar una adaptación, pero como constituiría un paso necesario para la constitución gradual de un ala que sí es una adaptación, la proto-ala representaría una preadaptación. Este tipo de explicación involucra una concepción finalista, ya que ¿cómo puede una estructura estar preadaptada para una función para la cual aún no fue seleccionada? Sólo si se considera que existe un plan determinado, una finalidad a priori, se puede justificar tal concepto erróneo.

Los conceptos de aptación, exaptación y no aptación, junto con el de adaptación, permiten analizar el modo en que opera el proceso evolutivo con un enfoque más amplio, que hace innecesario el concepto finalista de preadaptación. Por otra parte, se pone de manifiesto que la variabilidad sobre la que opera la selección natural no está constituida sólo por los pequeños cambios puntuales que introducen las mutaciones. Por el contrario, existe una gama mucho más vasta de variabilidad disponible constituida por todas las características adaptativas, las exaptaciones y las no aptaciones que tienen la potencialidad de ser cooptadas para nuevas funciones en relación con nuevos requerimientos del ambiente.

En síntesis

Procesos que cambian las frecuencias génicas

1. La dinámica del cambio evolutivo puede explicarse a partir de la selección natural, la mutación, el flujo génico que resulta de la migración, la deriva genética y el patrón de apareamiento.
2. La selección natural, la mutación y el flujo génico son procesos determinísticos: estimando el valor de ciertos parámetros es posible generar modelos matemáticos que permitan predecir el comportamiento del proceso a través de las generaciones.
3. De acuerdo con la teoría sintética, la selección natural es la principal fuerza que modela los cambios de las frecuencias alélicas. Los otros procesos, que operan en forma conjunta, también explican una buena parte de los patrones de variabilidad que se observan en la naturaleza.
4. Las mutaciones son la fuente de toda la variabilidad genética sobre la que operan los procesos del cambio evolutivo, pero no constituyen un factor significativo de cambio de las frecuencias génicas. Aunque la incidencia de la mutación en cualquier gen es baja, el número de nuevas mutaciones que se originan por generación en la población, considerada globalmente, es muy alto.
5. La migración es el movimiento de individuos entre poblaciones. Si los migrantes se reproducen en la nueva población, entonces existe flujo génico. El flujo de genes puede introducir alelos nuevos en una población o puede cambiar la frecuencia de los que ya estaban presentes, con independencia de su valor adaptativo. También puede contrarrestar los efectos de otros procesos evolutivos que tienden a diferenciar la composición de los reservorios génicos de diferentes poblaciones.
6. La deriva génica es un cambio al azar en la composición del reservorio génico de una población; cobra especial importancia cuando una población pequeña se separa de una mayor (efecto fundador) y cuando el tamaño de una población se reduce en forma drástica por razones no relacionadas con la presión de la selección natural (cuello de botella).
7. El apareamiento preferencial es un proceso no aleatorio que aparta a las frecuencias genotípicas de los valores predichos por el modelo de Hardy-Weinberg, sin producir cambios en las frecuencias alélicas.

La selección natural

8. La selección natural se define como la *reproducción diferencial* de los individuos portadores de los distintos genotipos de una población. El éxito reproductivo diferencial, que resulta de las interacciones entre los organismos y su ambiente, modela la variabilidad genética, al producir cambios o mantener las frecuencias del conjunto de los alelos que componen el reservorio génico de una población.
9. En general, la selección natural no se limita a eliminar a los individuos "menos aptos", sino que es un factor crítico en la preservación y la promoción de la variabilidad.
10. El polimorfismo es la coexistencia, dentro de una población, de dos o más variantes distintas y heredables de un mismo carácter. El polimorfismo es transitorio cuando una variante va reemplazando a otra(s) en forma gradual, y es equilibrado cuando la coexistencia se prolonga en el tiempo.
11. La superioridad del heterocigoto se observa cuando los individuos heterocigóticos tienen un éxito reproductivo mayor que los homocigóticos. En esta situación, los alelos recesivos pueden perdurar aun si resultan perjudiciales en estado homocigótico.

La selección natural: acción sobre el fenotipo completo

12. La selección natural opera sobre todos los atributos observables o mensurables de un organismo. El fenotipo resulta de las interacciones entre alelos y entre el genotipo y el ambiente. Una característica fenotípica puede ser el resultado de varias combinaciones genotípicas diferentes.

Diversos tipos de selección natural

13. La selección natural se puede clasificar en cinco categorías:
    - *Selección normalizadora:* favorece a los individuos con fenotipos intermedios y desfavorece a los que presentan características extremas.
    - *Selección disruptiva:* provoca el incremento de los dos tipos extremos a expensas de los intermedios.
    - *Selección direccional:* favorece un incremento constante en la proporción de individuos con una característica fenotípica determinada.
    - *Selección dependiente de la frecuencia:* disminuye la frecuencia de los fenotipos más comunes e incrementa la de los menos comunes, ayudando a mantener la variabilidad genética.
    - *Selección sexual:* puede ser la consecuencia de la competencia entre los miembros de un sexo para aparearse con los del otro (selección intrasexual), o de la elección de parejas por parte de uno de los sexos (selección intersexual). Es la principal causa del dimorfismo sexual.

El resultado de la selección natural: la adaptación

14. Las adaptaciones son las características que les permiten a los individuos ajustarse al ambiente. Sólo las características adaptativas que tienen base genética se establecen a nivel poblacional, en el curso de la evolución, como resultado de la selección natural. Frente a un mismo desafío ambiental, no hay una única solución adaptativa perfecta, sino un conjunto de adaptaciones de complejidad y efectividad variadas.
15. Las clinas son variaciones fenotípicas graduales dentro de una especie. Siguen un patrón de distribución geográfica que puede correlacionarse con cambios graduales en factores físicos.
16. Los ecotipos son grupos de una especie que ocupan distintos hábitats y presentan fenotipos ligeramente diferentes.
17. La coevolución es el ajuste recíproco de ciertas características entre dos o más especies. Ocurre cuando se establecen interacciones tan estrechas que cada especie constituye una fuerza selectiva que opera sobre la otra.
18. El concepto de adaptación ha sido objeto de diversas críticas:
    - La teoría neutralista (Motoo Kimura) sostiene que la mayoría de las mutaciones son neutras y, por lo tanto, su destino no depende de la selección natural, sino del azar.

En síntesis *(Cont.)*

- La "crítica al programa adaptacionista" (Stephen J. Gould y Richard Lewontin) señala que algunas características podrían ser emergentes o consecuencias de las restricciones que imponen el desarrollo o la organización del organismo como un todo. Tales características no deberían interpretarse como adaptaciones.
- Se cuestiona la "omnipotencia de la selección natural": su acción está restringida por diversos factores, de modo que este proceso no hace "lo que quiere", sino "lo que puede" (J. Maynard Smith, F. Jacob y otros).

19. Existen diversos factores que limitan la acción de la selección natural: el programa genético del individuo (un conjunto de genes puede cambiar dentro de ciertos límites), los patrones de desarrollo característicos del organismo, las limitaciones que poseen las estructuras y los materiales que forman a los seres vivos, la existencia de presiones selectivas contrapuestas y las restricciones temporales dadas por la velocidad de los cambios ambientales con respecto a los que se producen en los organismos.

20. El panseleccionismo interpreta todos los rasgos de un organismo como adaptaciones. Sus críticos proponen considerar al organismo globalmente y recurrir a explicaciones alternativas a la selección natural para interpretar el origen de sus características (deriva génica, ajustes al medio sin base genética, alometrías, heterocronías, efectos pleiotrópicos de los genes, ligamiento).

21. Las exaptaciones son características incorporadas en forma selectiva o "cooptadas" a partir de otra ya existente, ya sea esta última neutral o modelada por la selección natural para una función diferente (la función es secundariamente adaptativa). Las exaptaciones y las adaptaciones (en conjunto, "aptaciones") constituyen características que aumentan la aptitud de los organismos. Los caracteres neutrales o perjudiciales fijados por azar son "no aptaciones". Desde esta concepción, el concepto de "preadaptación" resulta innecesario.

Cuestionario

1. Una de las fuentes que inspiró a Darwin la idea de la selección natural fue la selección artificial realizada por intervención humana para obtener variaciones útiles (por ejemplo, durante la cría de ganado).
   a. ¿Cuál es la principal diferencia entre ambos tipos de selección?
   b. ¿En qué circunstancias se podrían volver indistinguibles?

2. En general, en términos evolutivos, una vez pasada la edad reproductiva, la longevidad de los animales es inútil.
   a. ¿Por qué?
   b. ¿Existen excepciones?
   c. ¿Podría ser perjudicial la longevidad desde el punto de vista evolutivo?

3. Se conocen numerosos ejemplos de poblaciones fragmentadas, cuyos individuos no están distribuidos en forma homogénea en el área ocupada por la población, sino que se agrupan en subpoblaciones con distinto grado de aislamiento génico. La fragmentación excesiva puede tener efectos negativos sobre la evolución y la continuidad temporal de una población. ¿Por qué?

4. En uno de sus *Cuadernos de notas* (anterior a 1938), el joven Darwin, refiriéndose a la dispersión de las plantas, escribió: "*Cuando demuestro que las islas no tendrían plantas si no fuera por las semillas que flotan, debo afirmar que el mecanismo por el cual las semillas están adaptadas para largos transportes parece implicar un conocimiento del mundo entero y si es así, sin duda, una parte de un sistema de gran armonía*". Sin embargo, años después, Darwin dejó de pensar que el cambio evolutivo dependía de un plan divino. ¿Qué evidencias lo habrán hecho cambiar de idea?

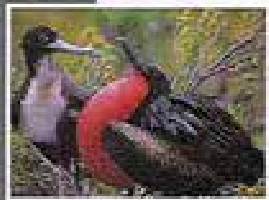
5. Indique qué tipo de selección ejemplifican los siguientes casos:
   a. A fines del siglo pasado se observó que algunas personas no enfermaban de SIDA a pesar de haber estado expuestas al virus repetidas veces. Se descubrió que eran homocigóticas para un alelo poco frecuente del gen CCR5-delta32, condición que también otorga inmunidad contra la peste bubónica (la inmunidad de los heterocigotos es parcial). Este alelo está presente en el 10% de la población europea y casi o totalmente ausente en los habitantes de otros continentes. Se cree que fue seleccionado por las epidemias de peste bubónica que diezmaron a la población europea a partir del siglo XIV (sólo la primera epidemia mató a 24 millones de personas, cerca de un tercio de la población de Europa en aquel entonces).
   b. Estudios iniciados por Rosemary y Peter Grant durante la década de 1970 en las islas Galápagos mostraron que mientras el alimento es abundante, dentro de una misma población de pinzones se observa una amplia variedad en los hábitos alimentarios y en los tamaños del cuerpo y del pico. Después de un año de sequía extrema (1976-1977) que produjo una disminución importante del alimento disponible, la población de pinzones de una de las islas se redujo de 1.400 a 200 individuos. Los individuos sobrevivientes se caracterizaban por presentar cuerpos y picos de mayor tamaño. Cuando la sequía terminó, los tamaños promedio del cuerpo y del pico de los descendientes de los so-

Cuestionario *(Cont.)*

brevivientes resultaron mayores que los promedios observados en la población antes de la sequía.

c. Los suelos próximos a las minas suelen contener grandes cantidades de metales como cobre y plomo, tóxicos para la mayoría de las plantas. Sin embargo, algunas hierbas son capaces de crecer en esos suelos. Las poblaciones de estas hierbas desarrollan la capacidad de sobrevivir en los terrenos altamente contaminados pero, al mismo tiempo, pierden la capacidad de crecer en suelos libres de contaminación. Cuando el polen de hierbas que crecen en uno de los dos tipos de suelo fecunda a una hierba que crece en el otro, se observa que los individuos menos susceptibles no crecen en los suelos libres de contaminación, y que los más susceptibles no crecen en los suelos contaminados.

Capítulo 20



Sobre el origen de las especies

... la divergencia en el seno de la especie no puede producirse sin cierta discontinuidad previa que aísle dos partes del grupo entre sí.

JULIAN HUXLEY

El tema central en el estudio de la evolución es la comprensión de los principales procesos y patrones de cambio en la historia de los seres vivos. A medida que se incorporan nuevas evidencias, técnicas de estudio y modelos de análisis, se van respondiendo muchos interrogantes pero, al mismo tiempo, se generan nuevas preguntas. Una de las preguntas fundamentales es: ¿de qué manera un reservorio de genes se separa de otro y comienza una travesía evolutiva independiente? En este capítulo analizaremos los mecanismos que permiten a las especies mantener su integridad y los modelos propuestos para explicar el origen de nuevas especies.

Hacia el concepto de especie

Aunque el término especie se utiliza ampliamente, su definición en términos científicos fue cambiando a lo largo de la historia. Incluso después de que Darwin formulara su teoría, los debates y las controversias sobre su significado, en lugar de disminuir, aumentaron.

En la actualidad, una especie se define como un grupo de poblaciones naturales cuyos miembros pueden reproducirse entre sí, producir descendencia fértil y que al mismo tiempo *está reproductivamente aislado* de otros grupos similares, es decir, sus integrantes no pueden reproducirse (o al menos no lo hacen habitualmente) con los miembros de poblaciones pertenecientes a otras especies.

En esta definición, que se conoce como concepto biológico de especie, el aislamiento reproductivo respecto de otras especies es central. En términos de la genética de poblaciones, los miembros de una especie comparten un reservorio génico común (véase cap. 18, Qué es una población) que está separado efectivamente de los reservorios génicos de otras especies. Pero, ¿de qué modo dos especies muy similares, cercanamente emparentadas, pueden mantener su identidad habitando al mismo tiempo en un territorio común? Sin duda, la clave del mantenimiento de la integridad del reservorio génico es el es-



FIG. 20-1. UN MECANISMO DE AISLAMIENTO REPRODUCTIVO. *Uno de los factores que mantienen el aislamiento genético entre las especies de insectos es la morfología de sus genitales que encajan como una llave en su cerradura*



FIG. 20-2. RABIHORCADO O AVE FRAGATA, COMÚN EN LAS ISLAS GALÁPAGOS. *Durante la época de apareamiento, la bolsa del macho de color carmesí está siempre inflada y coloreada, incluso cuando esta ave vuela y duerme. La hembra no se apareará con un macho que no tenga estas características distintivas de la especie.*

tablecimiento de una o varias barreras biológicas que aseguren el *aislamiento reproductivo* (fig. 20-1).

Si analizamos el problema desde una perspectiva evolutiva, una especie es un grupo de organismos cohesionado reproductivamente, pero muy cambiante a lo largo del tiempo y del espacio. En muchos casos, los grupos de organismos que se separan geográfica o ecológicamente de la población original, y quedan aislados del resto, pueden diferenciarse lo suficiente como para convertirse en una nueva especie. Este proceso, denominado **especiación**, ha ocurrido de un modo incesante a partir del origen de la vida, hace unos 3.800 millones de años y ha dado origen a la diversidad de organismos que han poblado la Tierra desde entonces y hasta la actualidad.

Barreras entre especies: los mecanismos de aislamiento reproductivo

Los mecanismos de aislamiento reproductivo, o *MAR*, impiden el flujo génico entre poblaciones pertenecientes a especies diferentes (fig. 20-2). Algunos mecanismos consisten en restricciones temporales, espaciales, conductuales u otras que impiden la formación del cigoto. Por esta razón, se han denominado mecanismos de aislamiento precigótico. Sin embargo, cuando los mecanismos de aislamiento precigótico no están consolidados, se pueden producir apareamientos interespecíficos y formarse cigotos híbridos (cuadro 20-1). En estos casos en general operan los llamados mecanismos de aislamiento poscigótico, que impiden que los cigotos lleguen a desarrollarse o que los híbridos alcancen el estado adulto o bien provocan infertilidad en los híbridos o en sus descendientes. En los animales, por ejemplo, muchos embriones híbridos no llegan a completar su desarrollo y mueren antes de nacer. En las plantas, es común que las semillas híbridas no maduren lo suficiente, no germinen o mueran poco después de la germinación. En caso de que los híbridos sobrevivan, éstos suelen ser estériles y, si llegan a reproducirse, en la segunda generación los descendientes presentan una viabilidad o fertilidad reducida. La consecuencia en todos los casos es que, a corto o a largo plazo, los híbridos no prosperan. Ambos tipos de mecanismos tienen las mismas consecuencias: impiden el intercambio génico entre poblaciones de distintas especies.

En el aislamiento entre dos especies emparentadas por lo general hay más de un mecanismo involucrado y es muy difícil determinar la secuencia temporal en la que éstos se establecieron.

El proceso de especiación

Un tema que los biólogos evolutivos discuten en la actualidad es cómo se origina y con qué velocidad se establece el aislamiento reproductivo. Ciertos modelos proponen que las barreras de aislamiento se establecen en forma gradual, como un resultado secundario de la diferenciación entre dos poblaciones bajo diversas presiones selectivas; otros sugieren que el aislamiento reproductivo puede establecerse rápidamente e inicia el proceso de especiación.

Este problema es importante porque se relaciona con la naturaleza del proceso de especiación y con la cantidad de tiempo necesario para que se origine una nueva especie.

Mecanismos de especiación: algunos modelos

Se han propuesto numerosos modelos para explicar cómo ocurre la especiación, basados en general en el grado de interrupción del flujo génico entre poblaciones que están en proceso de divergencia. Si bien algunos modelos están muy bien documentados, muchas veces no ha sido posible generalizar la explicación a otros casos. Para este tipo de preguntas, como para muchas otras en biología, no hay una única respuesta, ya que aún no se ha encontrado un modelo de especiación universal capaz de explicar todos los casos, sino una multiplicidad de caminos por los que puede originarse una nueva especie.

Si se consideran el modo en que se establecen las barreras al flujo génico, el tiempo involucrado en la especiación y el papel de la selección natural en la divergencia, los procesos de especiación pueden clasificarse en dos grandes categorías:

Cuadro 20-1. *Mecanismos de aislamiento reproductivo*

Mecanismos de aislamiento precigótico (o preapareamiento) que impiden la formación del cigoto híbrido		
Tipo de mecanismo	**Características**	**Ejemplo**
Aislamiento ecológico o en el hábitat	Especies cercanamente emparentadas que ocupan el mismo territorio en distintos subambientes	*Drosophila koepferae* y *Drosophila buzzatti* habitan en el noroeste argentino en el mismo territorio pero crecen y se alimentan en distintas especies de cactus
Aislamiento etológico o sexual	Especies que ocupan el mismo territorio pero no se atraen o, incluso, se rechazan sexualmente debido a factores de comportamiento	En algunas regiones de Oceanía, tres especies de moscas (*Drosophila serrata*, *Drosophila birchii* y *Drosophila dominicana*) comparten el mismo territorio pero sus patrones de cortejo son diferentes
Aislamiento temporal o estacional	Especies que ocupan el mismo territorio o el mismo hábitat pero se reproducen en distinta época del año, por lo general, en distintas estaciones	Dos especies de pinos (*Pinus radiata* y *Pinus muricata*) crecen juntas en la península de California. *P. radiata* libera el polen a comienzos de febrero y *P. muricata* en abril
Aislamiento mecánico	La transferencia de gametos es impedida por diferencias en la forma o en el tamaño de los órganos copuladores o de las estructuras florales	Las hembras de una especie y los machos de otra cercanamente emparentada tienen órganos copuladores incompatibles
Aislamiento por especificidad de los polinizadores	La polinización se lleva a cabo mediante la intervención de distintos organismos que transportan el polen de una planta a otra	*Salvia apiana* y *Salvia mellifera* viven en California y se diferencian por sus estructuras florales. Los insectos polinizadores que intervienen en la fecundación de cada una son diferentes
Aislamiento gamético	En los organismos de fecundación externa, los espermatozoides y los óvulos no se unen en cruzas interespecíficas porque poseen distintas sustancias químicas de atracción (fertilizinas)	Algunos animales marinos como las ostras o los erizos de mar liberan sus gametos al medio donde podrían fertilizarse con los gametos de otras especies. Sin embargo, esto no ocurre debido a la existencia de barreras químicas interespecíficas
Aislamiento por barreras de incompatibilidad	Los miembros de distintas especies con fecundación interna pueden aparearse pero la fecundación no ocurre	En las plantas, los granos de polen de una especie que penetran en el estigma de flores de otra especie en general no alcanzan el ovario
Mecanismos de aislamiento poscigótico (o de posapareamiento): se forman cigotos interespecíficos pero se ven afectados el desarrollo, la viabilidad o la fertilidad de la primera o la segunda generación de híbridos		
Inviabilidad de los híbridos	Los híbridos de la primera generación son eliminados inmediatamente después de la formación del cigoto (mortalidad cigótica), durante el desarrollo embrionario (mortalidad embrionaria) o en cualquier momento posterior del desarrollo anterior a la madurez sexual	Los embriones híbridos que provienen de la cruza de cabra y oveja mueren en las primeras etapas de su desarrollo
Esterilidad genética de los híbridos o esterilidad en el desarrollo	Los híbridos completan su desarrollo pero son estériles. Los genomas de las dos especies no interactúan adecuadamente durante la formación de los gametos del híbrido	La mula, el híbrido que se forma entre asno y yegua es viable pero completamente estéril ya que sus gónadas no se desarrollan

Cuadro 20-1. *Mecanismos de aislamiento reproductivo (Cont.)*

Esterilidad cromosómica o segregacional de los híbridos	Los híbridos completan su desarrollo pero son total o parcialmente estériles. Esto se debe a diferencias en el número y/o la estructura de los cromosomas parentales que conducen a desarmonías en el apareamiento meiótico, de modo que se producen gametos con duplicaciones o deficiencias de cromosomas	El rábano común (*Raphanus sativus*) y la col (*Brassica oleracea*) tienen 18 cromosomas en su cariotipo (ambas producen gametos n = 9). Cuando se cruzan ambas especies, se obtiene un híbrido de 18 cromosomas pero los dos genomas que lo conforman son incompatibles en el momento de la meiosis. La distribución de los cromosomas durante la disyunción ocurre al azar y los gametos resultantes presentan entre 6 y 12 cromosomas. Los gametos no se forman y las plantas híbridas resultan estériles
Deterioro de la segunda generación híbrida	Los híbridos de la primera generación pueden ser fértiles pero su descendencia presenta una reducción o incluso una pérdida total de la viabilidad o de la fertilidad	Entre tres especies de algodón (*Gossypium barbadense, Gossypium hirsutum* y *Gossypium tomentosum*), se forman híbridos fértiles en la primera generación pero en la segunda generación se producen plantas débiles o los híbridos mueren, en la etapa de semilla o en la de plántula

- *Especiación por divergencia:* consiste en el establecimiento gradual del aislamiento reproductivo como un resultado de la divergencia entre dos poblaciones entre las que el flujo génico se ve interrumpido por alguna barrera espacial o ecológica. En todo momento las poblaciones evolucionan en forma adaptativa.
- *Especiación instantánea o cuántica:* ocurre cuando el establecimiento del aislamiento reproductivo es súbito y se origina en poblaciones en las que prevalecen fuerzas evolutivas como la deriva génica, que restringen la evolución adaptativa.

La especiación por divergencia

Entre los mecanismos de especiación por divergencia se reconocen tres modelos principales que se diferencian de acuerdo con la distribución geográfica y la intensidad del flujo génico entre las poblaciones involucradas (fig. 20-3).

El modelo clásico de especiación por divergencia se denomina **especiación alopátrica** (*allo* = diferente, *patria* = lugar o país de nacimiento). Conforme a este modelo, la especiación ocurre en forma gradual, atravesando secuencialmente varias etapas (fig. 20-4).

1. Se establece una barrera geográfica que divide a la población original en dos poblaciones. Los individuos que viven a uno y otro lado podrían reproducirse pero la barrera lo impide (el término barrera geográfica puede referirse tanto a un área infranqueable como a un territorio no apto para que los organismos de la especie en cuestión puedan vivir) (recuadro 20-1, *Las barreras geográficas y sus consecuencias*).
2. Ante la interrupción del flujo génico, ambas poblaciones comienzan a diferenciarse genéticamente. Tal diferenciación puede ocurrir tanto como resultado de la adaptación a ambientes bióticos y abióticos diferentes o como consecuencia de la acción de la deriva génica. Como consecuencia de estos procesos, las diferencias se acumularán a ambos lados de la barrera y las poblaciones divergirán en forma gradual.
3. Luego de transcurrido suficiente tiempo, las dos poblaciones pueden ser tan diferentes que los individuos de cada una de ellas no pueden aparearse, aun cuando la barrera haya desaparecido. En este punto, las dos poblaciones son dos grupos reproductivos distintos: se han constituido dos nuevas especies. En estos casos, el aislamiento reproductivo se establece como una consecuencia secundaria de la divergencia.

Una alternativa para esta tercera etapa podría ser que, pese a la divergencia, al desaparecer la barrera geográfica los individuos de las dos poblaciones pudieran aparearse y producir híbridos. Si los híbridos resultaran más aptos que los individuos de las poblaciones parentales, éstas tenderán a fusionarse y constituir una única población. Si, por el contrario, los híbridos tuvieran una aptitud menor que la de los individuos de las poblaciones originales, se habrá establecido un mecanismo de aislamiento reproductivo poscigótico como consecuencia de la divergencia. Si los híbridos son estériles o inviables, el grado de diferenciación genética alcanzado durante la vigencia de la barrera geográfica sería suficiente como para considerar a las dos poblaciones como especies diferentes. Pero puede ocurrir que el aislamiento poscigótico alcanzado sea sólo incipiente. En este caso, la selección natural podría favorecer el establecimiento de un mecanismo de aislamiento precigótico que impida la formación de estos híbridos desventajosos. Por ejemplo, si existieran diferencias sutiles en el cortejo entre ambas poblaciones, la

selección natural favorecería a los individuos capaces de discriminar entre ambos patrones, los cuales se aparearían preferencialmente con individuos de su misma población; aquellos individuos que no se aparearan con los de su misma población producirían descendientes estériles o poco fértiles, de modo que esta característica de la "no discriminación de cortejo" terminaría perdiéndose. Así, el aislamiento reproductivo alcanzado durante la fase en que había una barrera geográfica se reforzaría con el apareamiento preferencial, completándose el proceso de especiación.

Un modelo de especiación por divergencia alternativo es la **especiación parapátrica** (*para* = lateral, contiguo; *patria* = lugar o país de nacimiento). En ausencia de una barrera geográfica, la especiación también puede producirse entre poblaciones que se encuentran en territorios contiguos. Las especies de distribución amplia están constituidas por poblaciones que difieren entre sí en mayor o menor grado, como es el caso de los ecotipos de *Potentilla glandulosa* (véase cap. 19, Adaptación al ambiente físico: clinas y ecotipos). Estas poblaciones son genéticamente diferentes pero pertenecen a la misma especie, ya que aún pueden cruzarse entre sí. Sin embargo, si existen diferencias ecológicas pronunciadas entre los territorios adyacentes donde viven las distintas poblaciones, la selección natural, al operar de modo diferencial a ambos lados de la zona de transición ambiental, podría aumentar la diferenciación genética y conducir a la especiación y así contrarrestar el efecto homogeneizador del flujo génico (véase fig. 20-3b). En este caso, la zona de transición ambiental, que se llama *ecotono*, es el ámbito en que los individuos de las dos poblaciones pueden encontrarse y reproducirse entre sí, y dar lugar a lo que se conoce como *zona híbrida*. Si los híbridos tienen una aptitud menor que las dos formas parentales, la selección natural podrá reforzar el aislamiento reproductivo y favorecer a aquellos individuos que se apareen con los de su misma población. En este modelo, el proceso descrito, al que se denomina *refor-*

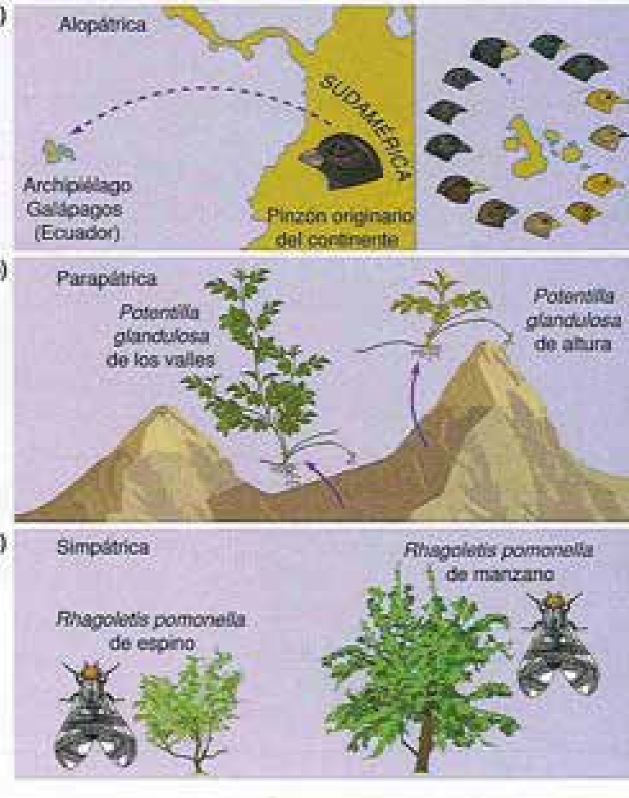


FIG. 20-3. REPRESENTACIÓN DE DIFERENTES MODELOS DE ESPECIACIÓN POR DIVERGENCIA ADAPTATIVA. *(a) Cuando la divergencia ocurre en territorios separados, se trata de especiación alopátrica. (b) La especiación parapátrica ocurre en poblaciones que divergen en territorios adyacentes. (c) La especiación simpátrica ocurre por diferenciación de subambientes dentro de una misma población que ocupa un único territorio.*

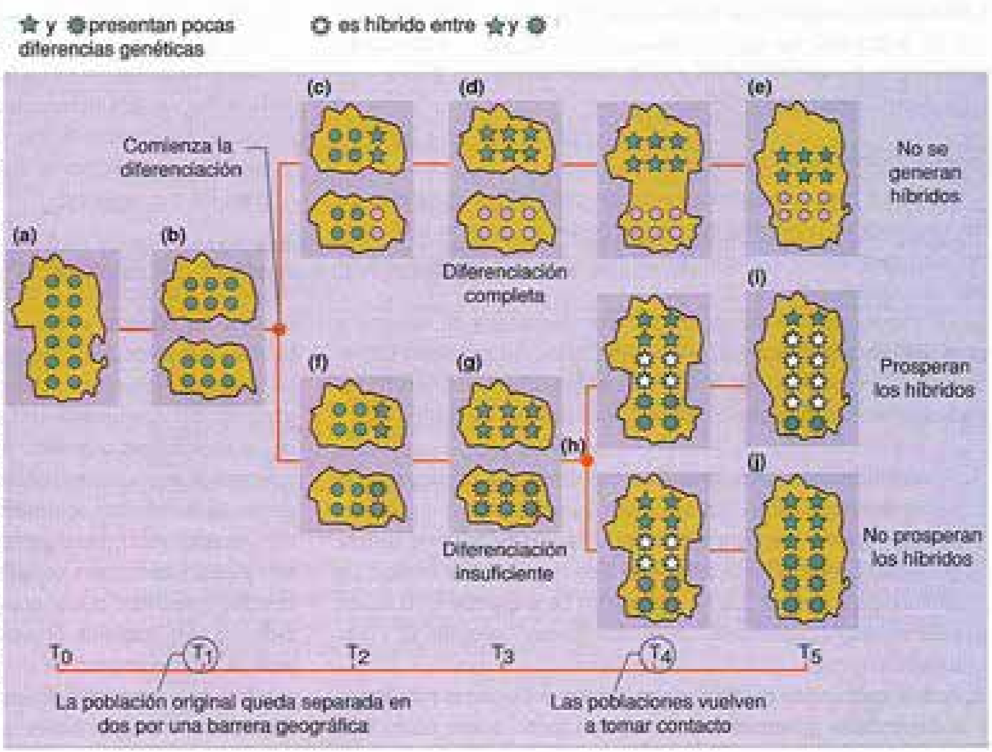


FIG. 20-4. EL PROCESO DE DIVERGENCIA ADAPTATIVA QUE PUEDE CONDUCIR A LA ESPECIACIÓN. *La secuencia se inicia cuando una población (a) es fragmentada por una barrera geográfica que la divide en dos subpoblaciones (b), entre las que no hay flujo génico. Si las presiones selectivas difieren a ambos lados de la barrera, como consecuencia del aislamiento las subpoblaciones tenderán a diferenciarse (c). Conforme transcurre el tiempo, la diferenciación irá aumentando (d) de modo que, si ambas volvieran a tomar contacto (e), no se producirían híbridos, ya que se han originado dos nuevas especies. Sin embargo, si la diferenciación no fuera suficiente (f, g), al tomar contacto en forma secundaria (h) podrían producirse híbridos. En este caso, el futuro depende de la aptitud de los híbridos. Si la aptitud del híbrido resulta superior a la de las formas parentales, se originará una nueva especie híbrida (i); si resulta inferior, es probable que se refuerce el proceso de diferenciación de las dos poblaciones hasta constituirse en dos especies (j).*

Recuadro 20-1

Las barreras geográficas y sus consecuencias

Dos poblaciones que están en territorios separados por una barrera que impide el flujo génico van divergiendo hasta convertirse en especies diferentes. Pero, ¿qué tipo de barreras pueden impedir el flujo génico? Las barreras geográficas pueden ser diversas y su condición de tal depende de las características biológicas de cada especie. Por ejemplo, un pequeño arroyo puede constituir una barrera geográfica para una especie de roedores que no pueden nadar, pero no lo será para otra especie similar que tenga la capacidad de hacerlo. Sin embargo, existen barreras muy efectivas para un gran número de especies que desencadenan procesos de diferenciación de faunas y floras completas. Este tipo de barreras pueden consistir en grandes masas de agua que separan verdaderas islas, como en el caso del fraccionamiento de Pangaea (ensayo 20-1, *La desintegración de Pangaea*). Este acontecimiento alteró profundamente el curso de la evolución, al arrojar al continente australiano a la deriva, como una verdadera arca de Noé donde evolucionó una particular y diversa fauna de mamíferos marsupiales como consecuencia del aislamiento geográfico respecto de otras masas continentales. Otras barreras menos obvias pueden ser la cima de una montaña, la presencia de charcas y lagos o terrenos que aíslen parches de vegetación. En algunos casos pueden formarse islas como resultado del establecimiento de barreras entre zonas geográficas previamente contiguas. El istmo de Panamá, por ejemplo, ha estado sumergido y expuesto en forma repetida en el curso del tiempo geológico. Mientras estuvo emergido, los océanos Atlántico y Pacífico se transformaron en "islas", ya que el istmo evitó el contacto entre las poblaciones de organismos marinos de ambos océanos, lo cual favoreció la diferenciación y así contribuyó al origen de nuevas especies. En los períodos en los que el istmo estuvo sumergido, los océanos volvieron a unirse pero, entonces, para la fauna terrestre de América fueron los subcontinentes (América del Sur y del Norte) los que pasaron a estar aislados. La especiación de los pinzones en las islas Galápagos es otro caso típico de especiación alopátrica. El mar impide el flujo génico entre las poblaciones del continente y las islas, y entre las de las diferentes islas, que han ido diferenciándose hasta constituir un grupo de trece especies diferentes muy cercanamente emparentadas a lo largo de un período de medio millón de años (véase fig. 20-4a).

zamiento, desempeña un papel fundamental, ya que conduce a la separación definitiva de las dos especies por la aparición de apareamiento preferencial (aislamiento precigótico), completándose así la especiación.

Una tercera variante de la especiación por divergencia está representada por el modelo de **especiación simpátrica** (*sym* = unido, junto; *patria* = lugar o país de nacimiento). Este modelo se refiere a los procesos de especiación que ocurren en ausencia de barreras geográficas dentro un mismo territorio. Si en una población polimórfica los individuos portadores de distintas variantes están diferencialmente adaptados a distintos compartimientos de un ambiente que es heterogéneo, con el transcurso de las generaciones las dos formas pueden acumular diferencias genéticas. Si los híbridos entre estas formas tienen una aptitud menor que la de las dos formas parentales, la selección natural puede favorecer a aquellos individuos que muestran alguna preferencia por el apareamiento con otros individuos portadores de las misma variante. El apareamiento preferencial, que impide la formación de híbridos con menor aptitud, llevará a la separación en dos poblaciones diferentes a las dos variantes que coexistían en una misma población. Cada una de las dos poblaciones pueden convertirse en nuevas especies.

En este caso en general existe una barrera ecológica, es decir, una diferenciación de hábitat dentro del mismo territorio, que sustenta el proceso. Por ejemplo, en la especie de mosca de la fruta *Rhagoletis pomonella*, de América del Norte, existen dos grupos de moscas que se alimentan de los frutos de dos tipos de árboles diferentes: espinos y manzanos (esta última, una especie introducida en América del Norte). Las moscas que viven en los manzanos se aparean preferencialmente entre sí y las que viven en los espinos también, a pesar de que conviven en una misma área (véase fig. 20-3c). Aunque son potencialmente fértiles, la probabilidad de que dejen descendencia híbrida es muy baja, ya que las moscas muestran preferencias de hábitat. Normalmente, las moscas adaptadas a hábitats diferentes detectan su fruto preferido siguiendo señales olfatorias y una vez que lo encuentran se aparean en ese mismo sitio. Además, las moscas del manzano y del espino se reproducen en diferentes épocas del año. Originalmente, esta especie de mosca explotaba el fruto del espino. A mediados del siglo XIX se descubrió que también era capaz de alimentarse del manzano. Este fenómeno de cambio de hospedador se conoce como *salto de nicho*. Desde que se produjo ese salto, las subpoblaciones de moscas adaptadas a cada tipo de fruto han divergido acumulando profundas diferencias genéticas. Las moscas de los manzanos y las de los espinos constituyen dos poblaciones y son un ejemplo de lo que se denomina *razas ecológicas* que están en camino de convertirse en nuevas especies.

La especiación instantánea o cuántica

A diferencia de lo que ocurre en la especiación por divergencia adaptativa, en los casos de especiación cuántica, el aislamiento reproductivo aparece en forma súbita, normalmente como resultado de cambios en unos pocos genes cuyo efecto fenotípico es de envergadura. Si bien este modo de especiación es mucho más rápido que el de divergencia adaptativa, puede involucrar un largo tiempo: mientras que en la divergencia adaptativa el proceso de especiación puede abarcar miles de generaciones, en la especiación cuántica las nuevas especies pueden establecerse en decenas o centenas de generaciones.

Los principales modelos representativos de la especiación instantánea son:

• La **especiación peripátrica** (*peri* = alrededor, *patria* = lugar o país de nacimiento): puede ocurrir cuando un pequeño número de individuos funda una nueva población. Si el grupo de fundadores es pequeño, puede tener una configuración genética particular, diferente y no representativa de la que tenía la población original. Esto sucede, por ejemplo, si la población pasa por un cuello de botella que reduce drás-

ENSAYO 20-1

La desintegración de Pangaea

A principios del siglo XX, el meteorólogo y geofísico alemán Alfred Wegener (1880-1930) propuso en su obra *El origen de los continentes y los océanos* que los continentes habían migrado en el transcurso de la historia de la Tierra y que esta migración era la causa de la formación de las montañas y de otros fenómenos geológicos. El mecanismo propuesto por Wegener, al que denominó Deriva Continental, fue rechazado, entre otras cuestiones, a raíz del descubrimiento de una gruesa capa por debajo del fondo oceánico que parecía hacer imposible el movimiento de los continentes.

Durante décadas, la hipótesis de la Deriva Continental despertó enormes suspicacias semejantes a las que despiertan en la actualidad la información sobre platos voladores o la percepción extrasensorial, a pesar de que numerosos geógrafos, desde Francis Bacon en 1620, habían señalado con cuánta precisión se complementan las líneas costeras de América del Sur y África. Sin embargo, en la actualidad, esta hipótesis se ha establecido firmemente como parte de la teoría denominada Tectónica de Placas.

De acuerdo con la Tectónica de Placas, la corteza terrestre está fragmentada en placas litosféricas. La parte superior de estos fragmentos constituye la corteza oceánica y continental. Se ha comprobado que las placas se desplazan, unas con respecto a las otras, a una velocidad de varios centímetros por año sobre una capa más profunda.

La manifestación geológica de este movimiento relativo ocurre, principalmente, en los límites entre placas adyacentes. Cuando las placas chocan, pueden formarse islas volcánicas o cadenas montañosas como los Andes o el Himalaya. Además, en los límites donde las placas se están separando asciende material magmático del interior de la Tierra. Las placas también pueden moverse en forma paralela al límite que las une –en direcciones opuestas o en las mismas direcciones– pero a velocidades diferentes, como ocurre en la falla de San Andrés en América del Norte.

Hace unos 200 millones de años, todos los continentes estaban unidos en un supercontinente: Pangaea. Se piensa que Pangaea empezó a desintegrarse al finalizar el período Triásico, cuando los dinosaurios alcanzaron su apogeo y ya estaban establecidos los primeros mamíferos. Primero, el grupo septentrional de continentes (Laurasia) se separó del grupo meridional (Gondwana). Posteriormente, Gondwana se fraccionó en tres partes: África-América del Sur, Australia-Antártida e India. La India se desplazó hacia el norte y chocó con Asia hace alrededor de 50 millones de años. Esta colisión inició el levantamiento del Himalaya que persiste en la actualidad, a medida que la India continúa empujando en dirección norte contra el continente asiático.

Hacia el final del período Cretácico, hace alrededor de 65 millones de años, América del Sur y África se habían separado lo suficiente como para que se formara la mitad del océano Atlántico Sur, y Europa, América del Norte y Groenlandia habían comenzado a separarse. Sin embargo, la separación completa entre Europa y América del Norte-Groenlandia no ocurrió hasta hace aproximadamente 43 millones de años, en el período Eoceno de la era Terciaria.

También durante el Eoceno, Australia se separó finalmente de la Antártida y se movió hacia el norte, hasta su posición actual. Con posterioridad, durante el Plioceno, se unió América del Sur con América del Norte por el istmo de Panamá, que se formó por actividad volcánica.

Desde que fue postulada, la teoría de la Deriva Continental ha estado íntimamente ligada a la de la evolución. Uno de los testimonios más tempranos y más impresionantes en respaldo de la Deriva Continental fue el descubrimiento de restos fósiles de un reptil pequeño, de dientes superpuestos, el *Mesosaurus*, que se encontró únicamente en las regiones costeras del Brasil y Sudáfrica. A principios de 1982, un equipo de científicos regresó de la Antártida con el primer fósil de un mamífero terrestre que se haya encontrado allí, un marsupial. Este hallazgo apoya la teoría de que los mamíferos marsupiales migraron por tierra desde América del Sur (donde actualmente sólo se conservan unas 40 especies de marsupiales) a través de la Antártida hacia Australia. Esto ocurrió antes de que ambos continentes se separaran, hace unos 55 millones de años.

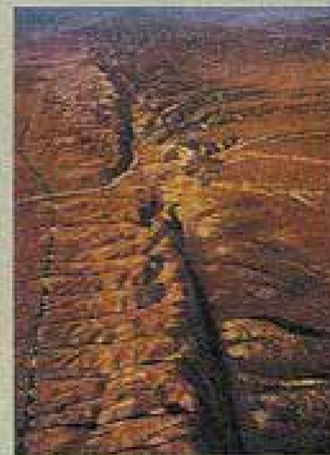


Fig. 1. *La falla de San Andrés, en los Estados Unidos, es el límite entre dos placas gigantescas en movimiento. Esta falla, que atraviesa San Francisco y se continúa por el sudeste de Los Ángeles, es responsable de los notorios terremotos de California.*



Fig. 2. *Dinámica de las masas continentales.* ***(a)*** *El supercontinente de Pangaea, hace 200 millones de años.* ***(b)*** *La disposición de los actuales continentes hace unos 125 a 130 millones de años.* ***(c)*** *Los continentes hace aproximadamente 65 millones de años.* ***(d)*** *En la actualidad, las placas se disponen formando los continentes tal como los conocemos, pero se siguen desplazando con una velocidad de 5 a 10 centímetros por año.*

Figura animada

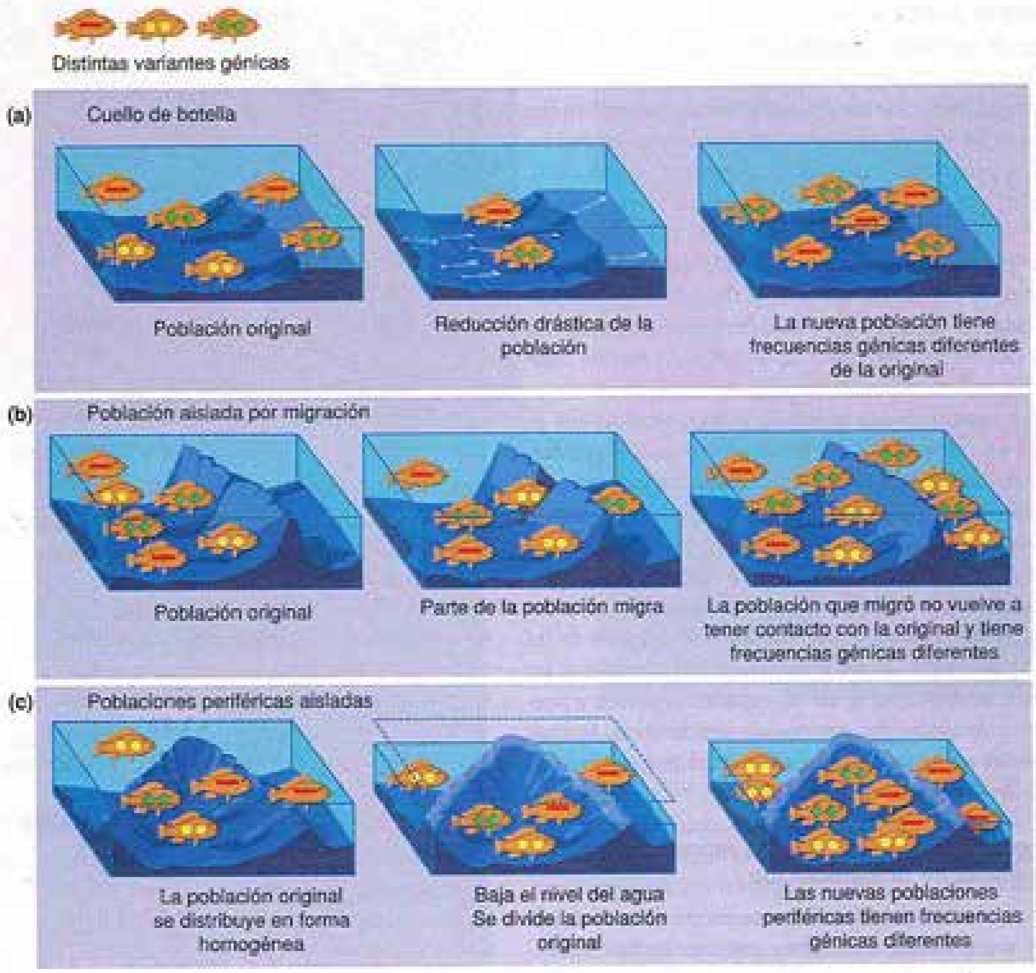


FIG. 20-5. TRES SITUACIONES QUE PUEDEN DAR LUGAR A PROCESOS DE ESPECIACIÓN CUÁNTICA PERIPÁTRICA. ***(a)*** *Cuello de botella que provoca la reducción drástica del tamaño poblacional.* ***(b)*** *Fundación de una población aislada por migración.* ***(c)*** *Retracción del área de distribución de la población central y establecimiento de pequeñas poblaciones periféricas aisladas.*

ticamente su número (véase capítulo 19), o si una pequeña cantidad de individuos, incluso una única hembra preñada, migra y queda aislada, y funda una nueva población en un área marginal. Lo mismo ocurre con una población central que disminuye su tamaño: cuando se reduce el área de distribución, quedan pequeñas poblaciones aisladas en los márgenes de la población central, con flujo génico muy restringido o interrumpido entre ellas (fig. 20-5).

En todos estos casos, como consecuencia de la deriva genética asociada con el evento fundador, las nuevas poblaciones tienen frecuencias génicas diferentes de las presentes en la población original (véase cap. 19, La deriva genética). Además, por ser poblaciones muy pequeñas, es probable que nuevas variantes genéticas se establezcan de manera azarosa. El cambio drástico de la composición genética puede determinar el aislamiento reproductivo de la nueva población respecto de la original y, por lo tanto, el establecimiento de una nueva especie. Naturalmente, en la mayoría de los casos, las poblaciones aisladas que provienen de un evento fundador o cuello de botella no necesariamente se transformarán en una nueva especie, sino que pueden reunirse con el grupo progenitor o perecer. Es probable que éste sea el destino de la mayoría de las poblaciones pequeñas y aisladas.

• La **especiación por poliploidía:** cuando individuos pertenecientes a dos especies diploides diferentes se cruzan entre sí pueden producirse incompatibilidades durante la meiosis de la descendencia híbrida que llevan a la inviabilidad o a la esterilidad. Ello se debe a que normalmente los cromosomas de distintas especies están tan diferenciados que casi no pueden reconocerse y aparearse correctamente durante la meiosis. De este modo, los híbridos sólo pueden persistir si tienen la capacidad de reproducirse de manera asexual. Sin embargo, en ocasiones la dotación cromosómica que proviene de cada especie puede duplicarse como resultado de la unión de dos gametos que no han experimentado reducción del número cromosómico durante la meiosis. En estas condiciones, los genomas resultarán compatibles, dado que cada cromosoma se apareará con su homólogo en el momento de la meiosis y así se restablecerá la fertilidad. Como vimos en el capítulo 7, este fenómeno de duplicación de la dotación cromosómica se denomina poliploidía (véase cap 8, fig. 8-8). La poliploidía, que puede resultar

de una no disyunción durante la mitosis o la meiosis, también puede ocurrir en el caso de que no se produzca la citocinesis luego de haberse completado la división celular (fig. 20-6).

El establecimiento de la poliploidía puede originar nuevas especies, ya que en estas condiciones los híbridos interespecíficos pueden reproducirse sexualmente entre sí, pero no con las especies parentales (fig. 20-7). También se pueden originar nuevas especies a partir de la repetición de copias del genoma de una única especie. Si se duplica el complemento de un híbrido interespecífico, se trata de alopoliploidía, y cuando se duplica el genoma de una misma especie, se denomina autopoliploidía. En ambos casos, la especiación, medida en tiempos geológicos, ocurre en forma casi instantánea a partir de un único evento que instala el aislamiento reproductivo.

En los animales, la especiación por poliploidía es rara, debido a que altera el balance de los cromosomas que determinan el sexo. Sin embargo, se han descrito casos de poliploidía en especies hermafroditas como caracoles, lombrices de tierra y planarias, y en especies que presentan hembras partenogenéticas –capaces de producir descendientes viables sin fecundación previa–, como algunos escarabajos, peces, salamandras y lagartos. Sin embargo, este tipo de especiación es un fenómeno especialmente difundido en las plantas: más del 50% de las plantas con flor se han originado por poliploidía. En muchos casos, los poliploides difieren fisiológicamente de las especies originales y pueden, por ello, colonizar ambientes con nuevas características. Muchas especies importantes en agricultura, incluido el trigo que sembramos en la actualidad, son poliploides de origen híbrido.

Arquitectura genética del aislamiento reproductivo: las bases genéticas de la especiación

En los últimos años, los científicos interesados en el estudio de la especiación han concentrado su atención en investigar las bases genéticas de los mecanismos que mantienen a las especies aisladas reproductivamente o que han actuado en las primeras etapas de la especiación. En esta tarea, que es quizás una de las más activas en la investigación en evolución, la pregunta no sólo consiste en saber cuántos y cuáles son los genes que intervienen en estos procesos, sino también cuál es su modo de acción, lo cual ha dado lugar a un campo de investigación que se ha denominado "arquitectura genética del aislamiento reproductivo".

Si se analiza la información disponible acerca de los casos de especiación estudiados en poblaciones naturales, se observa que los mecanismos de aislamiento reproductivo poscigótico, la esterilidad o la inviabilidad de los híbridos interespecíficos, se encuentran entre los más frecuentes. Se ha sugerido que estos mecanismos son, con probabilidad, los primeros en establecerse durante las etapas iniciales de los procesos de origen de las nuevas especies.

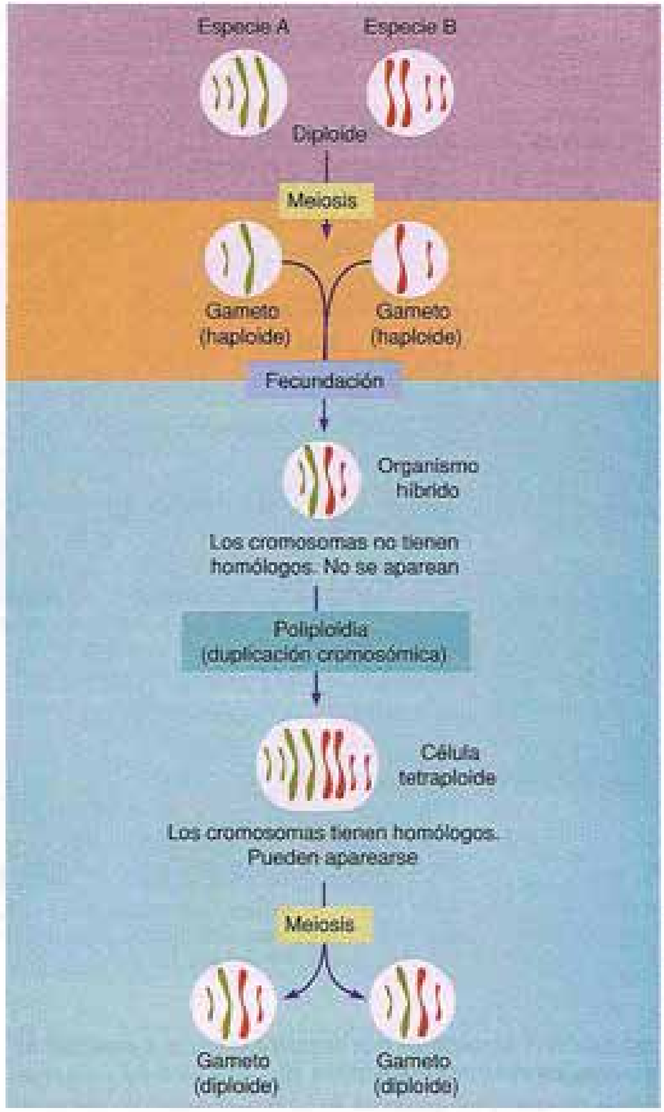


FIG. 20-6. ORIGEN DE UN TETRAPLOIDE. *La poliploidía en un individuo (autopoliploidía) puede originar una nueva especie. Si los cromosomas de un organismo diploide no se separan durante la meiosis, pueden formarse gametos diploides (2n) y la unión de estos gametos, ya sea producidos por el mismo individuo o por individuos diferentes de la misma especie, dará lugar a un individuo tetraploide (4n). Aunque este individuo pueda reproducirse sexualmente con otro tetraploide, quedará aislado reproductivamente de la especie progenitora (diploide).*

Figura interactiva

Cuadro 20-2. *Sistema de aislamiento reproductivo controlado por un solo locus. El híbrido es inviable o estéril*

	Especie 1	Híbrido	Especie 2
Genotipo	AA	Aa	aa
Aptitud	Alta	0	Alta

En virtud de la propuesta de modelos que permitan analizar las bases genéticas de estos mecanismos, se ha planteado que la explicación más simple para dar cuenta de la inviabilidad o la esterilidad híbrida es que este proceso esté controlado por un único locus (cuadro 20-2).

Sin embargo, hay un argumento teórico fuerte que sugiere que ésta no es la interpretación genética más adecuada para explicar cómo se establece el aislamiento reproductivo entre dos especies. Si suponemos que la especie ancestral (especie 1) presenta un genotipo *AA* para el

(a)



(b)

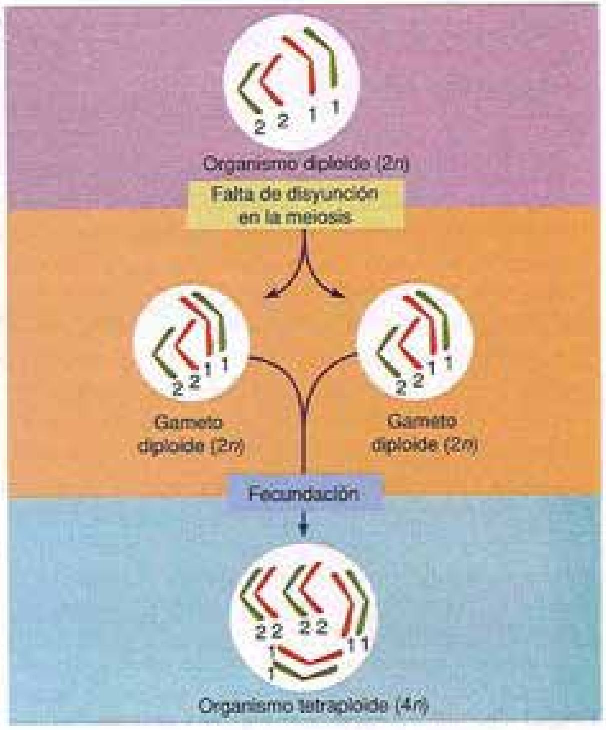


FIG. 20-7. HÍBRIDOS ENTRE ESPECIES. **(a)** *Una mula, que es un híbrido entre dos especies diferentes y se produce a partir de dos gametos haploides (n), puede crecer normalmente porque la mitosis es normal. Sin embargo, no se reproduce sexualmente porque los cromosomas no pueden aparearse en la meiosis.* **(b)** *Si se produce poliploidía y el número de cromosomas del híbrido se duplica (alopoliploide), se pueden producir gametos viables. Dado que cada cromosoma tendrá su par, pueden aparearse en la meiosis. Los gametos resultantes serán diploides (2n) y la descendencia resultará fértil.*

locus en cuestión, la nueva especie, con genotipo *aa*, habría evolucionado luego de la aparición por mutación de la nueva variante *a* que eventualmente alcanzó la fijación en la especie derivada (especie 2). Pero al mismo tiempo, el modelo supone que la combinación *Aa* es actualmente estéril o letal, lo cual conduce a la siguiente paradoja: ¿cómo una variante nueva, que en heterocigosis es inviable o letal, puede aumentar su frecuencia en una población? Una posible resolución a este interrogante resulta de considerar que la fijación de la nueva variante puede ocurrir en una población pequeña donde el azar predomina sobre la selección natural.

En la década de 1930, los genetistas estadounidenses Theodosius Dobzhansky (véase cap.17, fig. 17-24) y Hermann Müller encontraron otra posible respuesta a esta paradoja, que no incluye el requisito de que la población sea especialmente pequeña. Ambos propusieron que el aislamiento poscigótico podría evolucionar si estuviera controlado por dos o más genes que interactuaran entre sí. El caso más simple es el

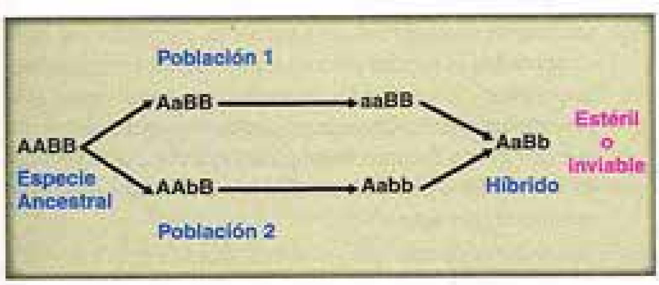


Fig. 20-8. ESTERILIDAD DE LOS HÍBRIDOS PRODUCIDA POR LAS INTERACCIONES DE DOS LOCI DIALÉLICOS. *La interacción de los nuevas variantes alélicas en el híbrido conduce a la esterilidad o a la inviabilidad.*

de un par de genes con dos alelos cada uno. Si se considera una especie ancestral que tiene un genotipo *AABB*, se parte del supuesto de que una población con estas características resulta dividida en dos poblaciones alopátricas que comienzan a evolucionar de manera independiente. En una de ellas aparece por mutación una variante *a* que es ventajosa, de modo que en poco tiempo este nuevo alelo alcanza la fijación y los individuos de esa población tendrán el genotipo *aaBB*. En la otra población se produce una mutación *b*, que en el ambiente que enfrenta esta segunda población también resulta ventajosa, de modo que por selección alcanzará la fijación y el genotipo más común en esta población será *AAbb*. Supongamos ahora que las dos poblaciones que se encontraban en alopatría vuelven a entrar en contacto (establecen un *contacto secundario*) y producen híbridos cuyo genotipo será *AaBb*. En esta etapa, los dos nuevos alelos *a* y *b* se encuentran por primera vez juntos en los individuos híbridos. Es entonces cuando se ponen en juego las posibles desventajas de las interacciones de los nuevos alelos dentro del sistema genético considerado. Si *a* fuera ventajoso cuando el genotipo en el otro locus del sistema genético considerado es *BB*, pero desventajoso cuando el genotipo es *bb*, entonces puede decirse que *a* y *b* son incompatibles (fig. 20-8). En términos genéticos, esto significa que los dos loci interactúan en forma *epistática*, es decir que la aptitud (fertilidad o viabilidad) del genotipo de cada uno de los locus depende del genotipo de otro locus. Las predicciones del modelo teórico de Dobzhansky-Müller, que parte del supuesto de que la evolución del aislamiento reproductivo poscigótico es causada muy probablemente por interacciones entre múltiples genes y no por un único gen, tienen bastante sustento en datos experimentales. Las evidencias obtenidas por cruzamientos en laboratorio entre pares de especies de reciente divergencia apoyan la idea de que la esterilidad híbrida tiene una *base poligénica*, es decir que involucra la interacción de muchos genes (recuadro 20-2, *Los genes del aislamiento*).

Recuadro 20-2

Los genes del aislamiento

Los científicos estadounidenses Willie Swanson y Victor Vacquier han investigado las bases del aislamiento reproductivo en los moluscos gasterópodos del género *Haliotis*, conocidos como abalón. Como resultado de sus estudios, han logrado caracterizar dos genes que podrían estar vinculados con el aislamiento reproductivo: uno de ellos codifica una proteína receptora en el oocito y otro, una proteína espermática llamada M7-lisina. En el momento de la fecundación, esta proteína espermática hace un agujero en la membrana del oocito y se une a la molécula receptora. La proteína receptora y la M7-lisina coevolucionan en cada especie de modo que la M7-lisina de una especie sólo puede reconocer la proteína receptora de su misma especie. El modelo de aislamiento reproductivo propuesto sobre la base de estos dos genes parte de una especie ancestral de abalón que habría tenido un único alelo L_1 para el gen de la M7-lisina y un alelo R_1 para el gen de la proteína receptora, de modo que su genotipo para estos dos loci es $L_1 L_1 R_1 R_1$. En una segunda etapa, la población ancestral se dividió en dos poblaciones, y en cada una de ellas evolucionaron de manera independiente diferentes genotipos: $L_2 L_2 R_2 R_2$ en una y $L_3 L_3 R_3 R_3$ en la otra. Cuando las dos poblaciones derivadas se reencuentran y se cruzan, la mitad de los encuentros oocito-espermatozoide serán incompatibles, de modo que la fertilidad se encuentra disminuida en un 50%. Ello se explica aplicando las leyes probabilísticas de la combinatoria. Si los oocitos y los espermatozoides liberados al medio acuático pertenecen en partes iguales a ambas poblaciones, la probabilidad de encuentro de un oocito de una población con un espermatozoide de la otra será de $^1/_4$ ($^1/_2 \times {}^1/_2$), así como existirá la misma probabilidad del encuentro inverso. De este modo, la mitad de los encuentros se producirán entre gametos de distintas poblaciones ($^1/_4 + {}^1/_4$), que son incompatibles. La otra mitad de las fecundaciones será exitosa, ya que resultará de los encuentros entre gametos de la misma población.

Origen de nuevas especies: algunas respuestas para una vieja pregunta

Resulta claro que no existe un único modelo que permita explicar el proceso de la especiación. El estudio detallado de casos de especiación en distintos grupos biológicos pone en evidencia que según las características de la especie, las condiciones ambientales y las relaciones con otros factores bióticos, la especiación puede cursar de diferentes maneras. De todas formas, desde un punto de vista teórico es posible hacer algunas generalizaciones acerca de los eventos característicos de cualquier proceso de especiación. Estos acontecimientos son:

1. *Aparición de una variante genética que se expande en una población o en una subpoblación de la especie y que determina que sus portadores se apareen de manera preferencial.*
2. *Profundización de la barrera que lleva a la separación de las dos especies.*
3. *Evolución de las diferencias genéticas, ecológicas, comportamentales, morfológicas, etc., entre las poblaciones o subpoblaciones que experimentan el proceso.*

En todos los casos, resulta claro que se requiere cierto nivel de aislamiento, ya sea geográfico, etológico o ecológico, para que el proceso se profundice.

Los modelos analizados nos han permitido responder algunas preguntas sobre el origen de las especies. Al mismo tiempo han quedado planteados diversos interrogantes. Muchas de estas nuevas preguntas están ligadas a los procesos que ocurren en un nivel de la evolución superior al de la especie. Intentaremos responderlas en el próximo capítulo.

En síntesis

Hacia el concepto de especie

1. Una especie es un grupo de poblaciones naturales cuyos miembros pueden reproducirse entre sí, pero no pueden hacerlo con los miembros de poblaciones pertenecientes a otras especies. Esta definición corresponde al concepto biológico de especie.
2. El reservorio génico de cada especie mantiene su integridad gracias a la existencia de *barreras biológicas* que aseguran el aislamiento reproductivo.
3. La especiación es el proceso por el cual los grupos de organismos que se separan geográfica o ecológicamente de la población original quedan aislados y se diferencian lo suficiente como para convertirse en una nueva especie.
4. Los mecanismos de aislamiento reproductivo (MAR) impiden el flujo génico entre poblaciones pertenecientes a especies diferentes. Los mecanismos de aislamiento precigótico son las restricciones temporales, espaciales, conductuales o de otro tipo que impiden la formación del cigoto.
5. Cuando los mecanismos de aislamiento precigótico no están consolidados, se pueden producir apareamientos interespecíficos que originan cigotos híbridos. En estos casos suelen operar MAR poscigóticos, que impiden que los cigotos lleguen a desarrollarse, que los híbridos alcancen el estado adulto o provocan infertilidad en los híbridos o en sus descendientes. Los híbridos que sobreviven suelen ser estériles.

El proceso de especiación

6. Los procesos de especiación pueden clasificarse en dos grandes categorías:

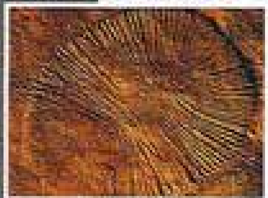
En síntesis *(Cont.)*

- *Especiación por divergencia:* el aislamiento reproductivo se establece en forma gradual cuando una barrera espacial o ecológica interrumpe el flujo génico entre dos grupos originalmente pertenecientes a una misma población. La especiación es resultado del cambio adaptativo.
- *Especiación instantánea o cuántica:* el aislamiento reproductivo se establece en forma repentina. Prevalecen fuerzas evolutivas como la deriva génica, que restringen la evolución adaptativa.

7. Hay tres modelos principales de especiación por divergencia:
   - *Especiación alopátrica:* una barrera geográfica divide a la población original en dos o más poblaciones. Una vez que se interrumpe el flujo génico, las poblaciones se van diferenciando genéticamente y pueden llegar a hacerse tan diferentes que los individuos de una no pueden tener descendencia con los de la otra, aunque desaparezca la barrera geográfica que las separaba. La aparición de MAR es una consecuencia secundaria de la divergencia.
   - *Especiación parapátrica:* ocurre entre poblaciones que se encuentran en territorios contiguos con diferencias ecológicas pronunciadas y sin barreras geográficas. La selección natural opera de manera diferencial en cada territorio, aumentando la diferenciación genética y favoreciendo la especiación.
   - *Especiación simpátrica:* ocurre en un mismo territorio y la barrera que la origina no es geográfica, sino ecológica o etológica. Los individuos portadores de distintas variantes se adaptan a distintos compartimientos ambientales y acumulan diferencias genéticas que conducen a la aparición de MAR.
8. Hay dos modelos principales de especiación instantánea:
   - *Especiación peripátrica:* ocurre cuando un pequeño número de individuos funda una nueva población. Si el grupo fundador es pequeño, puede tener una configuración genética particular, no representativa de la que tenía la población original. La deriva genética puede llevar al establecimiento al azar de nuevas variantes que conduzcan al aislamiento reproductivo.
   - *Especiación por poliploidía:* en ocasiones, cuando se cruzan dos individuos pertenecientes a distintas especies, la dotación cromosómica se duplica como resultado de la unión de dos gametos que no han experimentado reducción del número cromosómico durante la meiosis. El establecimiento de la poliploidía puede originar nuevas especies, porque en estas condiciones los híbridos interespecíficos se pueden reproducir sexualmente entre sí, pero no con las especies parentales. También se pueden originar nuevas especies a partir de la repetición de copias del genoma de una única especie.
9. Los MAR más frecuentes son los poscigóticos. Se ha sugerido que estos mecanismos son, con probabilidad, los primeros en establecerse durante las etapas iniciales de los procesos de origen de las nuevas especies.
10. Theodosius Dobzhansky y Hermann Müller propusieron que el aislamiento poscigótico podría evolucionar si estuviera controlado por dos o más genes que interactuaran entre sí. La evidencia experimental sugiere que la esterilidad híbrida tiene una base poligénica.
11. En términos generales, la especiación ocurre a través de una serie de eventos característicos:
   - Aparición de una variante genética que se expande en una población o en una subpoblación y que determina que sus portadores se apareen de manera preferencial.
   - Profundización de la barrera que lleva a la separación de las dos especies.
   - Evolución de las diferencias entre las poblaciones o subpoblaciones que experimentan el proceso.
   - En todos los casos, para que el proceso se profundice, se requiere cierto nivel de aislamiento, ya sea geográfico, etológico o ecológico.

Cuestionario

1. En algunos casos, poblaciones de organismos muy diferentes entre sí pueden sufrir procesos de especiación paralelos. ¿En qué circunstancias podrían ocurrir estos procesos? Mencione algún ejemplo.
2.
   a. Compare los procesos biológicos involucrados en los MAR precigóticos y poscigóticos.
   b. En términos energéticos, ¿cuáles de estos mecanismos son más costosos? ¿Por qué?
3. ¿Qué conceptos abordados en este capítulo son necesarios para analizar el caso de los pinzones de las islas Galápagos? (véase cap. 17, El viaje a bordo del *Beagle*)
4. En las plantas, los procesos de especiación simpátrica por hibridación y poliploidía son más comunes que en los animales. ¿Cómo podría explicar esta diferencia?
5. Bacterias del género *Wolbachia* habitan dentro de las células del tracto reproductivo de diversos artrópodos y producen en sus hospedadores distintos efectos, entre los que se incluyen partenogénesis e incompatibilidad citoplasmática. Dos especies de avispas, *Nasonia giraulti* y *N. longicornis*, llevan estas bacterias en sus células, y si se cruzan, nunca producen descendencia. Sin embargo, si las avispas son tratadas con antibióticos que eliminan a las bacterias, producen descendencia viable y fértil.
   a. ¿Se trata de especies verdaderas de avispas?
   b. ¿Qué tipo de MAR es el observado?



Macroevolución: la historia de la vida

Hay grandeza en esta concepción de la vida... Mientras este planeta ha ido girando según la constante ley de la gravitación, se han desarrollado y están evolucionando, a partir de este comienzo tan sencillo, una infinidad de formas cada vez más bellas y maravillosas.

Charles Darwin

Como vimos, en el marco de la teoría sintética de la evolución, gran parte de la teoría de Darwin fue formulada en términos de la evolución de las poblaciones. Este nivel de análisis del proceso evolutivo se denomina microevolución. En contraste, la evolución de las especies y de los taxones de rango supraespecífico constituyen un campo de estudio de la biología evolutiva denominado **macroevolución**. El puente que atraviesa el abismo que parece existir entre estos dos niveles de la evolución es el proceso de formación de nuevas especies, tema que hemos tratado en el capítulo anterior.

Dado que las especies están integradas por individuos interfértiles, que a su vez pueden formar parte de diferentes poblaciones, cabe preguntarse si las propiedades evolutivas de las especies y de los taxones superiores coinciden con las de las poblaciones. De esta pregunta derivan otros interrogantes, tales como: ¿pueden los procesos microevolutivos –la selección natural, la migración o la deriva genética– dar cuenta de los patrones de cambio que se observan en el registro fósil? En otras palabras, cabe preguntarnos si los procesos tan bien documentados por los genetistas de poblaciones son suficientes para interpretar episodios macroevolutivos como, por ejemplo, la colonización del ambiente terrestre por las plantas y los vertebrados, la diversificación y la extinción de los dinosaurios o la forma de arbusto que representa la evolución del linaje de los homínidos (fig. 21-1). Cuando se desea estudiar los patrones evolutivos que se manifiestan en largos intervalos de tiempo en la historia de la vida, es en el cuerpo teórico de la macroevolución donde debemos buscar las respuestas.

La evolución a gran escala: procesos y patrones macroevolutivos

Algunos biólogos evolutivos sostienen que, de acuerdo con la teoría sintética de la evolución, la macroevolución puede explicarse como el resultado de la acción continua de los procesos que actúan en el seno de las poblaciones. Desde este punto de vista, el cam-



Fig. 21-1. EL PASAJE A LA TIERRA. *Las extremidades de los tetrápodos evolucionaron a partir de las aletas de los peces precursores. Los primeros tetrápodos que vivieron en tierra firme necesitaban regresar al agua para reproducirse. La separación definitiva del agua llegó a principios del período Carbonífero (véase cuadro 21-1). Éste es uno de los procesos que se estudian a nivel macroevolutivo.*

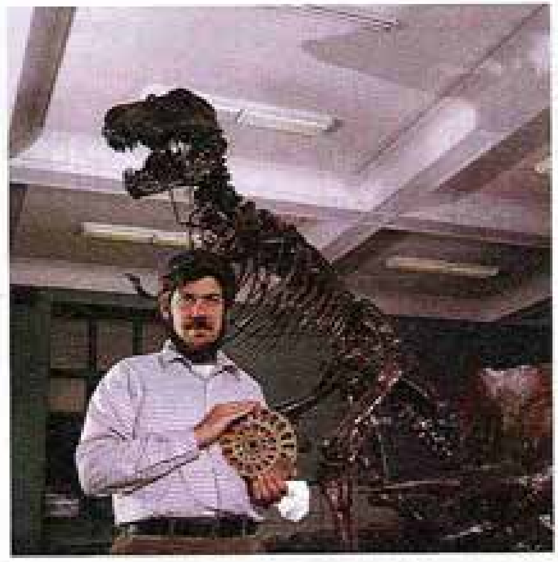


Fig. 21-2. STEPHEN J. GOULD (1941-2002). *Fue uno de los biólogos evolutivos más destacados del siglo XX. Su mirada crítica y creativa contribuyó a ampliar los horizontes de la teoría evolutiva a través de numerosos aportes: el modelo de los equilibrios discontinuos, la crítica al programa adaptacionista, el reconocimiento de diferentes niveles jerárquicos en la evolución, entre otros. Fue especialmente relevante su constante contribución a la divulgación de las ideas evolucionistas a través de excelentes libros y artículos, que son tan amenos como profundos y rigurosos.*

bio gradual y constante resultante de la acción de la selección natural –que cumple un papel esencial– explicaría tanto la divergencia de las poblaciones como el origen de nuevas especies e incluso de los taxones de rango superior.

Sin embargo, no todos los autores están de acuerdo con esta interpretación. Algunos sugieren que los procesos que producen el cambio de las frecuencias génicas en las poblaciones no son suficientes para comprender el cambio evolutivo en otras escalas. Diversos investigadores, entre ellos los paleontólogos estadounidenses Niles Eldredge, del Museo Americano de Historia Natural, y Stephen Jay Gould, de la Universidad de Harvard (fig. 21-2), propusieron que la evolución puede ocurrir en diferentes niveles y que en cada uno de ellos ocurren procesos diferentes. Quienes apoyan esta hipótesis sostienen que, según el nivel jerárquico que se analice, pueden reconocerse distintas unidades evolutivas: genes, organismos, poblaciones, especies. Este tipo de aproximación al estudio de la evolución implica la necesidad de caracterizar los procesos específicos característicos de cada nivel, así como analizar las consecuencias evolutivas de las interacciones que estarían ocurriendo entre diferentes niveles.

Por ejemplo, así como en las poblaciones opera la selección natural a través del éxito reproductivo diferencial de los individuos, en el nivel macroevolutivo podría operar un proceso análogo al que se ha denominado *selección de especies*, cuyas unidades de selección son las especies. Así como la variabilidad en ciertos caracteres define el éxito diferencial de los organismos en las poblaciones, ciertas características propias de cada especie, como los patrones de distribución espacial, la estructura de las poblaciones (tamaño, proporción de sexos, composición de edades), las tasas de mutación o la composición del reservorio génico en un contexto ambiental determinado, producirían diferencias en las tasas de especiación y/o de extinción que dan por resultado distintos patrones de cambio dentro de un linaje a largo plazo. Muchos patrones de diversificación observados en el nivel macroevolutivo podrían ser consecuencia de este tipo de mecanismo (fig. 21-3).

¿Qué evidencias respaldan los diferentes enfoques? Aunque se pueden hacer inferencias sobre el curso de la macroevolución a partir de la observación de las especies actuales, las evidencias más significativas del cambio evolutivo en este nivel provienen del registro fósil. Si la evolución fuera, únicamente, el resultado de la acción de los procesos microevolutivos, el registro fósil debería mostrar un patrón de cambio gradual y continuo dentro de los linajes. En efecto, los paleobiólogos han encontrado en algunos linajes evidencias de transformación gradual, es decir, pequeños cambios en las características de las especies a lo largo del tiempo. Sin embargo, este patrón no es evidente en el registro fósil de muchos otros grupos de organismos. En diversos linajes se observa que la historia está caracterizada por eventos de diversificación que, por lo general, suceden a episodios de extinción masiva, en los que no sólo desaparecieron algunas especies sino grupos enteros de rango superior al de especie, tales como géneros o incluso familias completas.

A continuación analizaremos con mayor profundidad algunos de los principales patrones que se observan en el nivel macroevolutivo.

Características similares: la evolución convergente

Los organismos que ocupan ambientes similares en algunos casos pueden parecerse entre sí aunque tengan un parentesco muy lejano. La adquisición, a través de historias evolutivas independientes, de características adaptativas equivalentes ocurre porque esos organismos están sujetos a presiones selectivas similares.

Por ejemplo, en su anatomía externa, las ballenas son semejantes a ciertos peces cartilaginosos –como los tiburones– y a diversas especies de peces óseos grandes, tanto en su forma hidrodinámica como en otros aspectos externos. Sin embargo, las ballenas son mamíferos y sus aletas, a diferencia de las de los peces, ocultan estructuras anatómicas remanentes de una mano de tetrápodo (fig. 21-4).

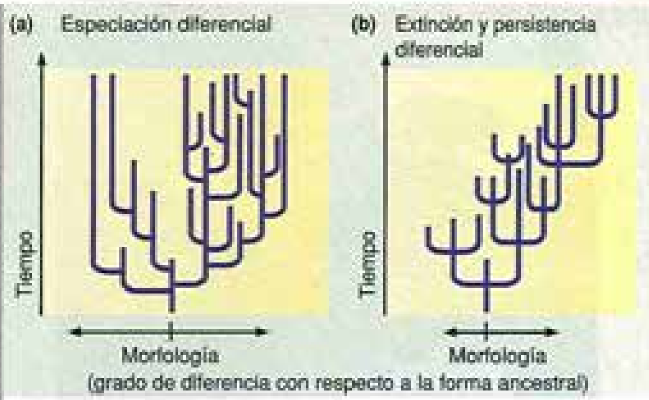


Fig. 21-3. DOS PATRONES MACROEVOLUTIVOS QUE RESULTAN DEL PROCESO DE SELECCIÓN DE ESPECIES. *Esta representación es un árbol filogenético en el cual las ramas representan los distintos linajes que surgen o se extinguen a lo largo del tiempo. Cada punto de ramificación contiene a un ancestro hipotético e indica un evento de separación de dos linajes evolutivos. El eje tiempo, en este caso, se representa en forma vertical.* ***(a)*** *El linaje que da lugar a las ramas a la derecha de la forma original presenta mayores tasas de especiación que el linaje de la rama izquierda, de manera análoga a los individuos que en una población presentan una tasa reproductiva más alta.* ***(b)*** *Las especies del linaje que se encuentra a la derecha de la forma original presentan mayores tiempos de persistencia (menores tasas de extinción) que los de la rama izquierda, de manera análoga a las diferentes tasas de supervivencia que pueden presentar los organismos en una población.*

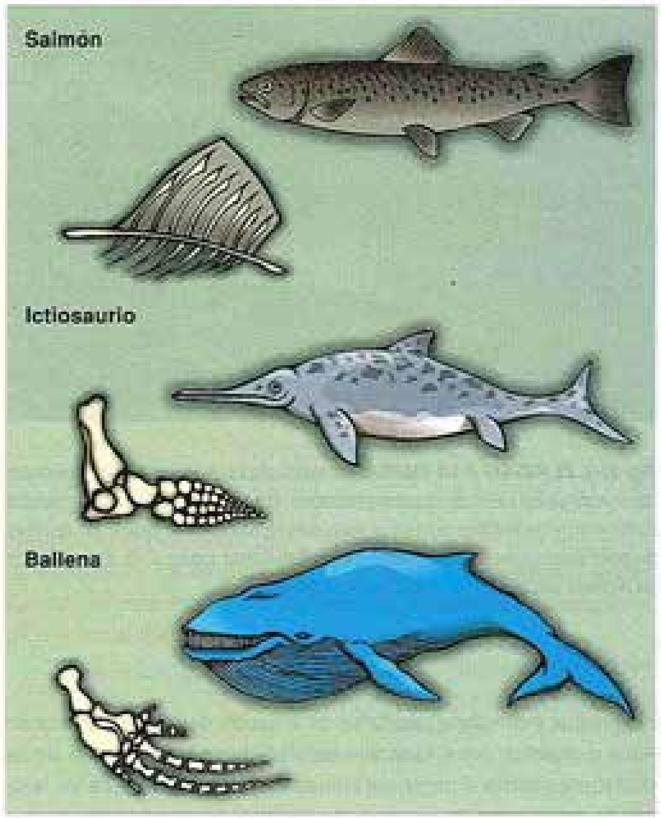


Fig. 21-4. EVOLUCIÓN CONVERGENTE. *Los peces (salmón) y los mamíferos acuáticos (como la ballena) que nadan a gran velocidad tienen un aspecto similar a pesar de pertenecer a linajes evolutivamente diferentes. Por distintas rutas evolutivas, han adquirido adaptaciones similares como resultado de estar sometidos a presiones selectivas equivalentes. Sin embargo, las aletas de los ictiosaurios, actualmente extintos, y la de las ballenas, a diferencia de las de los peces, ocultan estructuras anatómicas homólogas, remanentes de una mano de tetrápodo.*

Otro ejemplo de evolución convergente lo proporcionan el wombat, la marmota y el damán. Aunque no están cercanamente emparentados, estos mamíferos tienen un aspecto muy similar que fue adquirido por caminos evolutivos separados, a partir de presiones de selección similares (fig. 21-5).

Por su parte, dos familias de plantas que invadieron los desiertos en diferentes partes del mundo originaron los cactus y las euforbias. Ambas familias tienen tallos carnosos grandes –con tejidos capaces de acumular reservas de agua– y espinas protectoras. Sin embargo, sus flores, diferentes por completo, revelan que sus orígenes evolutivos son lejanos (fig. 21-6).

Características disímiles: la evolución divergente

Como vimos al analizar el proceso de la especiación, la evolución divergente ocurre cuando una población o un fragmento de una población se aísla del resto de la especie y debido a presiones selectivas particulares y a factores azarosos, sigue un curso evolutivo diferente. Un ejemplo de ello es el caso del oso polar. Hace aproximadamente 1,5 millones de años, *Ursus arctos*, el oso pardo, se dispersó por todo el hemisferio Norte, desde los bosques caducifolios a través de los bosques de coníferas hasta la tundra. Como muchas especies de gran dispersión, el oso pardo presenta varios ecotipos locales (véase cap. 20, La especiación por divergencia). Una población de *Ursus arctos* se separó del grupo principal y derivó en otro grupo de organismos aislados reproductivamente, es decir, en una nueva especie. Como consecuencia de la especiación y de las nuevas presiones selectivas existentes en el ambiente, se acumularon diferencias respecto de su ancestro. Esta nueva especie es el conocido *Ursus maritimus* (fig. 21-7), osos de pelaje blanco que habitan en la región ártica.

Así como en el nivel microevolutivo la selección natural puede conducir a la evolución divergente de dos poblaciones y producir, por ejemplo, la diferenciación de ecotipos adaptados a sus ambientes locales, en la transición de los niveles microevolutivo y macroevolutivo, esta evolución divergente puede conducir a especiación.

La especiación representa el puente que vincula la microevolución y la macroevolución.

El cambio gradual y continuo en el nivel macroevolutivo

En algunos casos, el patrón que evidencia el registro fósil manifiesta una transformación continua a lo largo del tiempo geológico. Muchos investigadores han indicado que este patrón puede explicarse como la resultante de la lenta acumulación de mutaciones por selección natural que conduce a un cambio gradual dentro de las poblaciones.

Cuando el cambio gradual opera de manera constante durante largos períodos, produce un patrón a nivel macroevolutivo que se denomina **cambio filético** o **anagénesis**. Bajo la presión de la selección direccional, una especie va acumulando cambios en forma gradual y constante hasta que, finalmente, es tan diferente de sus predecesoras que puede considerarse una nueva especie (fig. 21-8). En este ca-

(a) (b) (c)

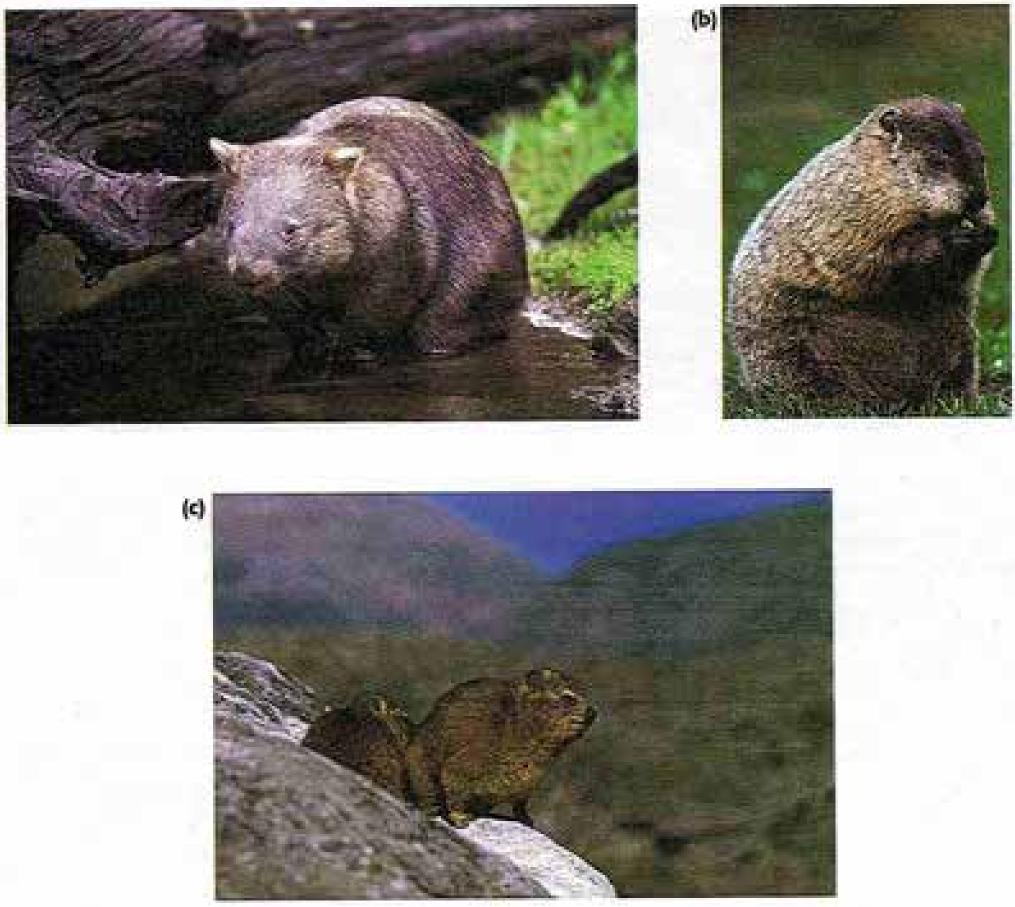


Fig. 21-5. MAMÍFEROS SEMEJANTES. ***(a)*** *Wombat (Vombatus ursinus),* ***(b)*** *marmota (Marmota monax) y* ***(c)*** *damán (Procavia capensis).*

(a) (b)

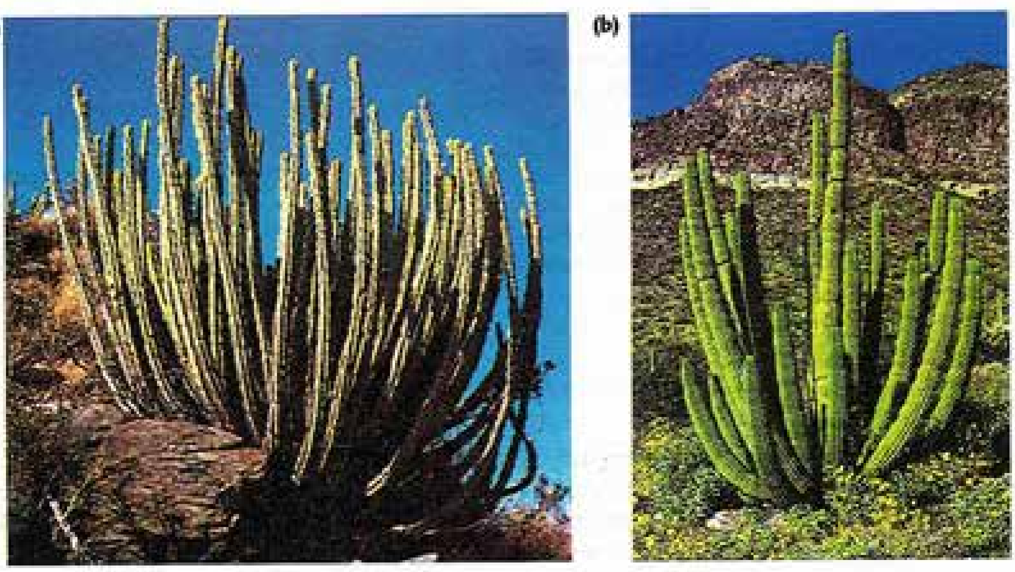


Fig. 21-6. PLANTAS DEL DESIERTO. *Miembros de las familias de la euforbia* ***(a)*** *y el cactus* ***(b)*** *que han estado separados por milenios de historia evolutiva. Los cactus evolucionaron en los desiertos del Nuevo Mundo y las euforbias en las regiones desérticas de Asia y África. Los miembros de ambas familias, que representan un caso de evolución convergente, tienen tallos carnosos adaptados al almacenamiento de agua, espinas protectoras y hojas notablemente reducidas.*

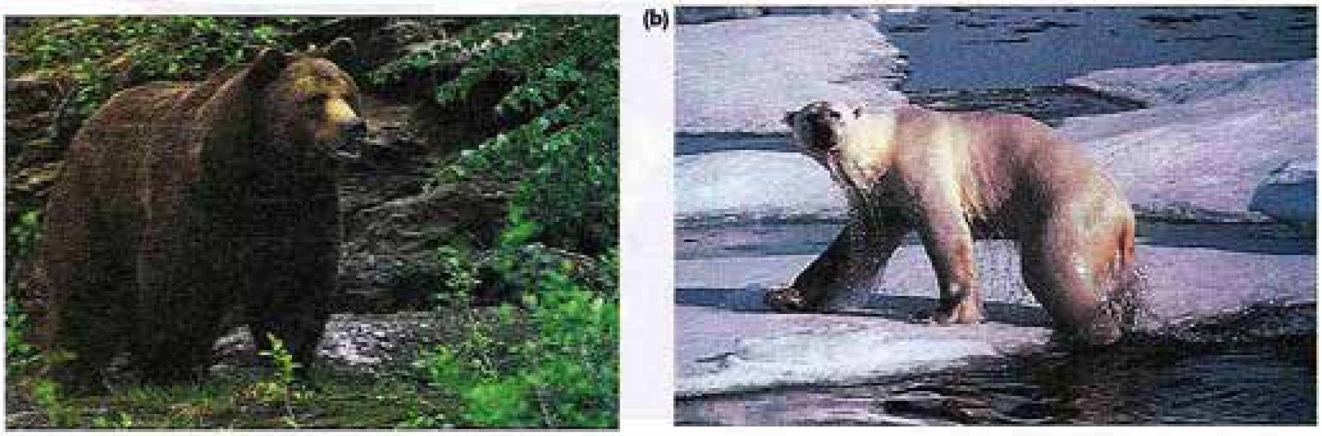


Fig. 21-7. ***OSOS PARDO Y POLAR.*** *Los osos pardos* ***(a)****, aunque son miembros del orden de los carnívoros y están muy relacionados con los perros, son principalmente herbívoros y complementan su dieta sólo ocasionalmente con peces y animales de presa. Por su parte, el oso polar* ***(b)*** *es casi por completo carnívoro y su dieta básica está constituida por focas. Además, el oso polar difiere físicamente de los otros osos en varios aspectos, como su color blanco, sus dientes característicos del tipo carnívoro, su cabeza y hombros hidrodinámicos y las cerdas rígidas que cubren las plantas de sus pies, que favorecen aislamiento térmico y capacidad de tracción sobre el hielo resbaloso.*

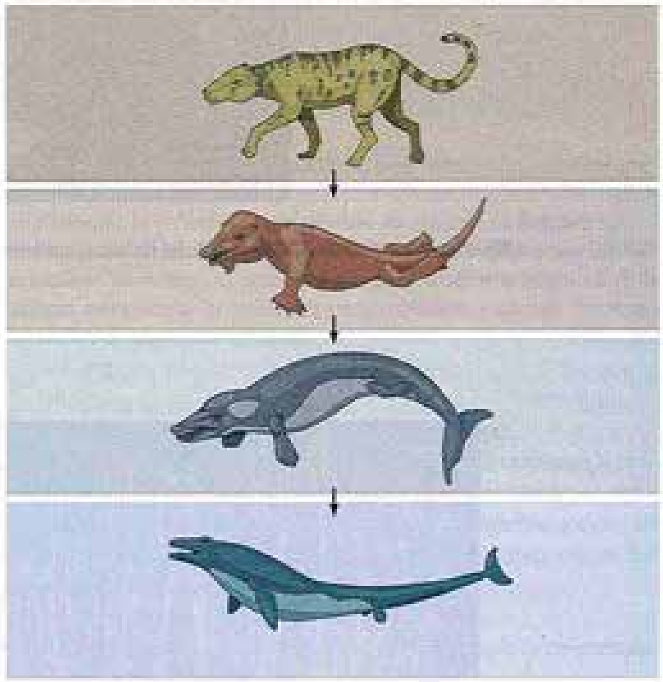


Fig. 21-8. DISTINTAS ETAPAS EN LA TRANSFORMACIÓN EVOLUTIVA DEL LINAJE DE LOS CETÁCEOS. *Esta secuencia es una reconstrucción basada en la anatomía del esqueleto. El grupo ancestral que surgió a fines del Cretácico es Mesonychus, un miembro de la familia de mamíferos omnívoros Mesonychidae. A esta familia pertenecían también los antecesores de los ungulados actuales. Los fósiles derivados de este ancestro revelan las transformaciones que experimentó este linaje en el curso de su adaptación al ambiente marino.*

so, los cambios microevolutivos son los responsables del patrón macroevolutivo resultante. Así, dentro de una misma rama del árbol evolutivo que sigue este patrón de transformación filética, se pueden definir diversos "segmentos" que representan sucesivas especies, las cuales se van reemplazando unas a otras a medida que se acumulan cambios. En términos paleontológicos, estas especies se denominan *cronoespecies.*

En el concepto darwiniano clásico de la evolución, la acumulación lenta y gradual de los cambios es un aspecto central. De acuerdo con este marco de interpretación, la especiación es una consecuencia de la lenta diferenciación que ocurre entre las poblaciones y el cambio filético es la versión a gran escala de estos acontecimientos microevolutivos.

El cambio discontinuo en el nivel macroevolutivo

Como vimos en el capítulo anterior, en algunos casos, el origen de nuevas especies puede explicarse por la lenta acumulación de diferencias genéticas entre poblaciones que enfrentan distintas condiciones

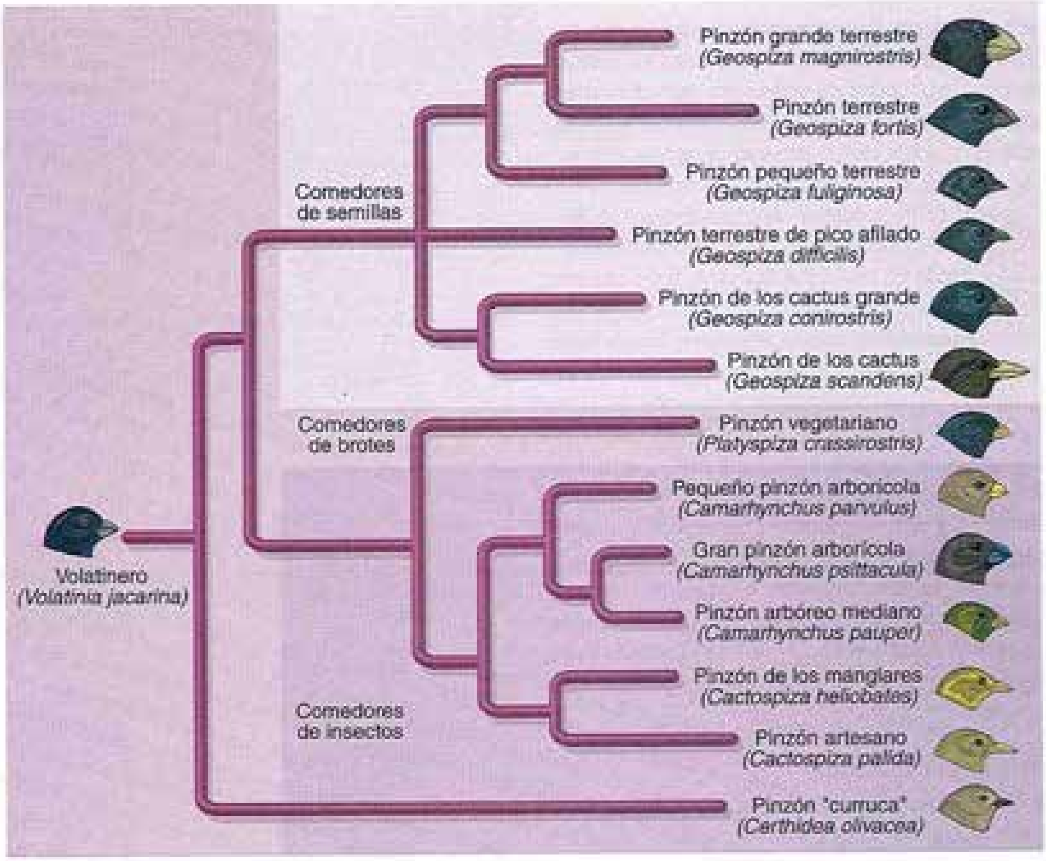


Fig. 21-9. LOS PINZONES DE LAS ISLAS GALÁPAGOS, UN EJEMPLO DE CLADOGÉNESIS. *Las diversas especies de pinzones de estas islas volcánicas presentan especializaciones, principalmente en la forma del pico, que se vinculan con diferentes hábitos de alimentación.*

ambientales, lo que las lleva a incorporar diferentes adaptaciones. En algún momento del proceso de divergencia y como resultado de la acumulación de diferencias, las poblaciones pueden quedar aisladas reproductivamente, de manera que aun en el caso de que el contacto entre ellas se restableciera, no podrían reproducirse. Este proceso de divergencia que puede conducir al origen de nuevas especies puede observarse en el registro fósil y se representa como el origen de nuevas ramas en el árbol del linaje. Este patrón de cambio se denomina **cladogénesis**. Las especies formadas por cladogénesis son los descendientes contemporáneos de un antecesor común que se diversificó y originó distintas especies. Si el origen de nuevas especies se produjo del modo descrito en el caso del oso polar, el patrón de cambio en el registro fósil debería ser gradual.

Sin embargo, existen grupos en los cuales el patrón de cambio no parece ser compatible con el gradualismo filético; es el caso de los pinzones de Galápagos, en el que el origen de las trece especies que pueblan las islas parece haberse establecido en forma súbita (fig. 21-9).

En general, los paleobiólogos se han inclinado a dar mayor importancia al papel de la cladogénesis que al cambio filético en el proceso evolutivo. Por ejemplo, Ernst Mayr, ornitólogo y biólogo evolutivo, uno de los creadores de la teoría sintética de la evolución (véase cap. 17, Después de Darwin), sostiene que la formación de especies nuevas por la escisión de poblaciones pequeñas a partir de un tronco ancestral (por ejemplo, por un evento fundador que conduzca a un proceso de especiación peripátrica, como vimos en el capítulo 20, La especiación por divergencia) sería uno de los principales modos por el que se originan nuevas especies. En poblaciones pequeñas, las combinaciones genéticas más favorables podrían aumentar con rapidez en número y frecuencia sin ser "diluidas" por el flujo de genes. Si éste fuera el patrón de cambio predominante, la evolución no ocurriría de manera continua y gradual, sino que habría episodios o "pulsos" asociados con la especiación en los que el cambio es más intenso. Estos pulsos darían cuenta de los incrementos súbitos de la diversidad observados en ciertos momentos de la historia de la vida, representados en puntos definidos del registro fósil.

Si bien hasta hace poco tiempo muchos evolucionistas pensaban que la diferencia entre estos dos tipos de cambio –cambio gradual y discontinuo– era sólo una cuestión de las diferentes escalas temporales de los procesos macroevolutivo y microevolutivo, en la actualidad muchos especialistas consideran que son dos modalidades diferentes, que coexisten en el nivel macroevolutivo. Estos dos modelos no deben ser vistos como alternativas excluyentes, sino como interpretaciones complementarias que reflejan la complejidad que existe en este nivel de la evolución.

Radiación adaptativa: una diversificación repentina

El paleontólogo estadounidense George G. Simpson (1902-1984), otro de los fundadores de la teoría sintética, señaló que la radia-

ción adaptativa es el patrón principal de la macroevolución. En el registro fósil se la descubre como una diversificación repentina –en la escala del tiempo geológico– de un grupo de organismos que comparten un antecesor común cuya aparición en general es muy próxima al momento de la radiación. En muchos casos, este tipo de especiación explosiva está asociada con el éxito de un grupo que posee una nueva "característica clave", que posibilita la invasión de una nueva zona adaptativa. Así, el nuevo atributo del grupo abre una nueva frontera biológica que posibilita la colonización de un hábitat tan vasto como la tierra o el aire.

El registro fósil contiene muchos casos que pueden interpretarse como radiaciones adaptativas. Por ejemplo, hace unos 300 millones de años, los reptiles se independizaron del agua por la aparición del huevo amniota –un huevo que tiene su propia reserva de agua y, por lo tanto, puede sobrevivir en la tierra–. Este rasgo fue la clave que explica su exitosa y rápida diversificación durante el proceso de colonización de los ambientes terrestres. Una explosión evolutiva semejante, y todavía más rápida, dio origen más tarde a la diversificación de las aves, cuya característica clave, el vuelo, les abrió la frontera hacia el ambiente aéreo. Otro ejemplo notable de radiación adaptativa es el que representa la diversificación de los mamíferos (fig. 21-10). La radiación adaptativa puede considerarse como la combinación de una cladogénesis intensa sumada al cambio filético.

Se termina un linaje: la extinción

La extinción es un fenómeno tan frecuente y tan bien documentado en el registro fósil que pone en evidencia que el destino inexorable de toda especie es la extinción. Cuando se analiza la historia de la diversidad biológica, se puede apreciar que sólo una pequeña fracción de las especies que han vivido alguna vez está presente en la actualidad. Las especies actuales representan menos del 0,1% de la biodiversidad global, es decir, del conjunto de las especies que han existido a lo largo de la historia de la vida en la Tierra.

En un estudio que requirió años de exhaustiva recopilación de información, los paleontólogos estadounidenses J. John Sepkoski (h.) (1948-1999) y David M. Raup, de la Universidad de Chicago, Estados Unidos, reunieron todos los datos disponibles acerca de la extinción de especies de organismos marinos durante los últimos 600 millones de años. Los análisis estadísticos de estos datos mostraron que existe una tasa de extinción constante que representa la denominada *extinción de fondo*, cuya magnitud es de alrededor de 180 a 300 especies extinguidas cada millón de años. También observaron que en el curso de los últimos 250 millones de años este ritmo de extinción parece haberse interrumpido por períodos geológicamente breves, en los que la tasa de extinción se intensifica de manera drástica afectando a un buen número de grupos taxonómicos. Estos períodos, en los que se produce una apreciable disminución de la diversidad, se conocen como *extinciones masivas*. Algunos autores sugieren que las extinciones masivas han ocurrido con cierta periodicidad, en ciclos que estiman en alrededor de 26 millones de años. Algunas extinciones masivas implicaron sólo una duplicación o triplicación de la tasa de extinción de fondo, mientras que en otras el resultado fue la eliminación de una cantidad enorme de especies, que llegó a provocar la desaparición completa de grupos taxonómicos importantes.

La mayor extinción masiva ocurrió hacia el final del período Pérmico y principios del Triásico, hace 248 millones de años (cuadro 21-1), cuando se extinguieron entre el 80% y el 85% de las especies que vi-



Fig. 21-10. MARSUPIALES Y PLACENTARIOS, DOS RAMAS DE MAMÍFEROS QUE DIVERGIERON TEMPRANAMENTE. *Ambos grupos se distinguen, en primer lugar, por el grado de desarrollo con que paren a sus crías. Aunque las radiaciones adaptativas que experimentaron los marsupiales en Australia y los placentarios en el resto de los continentes fueron acontecimientos independientes que partieron de diferentes especies ancestrales, en ambos grupos se pueden reconocer descendientes con sorprendente semejanza. Como se observa en los ejemplos ilustrados, hay adaptaciones similares en marsupiales y placentarios que viven en hábitats parecidos y comparten el mismo tipo de hábitos. Sin embargo, cuando se analizan las relaciones de parentesco considerando un buen número de características, todos los marsupiales están más próximos entre sí que cualquiera de ellos con respecto a cualquier otro placentario, y viceversa.*

Cuadro 21-1. *Principales acontecimientos en la historia de la vida*

Era	Período	Características
PRECÁMBRICA	m.a. 4500-543	Origen de la vida. Diversificación de procariontes. Origen de células eucariontes. Origen de la multicelularidad. Hacia el final de la era, primeros fósiles conocidos de animales (Fauna de Ediacara).
PALEOZOICA	Cámbrico 543-500	Invertebrados marinos con concha. Primeros vertebrados. Diversificación de las algas.
	Ordovícico 500-439	Diversificación de los equinodermos. Primeros vertebrados sin mandíbulas (agnatos). Primeros hongos. Las plantas comienzan a colonizar la tierra. Extinción en masa al final del período.
	Silúrico 439-409	Expansión de los arrecifes coralinos. Invasión de la tierra por los artrópodos. Diversificación de los agnatos. Origen de peces con mandíbulas. Origen de los grupos modernos de algas y hongos. Origen de las plantas con vasos conductores.
	Devónico 409-354	Diversificación de los peces y de los trilobites. Origen de los amonites y los anfibios. Origen de los grupos modernos de plantas (helechos, plantas con semilla). Extinción en masa al final del período.
	Carbonífero 354-290	Diversificación de los anfibios. Primeros reptiles. Variedad de insectos. Grandes bosques de helechos, gimnospermas y colas de caballo.
	Pérmico 290-251	Proliferación de peces, insectos y reptiles. Los anfibios declinan. Coníferas, cicadáceas y ginkgos. Gran extinción masiva, especialmente de formas marinas, hacia el final del período.
MESOZOICA	Triásico 251-206	Nueva diversificación de reptiles. Primeros dinosaurios. Aparición de los mamíferos primitivos. Extinción en masa al final del período.
	Jurásico 206-144	Apogeo de los dinosaurios, reptiles voladores, pequeños mamíferos. Aparición de las aves.
	Cretácico 144-65	Continúa la radiación de los dinosaurios. Se incrementa la diversidad de aves, mamíferos. Abundan los marsupiales, insectívoros y plantas con flor. Extinción de dinosaurios al final del período.
CENOZOICA	Terciario 65-1,8	Primeros primates (prosimios) y carnívoros primitivos. Tipos modernos y gigantes de aves. Aparecen primates de tipo simio. Origen de muchas familias modernas de plantas con flores. Primeros fósiles de homínidos. Hacia el final del período, aparición de *Homo habilis*.
	Cuaternario 1,8-0	Aparición y extinción de especies del género *Homo*. Dispersión planetaria de *Homo sapiens*. Extinción de muchas aves y mamíferos grandes.

vían entonces. Este hecho afectó dramáticamente a ciertos grupos, como las especies marinas de aguas poco profundas, de las cuales desapareció el 96% (fig. 21-11).

Cualesquiera que hayan sido las causas de las extinciones masivas, sus efectos sobre el curso siguiente de la historia evolutiva son drásticos y claros. Los patrones de cambio en la diversidad que se observan en el registro fósil sugieren que la extinción de grupos enteros de organismos abrió nuevas oportunidades para los grupos que sobrevivieron, más allá del éxito que hayan tenido sus adaptaciones particulares relacionadas con los problemas que enfrentaban en el entorno ambiental previo a la extinción. A medida que los sobrevivientes se diversificaron en el curso de la explotación del nuevo espacio vital disponible, aparecieron nuevos conjuntos de soluciones para los problemas comunes, basadas en los recursos genéticos disponibles para los sobrevivientes (ensayo 21-1, *Una catástrofe planetaria*).

En cada extinción masiva, el curso de la evolución fue alterado de manera decisiva; algunas ramas del árbol evolutivo fueron eliminadas para siempre, mientras que otras experimentaron nuevas y vastas diversificaciones.

La evolución: un proceso contingente

El registro fósil muestra una diversidad de patrones macroevolutivos, entre ellos, varios eventos de extinción masiva.

Estos "accidentes", que cambiaron el rumbo del proceso evolutivo, demuestran que la evolución de la vida en la Tierra es una historia singular e irrepetible, que no está en absoluto predeterminada. La evolución es el resultado de complejas cadenas y redes de acontecimientos históricos únicos que en cada momento interactúan de forma exclusiva. Este tipo de procesos, entre los que podrían incluirse los procesos históricos de las sociedades humanas, se denominan *contingentes*.

La evolución biológica comprende una secuencia temporal de hechos que la Teoría Evolutiva es capaz de interpretar adecuadamente sobre la base de evidencias pertinentes. Pero los hechos observados nunca podrían haber sido anticipados: los modelos clásicos de predicción y reproducibilidad característicos de otras ciencias, como la física o la química, no pueden aplicarse a los hechos que estudia la evolución.

La Teoría Evolutiva no predice, por ejemplo, el origen del hombre, basándose en supuestos de progreso o complejidad creciente. Como veremos, los humanos se originaron en virtud de eventos fortuitos, de la combinación de innumerables acontecimientos, cada uno de los cuales pudo haber ocurrido de manera diferente o incluso no haber sucedido. En otra combinación de circunstancias, la historia podría haber tomado un rumbo diferente que probablemente no incluyera el origen de una especie portadora de conciencia, es decir que no nos incluyera.

Debido a su carácter contingente, para entender la historia de la vida no basta con conocer los principios de la Teoría Evolutiva. Es indispensable conocer el registro fósil, los restos de los organismos que sucesivamente han existido en la historia de la Tierra (fig. 21-12). Este registro contiene evidencias irreemplazables que reflejan la única versión de la historia de la vida que se cristalizó entre las innumerables alternativas posibles.

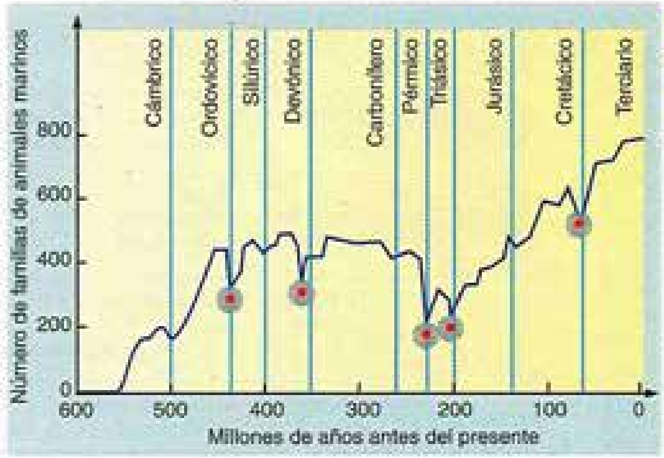


Fig. 21-11. INCREMENTOS Y DECREMENTOS DE LA DIVERSIDAD. *El gráfico representa los cambios en la diversidad que muestra el registro fósil de los animales marinos, durante los 600 millones de años transcurridos desde finales del Precámbrico hasta la actualidad. A partir de mediados del período Cámbrico, la diversidad se incrementó rápidamente. Si bien el número de familias sigue aumentando durante todo el período, se destacan cinco episodios de notable decremento, correspondientes a cinco extinciones masivas. La más drástica es la ocurrida en el límite de finales del Pérmico y comienzos del Triásico.*

Galería de imágenes

Representaciones de la historia de la vida: la idea de progreso

Desde que Darwin propuso su teoría, la historia de la vida suele representarse mediante un árbol. En la concepción de Darwin, partiendo de un tronco único, que representa el ancestro común de todos los seres vivos, el árbol se ramifica constantemente como consecuencia del origen de nuevas especies. Al mismo tiempo, algunas de sus ramas se "podan" debido a la extinción.

A pesar de que esta representación es muy conocida, es muy frecuente que la evolución se entienda como un proceso lineal, que conduce de manera "progresiva" a formas de vida cada vez más complejas. Así, la evolución se suele presentar como una historia épica en la que la vida se va "perfeccionando" mientras transita de la "Era de las bacterias" a la "Era de las plantas", la "Era de los peces", la "Era de los reptiles" y la "Era de los mamíferos" hasta llegar, como el punto culminante del proceso, al hombre. Sin embargo, es necesario revisar críticamente este tipo de representaciones.

La evolución es un proceso natural que no tiene finalidad ni dirección, no responde a un plan y no conduce al "progreso" de la vida, sino a un aumento de la diversidad.



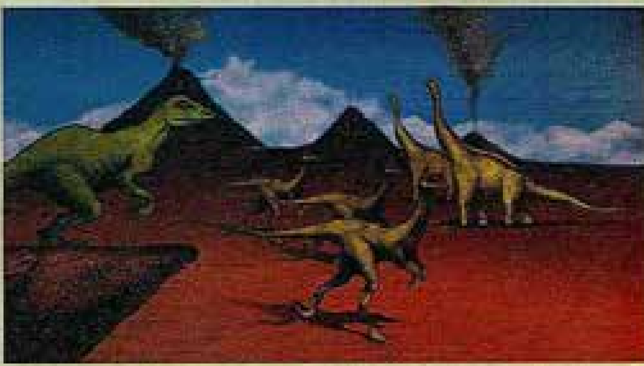
Fig. 21-12. FÓSIL DE UNA PERCA. *Se supone que, hace unos 50 millones de años, esta perca (Mioplosus), incapaz de tragar o expulsar un arenque (Knightia) al que había atacado vorazmente, se asfixió y se hundió en el fondo del lago en el que vivía. Los sedimentos del lago se acumularon año tras año y finalmente se secaron, conservándose su impronta en la caliza.*

ENSAYO 21-1
Una catástrofe planetaria

Aunque la extinción que terminó con los dinosaurios mesozoicos no fue la más importante, sin duda ha sido la más estudiada, probablemente, porque de todos los organismos que se han extinguido, los dinosaurios son tal vez los más atractivos y misteriosos. Durante unos 150 millones de años, estos reptiles gigantes y sus parientes dominaron la tierra, el aire y las aguas –una historia evolutiva exitosa que se caracterizó por una gran diversificación y una adaptación exquisita a ambientes muy variados–. Pese a ello, hace alrededor de 65 millones de años, desaparecieron. Junto con ellos, muchas otras especies de animales terrestres se extinguieron, incluidos virtualmente todos aquellos que pesaban más de 25 kg. También se extinguió una gran proporción de las especies de plantas de regiones templadas. Durante ese mismo período, la vida marina sufrió un golpe particularmente fuerte, ya que casi todas las formas planctónicas de los océanos se extinguieron junto con varios de los principales grupos de invertebrados marinos. Llamativamente, las plantas tropicales, los animales terrestres pequeños y los organismos de agua dulce franquearon el desastre general y permanecieron relativamente intactos.

En 1977, el geólogo estadounidense Walter Álvarez y su grupo hicieron un descubrimiento inesperado. En los estratos de rocas sedimentarias de Gubbio, Italia, que por su antigüedad representan la transición del período Cretácico al Terciario, detectaron una capa de arcilla con niveles desusadamente altos de iridio, un metal relativamente raro en la corteza terrestre pero abundante en los meteoritos. Posteriormente también se hallaron cantidades anormalmente altas de iridio en arcillas de estratos de la misma época en varias regiones del planeta y en muestras del fondo de los océanos Atlántico y Pacífico.

Los investigadores propusieron que la "anomalía de iridio" y las extinciones masivas del final del período Cretácico se debían al impacto de un asteroide de alrededor de 10 km de diámetro que había chocado contra la Tierra en la Península de Yucatán, México. El impacto y la explosión del asteroide habría generado una nube de detritos que circuló alrededor de la Tierra durante varios meses, lo cual habría producido una oscuridad continua, consecuentes cambios climáticos y el cese de la fotosíntesis. Esto a su vez habría llevado al colapso las reservas de alimentos de los organismos heterótrofos, desde las formas planctónicas hasta los dinosaurios. Así, se especula que las redes tróficas se rompieron y miles de especies se extinguieron "en cascada". Sin embargo, aquellos organismos que por razones completamente aleatorias tenían características favorables para sobrevivir y aun para prosperar en las nuevas condiciones, se convirtieron en los exitosos protagonistas de un nuevo capítulo en la historia de la vida. Esto es lo que comúnmente se considera como "la suerte de estar en el lugar indicado, en el momento preciso".



El apogeo de los dinosaurios. Representación de una escena del período Jurásico.

Es cierto que las primeras formas de vida fueron necesariamente las más "simples". También es cierto que las células eucariontes y los diversos grupos de organismos pluricelulares se originaron de un modo secuencial en tiempos geológicos más recientes a partir de ancestros procariontes. Sin embargo, mientras dentro de cada linaje nuevas especies se originan y otras se extinguen, los grupos de organismos "simples" no son reemplazados por grupos de organismos más complejos, sino que coexisten con ellos. Por ejemplo, en la actualidad, las bacterias explotan con éxito la más vasta variedad de ambientes, poseen el más amplio rango de constituciones bioquímicas, la mayor diversidad específica y la más rápida tasa evolutiva. Lejos de desaparecer, las bacterias parecen ser las grandes triunfadoras en la historia de la vida. En virtud de ello, S. J. Gould ha propuesto, irónicamente, que aún nos encontraríamos en la Era de las bacterias.

Desde que se originaron los organismos eucariontes pluricelulares, grupos de organismos de diversa complejidad coexisten en las distintas biotas a lo largo del tiempo geológico (recuadro 21-1, *Nuevas miradas del árbol de la vida: ¿ramas o tramas?*). Si bien en algunos linajes la complejidad ha aumentado, en otros ha disminuido. Tal es el caso de muchos parásitos, que en el curso de su evolución se han simplificado, perdiendo estructuras. Más simples o más complejos, todos los grupos de organismos evolucionan, se diversifican y están expuestos a sufrir extinciones (fig. 21-13).

El modelo de los equilibrios intermitentes

Otro problema ampliamente discutido en el campo de la macroevolución es la interpretación de las discontinuidades que presenta el registro fósil, el cual documenta muchas etapas importantes en la historia de la evolución, aunque también presenta numerosos vacíos. Como notó Darwin en el capítulo IX de *El Origen de las Especies*, el registro geológico es

Recuadro 21-1

Nuevas miradas del árbol de la vida: ¿ramas o tramas?

El árbol darwiniano ha sufrido cambios profundos a partir de estudios realizados en la segunda mitad del siglo XX. Por un lado, hay fuertes evidencias que sugieren que no sólo se produce una transferencia vertical de información genética de padres a hijos, sino que también existen eventos de transferencia horizontal, entre individuos de diferentes especies. Esta transferencia se produce cuando porciones del genoma pasan de una especie a otra por medio de "vehículos" naturales como los transposones (véase cap. 13). Por otro lado, en diferentes momentos de la historia de la vida han ocurrido eventos de "fusión" de dos especies diferentes, con el resultado de un único descendiente. El ejemplo más notable ha sido la aparición de la célula eucarionte, a partir de la endosimbiosis de diversos procariontes. Ambos tipos de eventos, tanto la transferencia horizontal como la "fusión" evolutiva de organismos, parecen haber sido frecuentes en el curso de la evolución. Estos eventos cambian la representación del árbol de la vida, ya que no sólo contiene ramas que divergen sino que, en algunos casos, presentan ramas que se entrelazan formando tramas o redes.

Figura interactiva

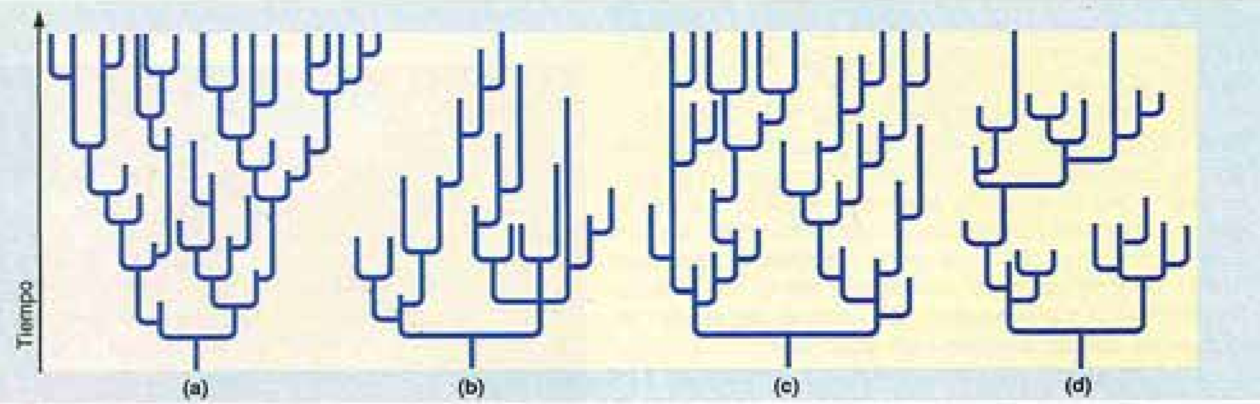


Fig. 21-13. DISTINTAS REPRESENTACIONES DEL ÁRBOL DE LA VIDA. *La visión "progresista" de la evolución ha popularizado una única representación del árbol de la vida como un cono invertido, en el que la diversidad aumenta constante y crecientemente* ***(a)****. Sin embargo, el estudio de la historia evolutiva de distintos grupos muestra árboles de patrones diversos. El árbol de la vida "crece" con dos limitaciones básicas: el origen de cada grupo se sitúa en un único ancestro (monofiletismo) y toda rama del árbol muere o bien se ramifica, pero las ramas diferentes no se unen, de modo que la separación entre ramas es irreversible (divergencia). Respetando estas dos restricciones, las posibilidades del patrón geométrico de los árboles son innumerables. Un árbol puede expandirse con rapidez hasta su ancho máximo y luego estrecharse continuamente hasta quedar con unas pocas ramas* ***(b)*** *o bien diversificarse rápidamente y conservar esa diversidad a lo largo del tiempo en un equilibrio entre origen y extinción de ramas* ***(c)****. También puede diversificarse rápidamente, perder la mayor parte de sus ramas y luego recomponerse a partir de las ramas sobrevivientes, una o más veces* ***(d)****. Combinando estos patrones, las posibilidades son infinitas.*

"... una historia del mundo imperfectamente conservada y escrita en un dialecto variable; de esta historia poseemos sólo el último volumen, que únicamente se relaciona con dos o tres países. De ese volumen apenas se ha conservado un capítulo breve y de cada una de sus páginas, dispersas aquí y allí, contadas líneas". Por supuesto, en los más de 120 años transcurridos desde la muerte de Darwin se han descubierto muchos nuevos fósiles. Ya no nos encontramos limitados al volumen más reciente y algunos de los volúmenes están ahora mucho más completos.

Sin embargo, se han encontrado menos ejemplos de cambio gradual que lo esperado. Hasta hace poco, esta discrepancia entre el modelo de cambio filético lento y la escasa documentación en el registro fósil de los estadios intermedios que supone este tipo de cambio, se había atribuido a la imperfección del propio registro.

En 1972, N. Eldredge y S. J. Gould aventuraron la hipótesis de que tal vez el registro fósil no es, después de todo, imperfecto. Notaron que había muy pocas evidencias de cambio filético en el registro fósil de las especies que estudiaban. Típicamente, una especie aparecía de manera brusca en los estratos fosilíferos, duraba entre 5 y 10 millones de años y desaparecía, en apariencia sin haber cambiado mucho. Otra especie relacionada pero notablemente distinta ocupaba su lugar, persistía con poco cambio y desaparecía de una manera igualmente brusca. Supongamos, argumentaban Eldredge y Gould, que estos largos períodos sin cambio –a los que denominaron *estasis*–, interrumpidos por cambios casi instantáneos en términos de tiempos geológicos asociados con el origen de nuevas especies, no sean imperfecciones del registro, sino que sean el genuino registro, la evidencia de lo que realmente sucede. Si esto era cierto, había que explicar los mecanismos que daban cuenta de estos patrones (fig. 21-14).

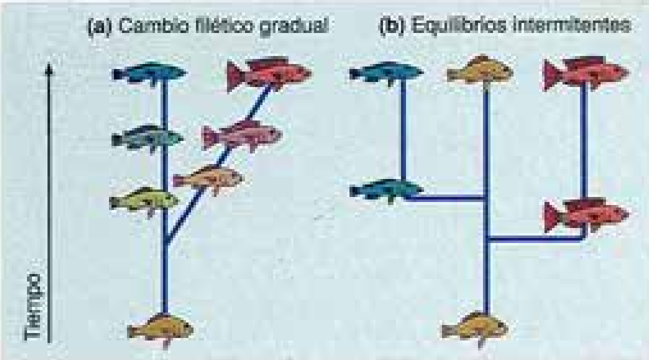


Fig. 21-14. DOS MODELOS DE CAMBIO EVOLUTIVO. *(a) En el modelo filético, los cambios anatómicos y otras características del linaje se producen en forma gradual y continua, durante largos períodos. **(b)** En el modelo de los equilibrios intermitentes, los cambios se producen con rapidez en períodos cortos, seguidos de largos períodos en los que no se aprecian cambios. Los organismos que ilustran estas representaciones de los posibles modelos son peces cíclidos africanos del lago Victoria. Este lago, que tiene menos de un millón de años de antigüedad, posee unas 200 especies de cíclidos, de muchos tamaños y formas, adaptados a los diversos hábitats y tipos de alimentación disponibles en el lago. Este conjunto de especies habría evolucionado a partir de una única forma ancestral que existió hace sólo 200.000 años.*

¿De qué manera una especie nueva podría aparecer de forma tan repentina? Ellos encontraron la respuesta en el modelo de especiación peripátrica. Si nuevas especies se formaran principalmente en poblaciones pequeñas en la periferia geográfica del área ocupada por la especie original, si la especiación ocurriera rápidamente (por "rápidamente" los paleobiólogos entienden períodos de miles de años y no de millones de años, como requeriría el cambio filético) y si las nuevas especies luego desplazaran por competencia a la especie antigua ocupando su área geográfica, el patrón fósil resultante sería precisamente el que se observa. En palabras de Gould: *"Así, el registro fósil es una representación fiel de lo que predice la teoría evolutiva y no un lastimoso vestigio de lo que fue alguna vez un generoso relato"*.

Sobre la base de estas hipótesis, Eldredge y Gould propusieron lo que se conoció como *modelo de los equilibrios intermitentes o discontinuos*. Este modelo se refiere al tiempo y al modo en que opera la evolución a gran escala.

Darwin, y luego los genetistas de poblaciones, habían subrayado el carácter gradual del cambio evolutivo. Sin embargo, indudablemente, había lugar para la idea de que algunas poblaciones podrían cambiar más rápido que otras, en particular en los períodos de estrés ambiental, como en el caso de la polilla moteada del abedul (véase cap. 17, La polilla moteada del abedul). Sin embargo, a medida que el modelo gradual se fue consolidando, también se fue volviendo más categórico y controversial y dio lugar a una discusión que aún se encuentra abierta.

Quienes proponen el modelo de los equilibrios intermitentes argumentan no sólo que el cambio discontinuo es el principal modo de cambio evolutivo (como afirmó Mayr hace más de 50 años), sino que los patrones observados obedecen a la interacción entre los mecanismos evolutivos que operan en distintos niveles jerárquicos (por ejemplo, la selección natural opera tanto entre los individuos en las poblaciones como entre las especies en el nivel macroevolutivo). Así, en cualquier momento de la historia evolutiva de un linaje es posible encontrar un número de especies relacionadas que coexisten, cada una de las cuales difiere del tipo ancestral en ciertas características. Por ejemplo, a medida que evolucionó el linaje de los caballos, ciertas especies aumentaron de tamaño y otras continuaron siendo pequeñas. Algunas cambiaron su hábito al pastoreo y otras siguieron siendo ramoneadoras. Considerado de este modo, el resultado final de la evolución de los caballos es principalmente una expresión de la supervivencia diferencial de las especies y no sólo del cambio filético que ocurrió dentro de cada especie (📖 ensayo 21-2, Equus: *historia de un modelo*).

El modelo de los equilibrios intermitentes, que en parte fue incorporado a la teoría sintética, ha estimulado un vigoroso debate entre los biólogos, una reconsideración de los mecanismos evolutivos según se los entiende en la actualidad y una reinterpretación de las evidencias. Estos ajustes, en algunos casos, fueron explicados en forma incorrecta como signos de que la teoría de Darwin estaba "en problemas". En realidad, este debate indica que la biología evolutiva se encuentra viva y goza de buena salud, y que los científicos están haciendo lo que se supone que deben hacer: formular nuevas preguntas. Darwin seguramente hubiese estado encantado de participar en esta estimulante controversia.

Principales transiciones en la historia de la vida

El tiempo geológico fue dividido por los paleontólogos en una serie de etapas organizadas jerárquicamente (Eras, Períodos y Épocas), cuya delimitación está definida por los momentos clave en la historia de la vida. Las transiciones entre las cuatro eras: Precámbrica, Paleozoica, Mesozoica y Cenozoica están dadas por grandes cambios en la fauna y la flora de la Tierra (véase cuadro 21-1).

Cuando se analizan los principales acontecimientos ocurridos en el nivel macroevolutivo, se observa que los grandes cambios en la historia de la vida han estado estrechamente vinculados con los avatares de la historia de la Tierra.

Distintos autores reconocen diferentes "hitos" en la historia de la vida, según sus especialidades y enfoques. Mientras los paleontólogos Gould, Eldredge o Sepkoski enfatizan la importancia de episodios de extinción y diversificación y la microbióloga estadounidense Lynn Margulis señala el paso de procariontes a eucariontes como la principal transición en la historia de la vida, el genetista inglés John Maynard Smith identifica las principales transiciones en relación con los cambios en el modo en que la información se almacena y se transmite. La vida es diversa y su comprensión requiere la integración de distintos niveles de análisis. Sin la pretensión de reflejar toda su complejidad, señalaremos algunos episodios significativos de la historia de la vida que revela el registro fósil:

- Hace 3.800-3.600 millones de años: origen de la vida.
- Hace 2.000 millones de años: origen de la fotosíntesis oxigénica.
- Hace 1.800 millones de años: origen de la célula eucarionte.
- Hace 600 millones de años: primera fauna de animales pluricelulares.
- Hace 530 millones de años: explosión cámbrica.
- Hace 65 millones de años: extinción de los dinosaurios del Mesozoico y posterior radiación de los mamíferos.
- Hace 120.000 años: origen de *Homo sapiens*.

Ensayo 21-2

Equus: estudio de un modelo

La evolución del linaje de los caballos está particularmente bien documentada en el registro fósil, por lo que se utiliza a menudo como un modelo clásico de macroevolución. A comienzos del período Terciario, poco después de la extinción de los dinosaurios mesozoicos, el linaje de los caballos estaba representado por *Hyracotherium*. También conocido como *Eohippus*, se trataba de un pequeño herbívoro (de 20 a 50 centímetros de alzada), con tres dedos en sus patas traseras, cuatro en las delanteras y almohadillas plantares semejantes a las de los perros. Sus ojos estaban a mitad de camino entre la parte superior de la cabeza y el extremo de la nariz. Sus dientes tenían pequeñas superficies trituradoras y coronas bajas que probablemente no resistían mucho desgaste. Los dientes indican que *Hyracotherium* no comía pasto; de hecho, es probable que no hubiera mucho pasto para comer pues las gramíneas eran un grupo incipiente. Quizás vivió en los bosques y ramoneaba hojas suculentas.

En los estratos geológicos situados algo más arriba, es decir, en períodos más recientes, se encuentran caballos de mayor tamaño, todos de tres dedos, aún ramoneadores. Algunos de ellos tenían molares con coronas grandes que seguían creciendo a medida que se desgastaban, tal como ocurre con los caballos actuales.

En los estratos del Oligoceno (entre 33,5 y 23,8 millones de años atrás) pueden observarse diversas especies fósiles todavía más grandes. En éstos, el dedo central de cada pie se encuentra expandido, constituyéndose en la superficie que soportaba el peso del animal. En algunas especies de ese período, los otros dos dedos, que no soportaban peso, estaban bastante reducidos. Se piensa que alguna de estas especies fue la antecesora directa del género *Equus*, que incluye a todos los caballos modernos.

Algunos investigadores han correlacionado estos cambios anatómicos con ciertos cambios ambientales. Durante el período en que vivió

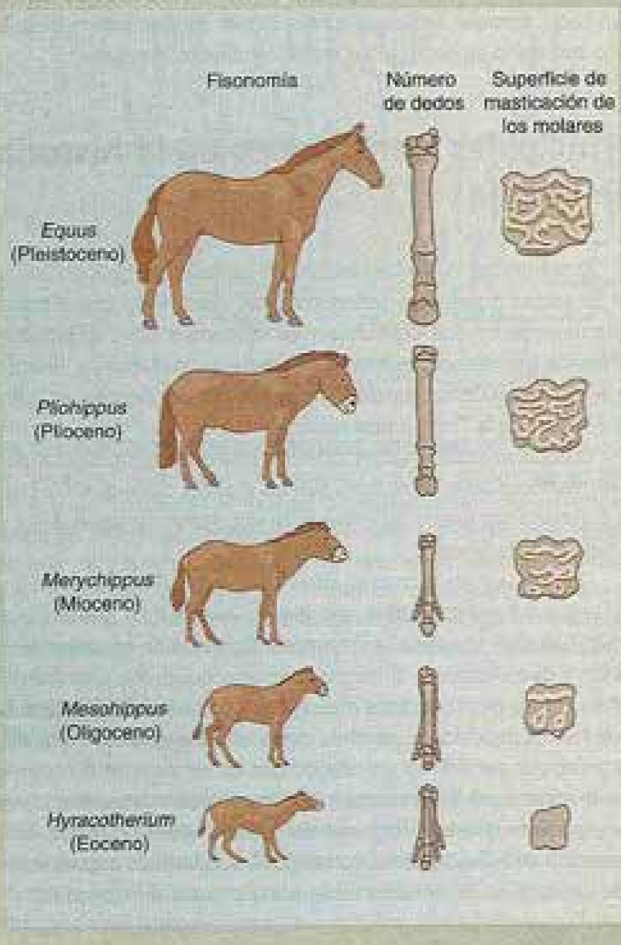


Fig. 1. *El origen del caballo moderno. En esta figura sólo se muestra una de las varias ramas representadas en el registro fósil. Durante los pasados 60 millones de años, pequeños ramoneadores con varios dedos en los pies, como Hyracotherium, dieron lugar en diferentes etapas, a los representantes del género Equus, caracterizados entre otros rasgos, por su tamaño mayor, molares anchos que les permiten triturar hojas duras de gramíneas, un solo dedo rodeado por una pezuña protectora de queratina dura y una pata con huesos inferiores fusionados, con las articulaciones más parecidas a poleas y el movimiento restringido a un solo plano.*

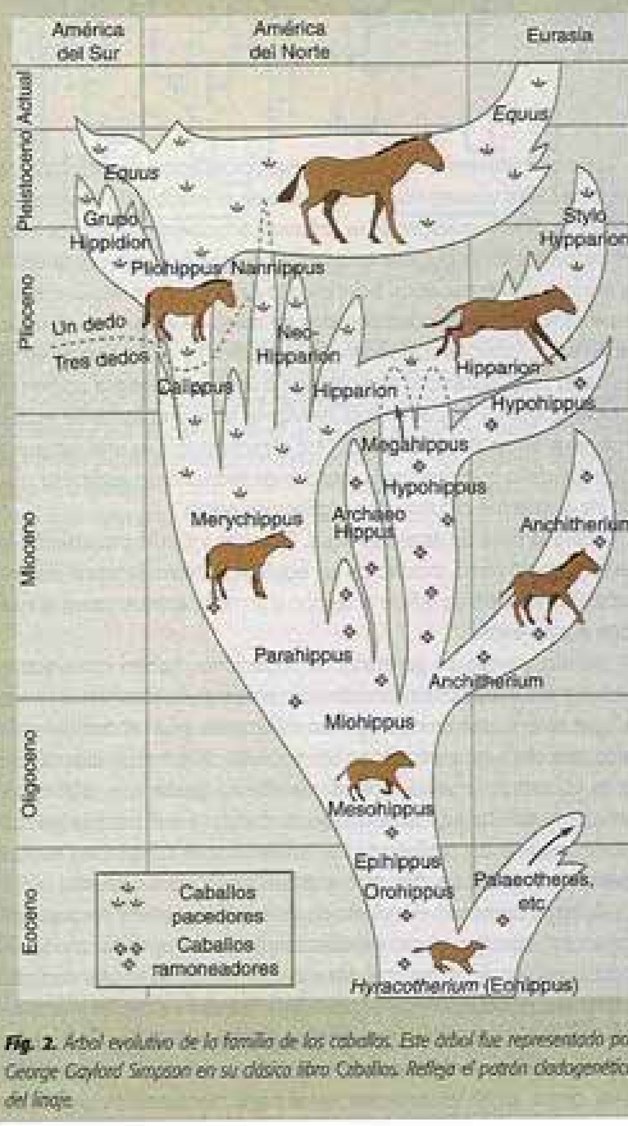


Fig. 2. *Árbol evolutivo de la familia de los caballos. Este árbol fue representado por George Gaylord Simpson en su clásico libro Caballos. Refleja el patrón cladogenético del linaje.*

ENSAYO 21-2 *(Cont.)*
Equus: estudio de un modelo

Hyracotherium, cuyos dientes estaban adaptados al ramoneo, la mayor parte del suelo era pantanosa y la vegetación consistía principalmente en hojas tiernas. Hacia el Mioceno (entre 23,8 y 5,2 millones de años atrás), comenzaron a expandirse las praderas. Los caballos cuyos dientes podían triturar gramíneas (que son ásperas y duras) sobrevivieron, mientras que los que siguieron siendo exclusivamente ramoneadores no pudieron hacerlo. También se propone que la ubicación de los ojos en una zona más alta de la cabeza puede haber facilitado la observación de probables predadores durante el pastoreo. Dado que el clima se hizo más seco y el suelo más duro, la reducción del número de dedos, con el desarrollo del paso al trote característico de los caballos modernos, podría constituir una adaptación al suelo más duro y al mayor tamaño del animal. Un animal que tiene el doble de altura que otro tiende a pesar aproximadamente ocho veces más. Es probable que el pequeño *Hyracotherium* fuera tan rápido como el caballo moderno, pero un caballo de mayor tamaño y más pesado, con la estructura de los pies y las patas de *Hyracotherium*, hubiera sido demasiado lento y no habría podido escapar de los predadores.

En 1879, Othniel C. Marsh (1831-1899), de la Universidad de Yale, Estados Unidos, publicó una descripción de la genealogía del caballo, desde el pequeño caballo *Eohippus* a través de varias etapas representadas por animales sucesivamente más grandes hasta el caballo tal como lo conocemos en la actualidad. Estos cambios en el tamaño estaban acompañados por importantes cambios evolutivos concomitantes en los dientes, las patas y los pies. El biólogo inglés Thomas H. Huxley (1825-1895), quien se refería a sí mismo como el *"bulldog* de Darwin", se apoyó decididamente en la genealogía del caballo como evidencia en favor de la evolución, en sus disputas con los críticos de Darwin, y así defendió la causa de la evolución ante el público. Vista desde la extensa retrospectiva del registro geológico, la evolución de *Equus* parece representar un caso característico de acumulación lineal y gradual de cambios adaptativos relacionados con presiones selectivas sostenidas que favorecían el aumento de tamaño y del hábito de pastoreo. En este contexto, el ejemplo del género *Equus* podría considerarse –como lo hicieron Marsh y Huxley– un ejemplo típico de cambio gradual. Sin embargo, a medida que se fue ampliando el registro de fósiles del linaje, el patrón que se observa ya no puede asimilarse al de cambio gradual, lineal y direccional. En diversas etapas de la evolución del grupo coexisten varias especies de caballos con distintas características (mayor o menor tamaño, distinto número de dedos, etc.), de las cuales algunas se extinguen y otras sobreviven y vuelven a diversificarse.

El reinado de las bacterias

Según indicadores moleculares de actividad biológica, los primeros procariontes se originaron hace 3.800 millones años. La vida se estableció temprano en la historia de la Tierra, pero pasaron 2.000 millones de años hasta que aparecieron las células eucariontes. Es notable la larga persistencia y la estabilidad evolutiva del modo de vida bacteriano: como vimos en el capítulo 1, la primera mitad de la historia de la vida se desarrolló con la exclusiva presencia de organismos unicelulares procariontes. Pasaron otros 1.000 millones de años antes de que aparecieran organismos pluricelulares como ciertas algas y aún más en el caso de los animales, que se originaron hace 600 millones años, es decir, en la última sexta parte de la historia de la vida.

El origen de los animales

El origen de los animales pluricelulares (metazoos) es uno de los sucesos más extraños que se observan en el registro fósil, ya que éste muestra la aparición simultánea de numerosos grupos. El episodio evolutivo, al que se ha denominado "Explosión Cámbrica", ocurrió hace unos 530 millones de años y ningún otro período de la historia de la vida animal puede compararse con ese estallido de "creatividad biológica", ya que todas las arquitecturas básicas de los animales que allí se encuentran se establecieron en un intervalo no mayor de 5 a 10 millones de años. Cambios evolutivos posteriores, incluso aquellos que permitieron el pasaje de los animales del agua a la tierra, involucraron sólo modificaciones secundarias de esos planes corporales básicos.

Si tuviéramos la oportunidad de volver al pasado, el período previo al Cámbrico sería sin duda uno de los más atractivos. Una de las grandes preocupaciones de Darwin era dilucidar por qué estos primeros animales anatómicamente complejos aparecían de un modo brusco en el registro fósil. En este punto, admitía que su teoría no podía explicar el problema y confiaba en que la exploración del registro fósil de etapas previas al Cámbrico revelara la respuesta. En sus palabras... *"Si la teoría es cierta, es indisputable que antes de que se depositara el estrato inferior del Cámbrico transcurrieran largos períodos, tan extensos como, o probablemente más extensos que, todo el intervalo desde la edad Cámbrica hasta el día de hoy; y que durante estos enormes, pero todavía completamente desconocidos períodos de tiempo, el mundo bullía de seres vivos".*

El descubrimiento posterior de nuevos yacimientos fósiles aportó evidencias que revelaron nuevas claves para comprender el problema, aunque no confirmaron la intuición de Darwin.

Los fósiles de metazoos más antiguos que se conocen en la actualidad fueron hallados en rocas australianas precámbricas. Estos animales de cuerpo blando, conocidos como Fauna de Ediacara, comenzaron a aparecer hace 600 millones de años y persistieron hasta comienzos del Cámbrico (540 millones de años). Muchos son redondeados, parecidos a medusas, y otros son semejantes a gusanos segmentados. Algunos investigadores consideran que podrían estar relacionados con los cnidarios o los anélidos (véase cap. 28) pero, en general, se acepta que se trata de organismos peculiares, no relacionados con los grupos ac-

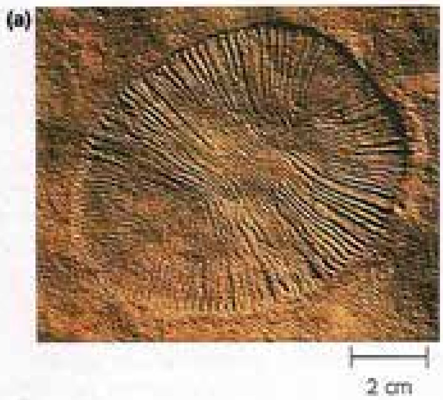




Fig. 21-15. Fósiles representados en la fauna de Ediacara. *Entre los peculiares organismos de los depósitos de Ediacara se encontraron:* ***(a)*** *Dickinsonia, un animal segmentado sin cabeza y con apéndices bien definidos y* ***(b)*** *Spriggina, otro animal segmentado con un prominente escudo cefálico. Aunque estos organismos se asemejan superficialmente a algunos invertebrados modernos, sus cuerpos aplanados no contenían estructuras tubulares huecas.*

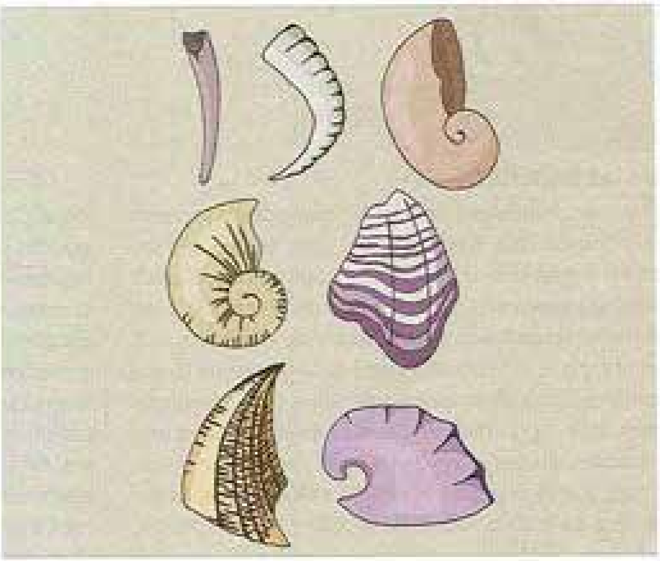


Fig. 21-16. FAUNA DE PEQUEÑAS CONCHAS. *Algunos representantes de la fauna de pequeñas conchas encontrados en Siberia, de comienzos del periodo Cámbrico.*

tuales. Esta fauna representaría un grupo hermano de los metazoos modernos, actualmente extinto (fig. 21-15).

Otro hallazgo significativo es la fauna de "fósiles de pequeñas conchas", descubierta en Siberia (fig. 21-16). Data de comienzos del Cámbrico y constituye la primera evidencia de metazoos con partes duras o esqueletos. Estos fósiles forman una colección de pequeñas piezas silíceas de 1 a 3 milímetros de longitud que podrían corresponder a esponjas y moluscos. Sin embargo, diversos investigadores consideran que es más probable que, como en el caso de la de Ediacara, constituyan un "ensayo de vida pluricelular" que no dejó descendientes.

La principal fuente de sorpresas se halla en el yacimiento de *Burgess Shale*, situado en las montañas rocosas canadienses. Debido a condiciones muy especiales de conservación, se encuentran exquisitamente conservadas las partes blandas del cuerpo de una fauna que

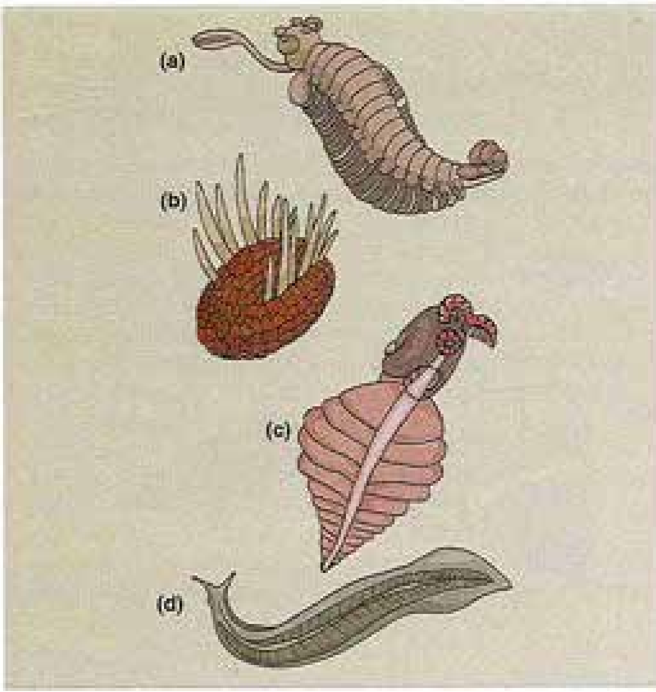


Fig. 21-17. ALGUNOS REPRESENTANTES DE LA FAUNA DE* BURGUESS SHALE.** *Una avalancha de lodo fino parece haber arrastrado a miles de animales que vivían en las aguas superficiales. Las partes duras de los animales enterrados por el alud en el fondo fueron preservados como fósiles, del mismo modo que en otros yacimientos del Cámbrico. Sin embargo, en este caso, el fango fino también penetró y llenó todos los espacios disponibles dentro de los animales, preservando las formas y las localizaciones de todas las partes blandas. Esto es un acontecimiento raro, lo que hace a los fósiles de este yacimiento extraordinariamente valiosos para los paleontólogos. Algunos representantes de esta fauna son* ***(a) Opabinia, *con cinco ojos y un curioso tentáculo frontal,* ***(b)*** Wiwaxia *con escamas y espinas calcáreas,* ***(c)*** Anomalocaris, *un gran artrópodo predador y* ***(d)*** Pikaia, *un cordado primitivo, que presenta notocorda y paquetes musculares segmentados, es el más antiguo representante de nuestro propio linaje.*



Fig. 21-18. ESCENA DEL CRETÁCICO. *Mamíferos primitivos, insectívoros pequeños de hábitos nocturnos.*

existió en el período inmediato anterior a la explosión cámbrica (fig. 21-17). La gran revelación de *Burguess Shale* es que las pocas especies analizadas contienen una *disparidad* de diseños anatómicos tal que iguala, o incluso excede, la gama moderna de metazoos de todo el mundo. En ninguna fauna posterior se repite la riqueza anatómica de este yacimiento. Más recientemente, dos nuevas faunas amplían el panorama: la fauna de *Chengjiang* de China y la fauna de *Sirius Passet* de Groenlandia, ambas del Cámbrico temprano, 10 o 15 millones años más antiguas que *Burguess Shale*. Si bien son contemporáneas, muestran ciertas diferencias: mientras la composición de la fauna de *Chengjiang* es muy similar a la de *Burguess Shale*, *Sirius Passet* presenta pocos grupos con exoesqueletos duros y una diversidad de grupos menor.

Las evidencias fósiles disponibles muestran que la fauna de *Burguess Shale* tuvo una amplia representación planetaria. Este episodio evolutivo plantea preguntas inquietantes: ¿Cómo se explica el surgimiento explosivo de todos los planes de organización de los animales? ¿Por qué no han vuelto a originarse nuevos planes corporales? Este tema generó un intenso debate en el que básicamente se han planteado dos interpretaciones complementarias. Partiendo de un enfoque ecológico, se ha propuesto que la explosión del Cámbrico refleja la colonización inicial de todos los nichos ecológicos (véase cap. 47, El concepto de nicho ecológico) de los metazoos: en ausencia de competidores, todo "experimento" encontró su espacio. Por su parte, la genética del desarrollo propone que los primeros animales pluricelulares habrían gozado de una gran flexibilidad para el cambio genético y el desarrollo embrionario (ensayo 21-3, *Biología del desarrollo + evolución: un nuevo campo de la biología evolutiva*), la cual se fue restringiendo a medida que los distintos grupos se diferenciaron y adquirieron patrones de desarrollo estables.

La radiación de los mamíferos

Los primeros dinosaurios aparecieron hace unos 200 millones de años, a principios de la era Mesozoica (véase cuadro 21-1). En este mismo período aparecieron también los primeros mamíferos, que se originaron de un tronco reptiliano primitivo (los Terápsidos). La información acerca de estos mamíferos primitivos es muy fragmentaria. Pese a la extensa duración total de los períodos Jurásico y Cretácico tan sólo contamos con unos pocos fragmentos de cráneos, algunos dientes y maxilares. A partir de estas limitadas evidencias, sabemos que los primeros mamíferos tenían aproximadamente el tamaño de un ratón y poseían dientes afilados que sugieren una dieta básicamente carnívora. Es probable que los que eran demasiado pequeños para atacar a otros vertebrados se alimentaran de insectos y de gusanos y complementaran su dieta con brotes tiernos, frutos y quizás huevos. Es muy posible que estos primeros mamíferos pequeños tuvieran hábitos nocturnos y sangre caliente. Si un animal de estas características viviese en la actualidad, se clasificaría como insectívoro, algo semejante a una musaraña. Hace alrededor de 130 millones de años, estos pequeños mamíferos llevaron una existencia furtiva en una tierra dominada por los reptiles (fig. 21-18).

Durante este período, el grupo se ramificó en tres linajes principales: los monotremas, los marsupiales y los placentarios, represen-

ENSAYO 21-3

Biología del desarrollo + evolución: un nuevo campo de la biología evolutiva

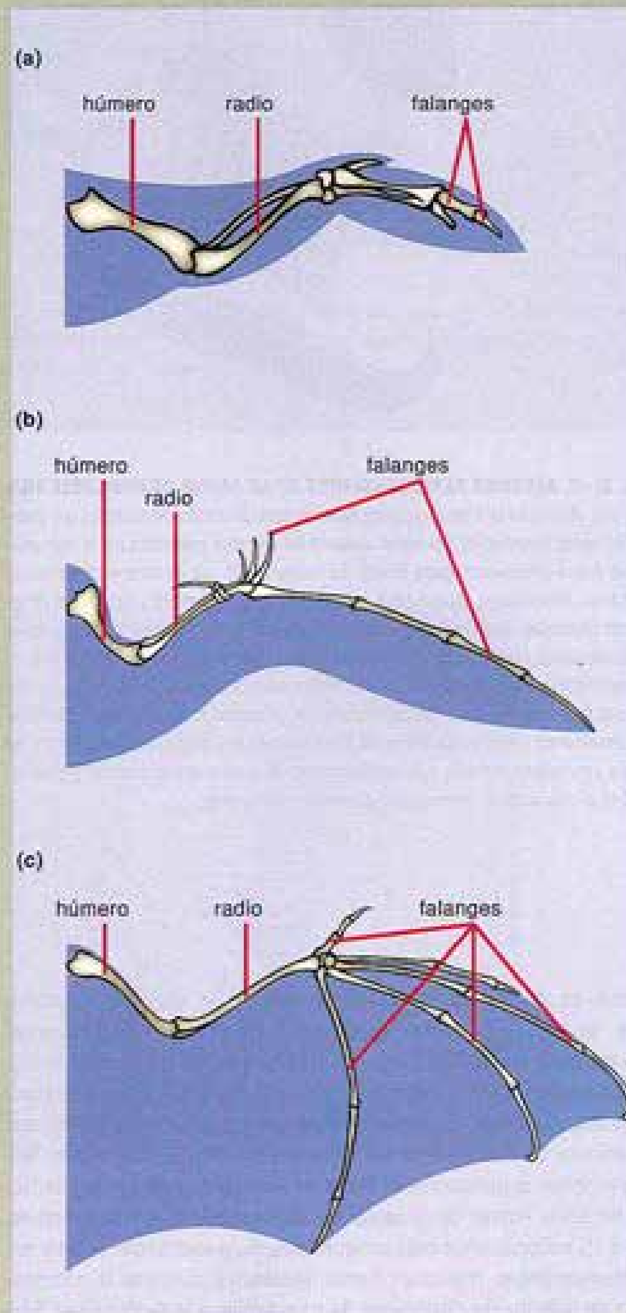
Como vimos en el capítulo 15, la interfase entre la Biología del Desarrollo y la Evolución es una disciplina naciente que se denomina Biología del Desarrollo Evolutiva (en inglés, *Evolution and Development* o Evo-Devo). El desafío central de la Biología del Desarrollo es explicar cómo se forma un organismo adulto desde la fecundación del huevo. Si esta área se articula con una visión evolutiva y comparada, es posible avanzar en la comprensión de los mecanismos del desarrollo generadores de los diversos planes corporales, mediante la identificación y la caracterización de los cambios moleculares y genéticos que han llevado a las transformaciones en la estructura y la función de los seres vivos a lo largo de la historia de la vida.

Este campo se origina a fines del siglo XIX con los trabajos de embriología comparada que realizaron los naturalistas germanos Ernst Haeckel (1834-1919) y Karl Von Baer (1792-1876). Luego de un largo intervalo en el que esta área quedó relegada y olvidada, S. J. Gould reavivó el interés de la comunidad científica con su obra *Ontogenia y Filogenia* publicado en 1977. En ese libro, Gould destaca la importancia de los cambios en la sucesión temporal de eventos del desarrollo (heterocronía) de un animal como motores de la evolución morfológica (véase cap. 19, Interpretaciones alternativas). En 1978, este campo abrió grandes expectativas cuando el genetista E. B. Lewis (véase cap. 15, Genes *Hox*) descubrió en la mosca de la fruta los genes *Hox*, encargados de dar a cada zona del cuerpo su identidad particular a lo largo del eje anteroposterior del animal.

Al estudiar distintas especies, se descubrió que los genes *Hox* están presentes en todos los animales de simetría bilateral y cumplen funciones similares. Numerosas investigaciones han permitido postular una relación directa entre cambios en la zona corporal donde se activan los genes *Hox* y la generación de nuevas formas en el curso de la evolución. En particular, se ha visto que la expresión del gen *Hoxc6* determina en animales vertebrados el límite entre las vértebras cervicales y las vértebras torácicas. Así, se ha interpretado que la expresión de este gen funciona como una señal que marca el comienzo de la diferenciación de las vértebras torácicas, de modo que un corrimiento hacia adelante o hacia atrás en el eje anteroposterior del embrión de la expresión de *Hoxc6* pudo haber generado las diversas morfologías en cuanto al número de vértebras cervicales y torácicas que se encuentran en la actualidad en los vertebrados. Asimismo, se ha visto que distintas modificaciones en la función de los genes *Hox* también fueron importantes en la generación de diversidad morfológica.

La mosca de la fruta (*Drosophila melanogaster*), el gusano nematodo (*Caenorhabditis elegans*), el pez cebra (*Danio rerio*), la rana (*Xenopus laevis*) y el ratón (*Mus musculus*) son animales con simetría bilateral que pertenecen a grupos lejanamente emparentados, pero que comparten mecanismos generales de desarrollo (entre ellos, el de los genes *Hox*). Estas especies se consideran "animales modelo" porque permiten trabajar con facilidad en el laboratorio, y por ello se utilizan para poner a prueba hipótesis macroevolutivas. El enfoque Evo-Devo intenta descubrir los mecanismos del desarrollo que dan lugar tanto a características fenotípicas comunes como particulares dentro de un grupo determinado de especies.

Por ejemplo, durante el transcurso de la evolución de los tetrápodos, la arquitectura y la función de las extremidades sufrieron grandes cambios en diferentes direcciones: desde su desaparición en el grupo de las serpientes hasta modificaciones espectaculares en los dedos, lo cual habría dado origen a estructuras de vuelo como las alas en el grupo de las aves. Estas innovaciones evolutivas son claros ejemplos de la forma en que se podrían haber generado estructuras complejas a lo largo de la historia de la vida en la Tierra.



Tres caminos evolutivos de los tetrápodos hacia el vuelo, dados por la modificación en los patrones del desarrollo de los miembros anteriores. ***(a)*** *Alas de las aves formadas por todos los huesos del brazo: "alas de brazo".* ***(b)*** *Alas de los pterosaurio en los que la mayor parte de la membrana del ala se extiende a lo largo de un dedo extremadamente prolongado: "alas de dedo".* ***(c)*** *Alas de los murciélagos en los que gran parte de la superficie se extiende a lo largo de todas las falanges: "alas de mano".*

Ensayo 21-3 *(Cont.)*

Biología del desarrollo + evolución: un nuevo campo de la biología evolutiva

En tres momentos diferentes e independientes durante la evolución de los tetrápodos, las extremidades anteriores sufrieron modificaciones de desarrollo que alteraron su diseño anatómico para dar origen a estructuras de vuelo. En el grupo de las aves, las alas están formadas por todos los huesos del brazo (por este motivo, ciertos autores las denominan "ala de brazos"). En el otro extremo se encuentra el grupo de los pterosaurios (grupo de dinosaurios que no dieron origen a las aves) en el que la mayor parte de la membrana de las alas se prolonga a partir de un dedo extremadamente prolongado (por este motivo esta estructura se conoce como "ala de dedos"). Los murciélagos son un caso intermedio: el ala consta de una membrana que se extiende tanto desde los huesos del brazo como desde los huesos de los dedos prolongados (en este caso, estas estructuras se conocen con el nombre de "alas de mano"). Los patrones de cambio que sugieren estos modelos indican que gran parte de las innovaciones evolutivas no parecen haber sido construidas *de novo*, por la acumulación de pequeños cambios adaptativos. Por el contrario, la naturaleza trabaja con la "materia prima" que se encuentra presente en las estructuras anatómicas de los organismos, es decir, las innovaciones son modificaciones de estructuras preexistentes. A la vez, vemos que es posible que por distintas rutas evolutivas se establezcan estructuras similares que comparten una misma función, resultado de diversas modificaciones morfológicas.

Uno de los mayores desafíos de la biología evolutiva actual es, sin lugar a dudas, desentrañar los patrones y los procesos involucrados en este tipo de cambios morfológicos que dan lugar a importantes novedades evolutivas. El caso más significativo es el de un período clave de la historia de la vida: el origen de los animales. Durante la llamada "explosión del Cámbrico" (véase también cap. 28, El origen de los animales y su clasificación), en un lapso de tiempo geológico que abarcó unos pocos millones de años, hace 530 millones de años, se originaron todos los planes corporales (morfologías) que vemos en la actualidad. Desde ese tiempo no han surgido grandes "innovaciones" de formas animales. Es posible que los modelos del campo Evo-Devo contribuyan a una comprensión más profunda de las causas que dieron origen a esta gran diversidad de formas de vida y al mismo tiempo aporten información para comprender el origen de estructuras complejas como los ojos, las antenas, la cola, las extremidades (apéndices) o el corazón.

Ensayo 21-4

Dinosaurios de la Patagonia: una pieza clave para reconstruir la historia del linaje

Uno de los temas más atractivos en el estudio de la macroevolución es la llamada extinción de los dinosaurios. Sin embargo, aquellos paleontólogos que adoptan los criterios del cladismo (véase cap. 23, El cladismo y el ideal monofilético) consideran que los dinosaurios no se extinguieron por completo, ya que un linaje de dinosaurios bípedos carnívoros del grupo de los terópodos (que tenían la particularidad de ser emplumados) habría sobrevivido hasta nuestros días. De acuerdo con esta interpretación, los representantes actuales de ese grupo de dinosaurios serían las aves.

La diversidad de dinosaurios extinguidos conocida actualmente es importante, ya que se estima que existe alrededor de un millar de formas distintas. Dentro de este millar, los dinosaurios de la región patagónica en Argentina representan poco menos del 10%, lo que los convierte en un grupo muy significativo para el estudio de patrones de dispersión, evolución y diversidad dinosauriana. Pero este papel relevante otorgado a los dinosaurios patagónicos es muy reciente, ya que comenzaron a destacarse recién a comienzos de 1980, a partir de los trabajos del paleontólogo argentino José Bonaparte y sus colaboradores, quienes describieron una gran cantidad de géneros y especies de dinosaurios de esta región.

La actual muestra de fósiles patagónicos incluye formas de dinosaurios que pertenecen a los tres períodos de la era Mesozoica (Triásico, Jurásico y Cretácico). Los dos primeros períodos exhiben una diversidad modesta en lo que hace al número de géneros registrados (*Mussaurus* y *Heterodontosaurus* en el Triásico; y *Amigdalodon*, *Patagosaurus*, *Volkheimeria*, *Tehuelchesaurus*, *Piatniskysaurus* y *Condorraptor* en el Jurásico). No obstante, estas formas son muy interesantes para efectuar comparaciones con muestras provenientes de otras regiones de la Tierra, en especial si se considera que durante esta etapa las masas continentales de nuestro planeta estaban más o menos asociadas en una única y gigantesca unidad denominada Pangaea. En concordancia con ello, las diferencias que se pueden detectar entre los dinosaurios de la Patagonia de esa época y los de otras latitudes no son drásticas y, en general, las especies patagónicas recuerdan a formas halladas en yacimientos fósiles de Europa y América del Norte. Estos lugares, que en la actualidad se encuentran tan alejados, no lo estaban tanto hace 200 millones de años y, fundamentalmente, no existían barreras ecológicas tan importantes como los actuales océanos que ahora impiden el intercambio faunístico por vía terrestre. Recién a fines del período Jurásico comenzaron a establecerse barreras que promovieron la diferenciación de la fauna y de la flora, debido a la fragmentación de Pangaea en dos continentes menores: Gondwana y Laurasia (véase ensayo 20-1, *La desintegración de Pangaea*). Más tarde, a mediados del Cretácico, con la apertura del océano Atlántico que se interpuso entre Sudamérica y África, se sumó una nueva barrera. El registro fósil de esos períodos muestra los efectos de estos eventos que propiciaron el aislamiento geográfico de diversos grupos biológicos. En coincidencia con ello, la diferenciación morfológica de los dinosaurios patagónicos comenzó a insinuarse de manera más clara y contundente.

En distintas localidades patagónicas donde existen yacimientos fósiles del período Cretácico se han hallado, con alta frecuencia, fósiles de dinosaurios pertenecientes a linajes cuyos ancestros son característicos de Gondwana y que han divergido luego de la separación entre Sudamérica y África. Están representados, por ejemplo, por géneros como *Amargasaurus* y *Limaysaurus*, cuyas contrapartes africanas, los géneros *Dicraeosaurus* y *Rebacchisaurus* (con quienes comparten diversas homologías), sugieren que todos ellos pertenecen a un linaje de dinosaurios herbívoros hasta ahora sólo representado por fósiles descubiertos en África y en Sudamérica. Este tipo de patrón biogeográfico dado por el aislamiento se repite en fósiles pertenecientes a diversos grupos biológicos, lo cual sugiere que durante ese pe-

ENSAYO 21-4 *(Cont.)*

Dinosaurios de la Patagonia: una pieza clave para reconstruir la historia del linaje

riodo la dinámica de la biota en Sudamérica era comparable a la que en nuestros días experimenta el continente australiano, en el que diferentes grupos divergen significativamente, desarrollando características únicas.

Existen, no obstante, algunos enigmas que aún no se han podido explicar de un modo satisfactorio. Por ejemplo, ciertas formas de dinosaurios carnívoros con cercanía filogenética a las aves muestran un registro geográficamente amplio que no da cuenta de la existencia de barreras de aislamiento, ya que se registra su presencia en Sudamérica y Asia, dos continentes que se encuentran separados desde el Triásico.

Otros casos enigmáticos están dados por los representantes fósiles de los linajes de dinosaurios dromaeosáuridos y alvarezsáuridos. El primero de estos grupos tiene sus representantes patagónicos en los géneros *Unenlagia* y *Neuquenraptor*. Curiosamente, los parientes más cercanos de estos géneros conocidos hasta el presente están representados por fósiles que corresponden al período Cretácico, hallados en América del Norte y Asia, pertenecientes a los géneros *Deynonichus* y *Dromaeosaurus*, respectivamente. Los alvarezsáuridos por su lado, cuentan con representantes cretácicos de los géneros *Alvarezsaurus* y *Patagonykus* hallados en la Patagonia, y el género más cercanamente emparentado es *Mononykus*, correspondiente al período Cretácico, que fue descrito a partir de fósiles hallados en Mongolia. La explicación para que formas tan afines y virtualmente contemporáneas estén en regiones geográficas tan alejadas aún está por ser propuesta. Es probable que ésta y otras preguntas puedan responderse en el futuro a partir del hallazgo de más y nuevas formas de dinosaurios, ya que se sospecha que la diversidad registrada hasta el momento es sólo la punta del iceberg de una variedad mucho mayor y seguramente más sorprendente.

tados por unas pocas especies. Sin embargo, hacia el final del Cretácico, hace 65 millones de años, en el registro fósil se observaba un cambio repentino de este panorama. En un lapso muy breve en la escala del tiempo geológico desaparecieron los reptiles gigantes (ensayo 21-4, *Dinosaurios de la Patagonia: una pieza clave para reconstruir la historia del linaje*), al mismo tiempo que se producía, casi de inmediato, una explosiva radiación adaptativa de los mamíferos. Esta radiación originó una variedad de marsupiales y unas dos docenas de líneas diferentes de placentarios. Entre los placentarios encontramos a los carnívoros, los ungulados, los omnipresentes roedores y grupos como las ballenas, los delfines, los murciélagos, los insectívoros actuales y los primates. La intrincada cadena de acontecimientos contingentes posibilitó, entre otros muchos resultados, la aparición y posterior diversificación del orden de mamíferos al que pertenecemos los humanos. En el siguiente capítulo analizaremos los avatares de la historia de nuestro linaje.

En síntesis

La evolución a gran escala: procesos y patrones macroevolutivos

1. La macroevolución es el campo de la biología evolutiva que estudia la evolución de las especies y de los taxones de rango supraespecífico. La especiación representa el puente entre la macroevolución y la microevolución.
2. Algunos autores sostienen que el cambio gradual y constante que resulta de la acción de la selección natural explica tanto la divergencia de las poblaciones como el origen y evolución de las especies y de los taxones de rango superior. En contraposición, Niles Eldredge y Stephen Jay Gould han propuesto que se pueden reconocer distintas unidades evolutivas (genes, organismos, poblaciones, especies) y que en cada una de ellas ocurren procesos diferentes.
3. La evolución convergente ocurre cuando organismos con un parentesco muy lejano, pero sujetos a presiones selectivas similares, adquieren independientemente características adaptativas equivalentes.
4. La evolución divergente ocurre cuando una población, o un fragmento de ella, queda aislada del resto de la especie y debido a presiones selectivas y factores azarosos, sigue un curso evolutivo diferente.
5. El cambio filético o anagénesis es un cambio gradual que opera de manera constante durante largos períodos. Dentro de una misma rama del árbol evolutivo se pueden definir cronoespecies, es decir, especies sucesivas dentro de un linaje que se reemplazan de un modo secuencial. La anagénesis constituye un aspecto central en el concepto darwiniano de evolución.
6. La cladogénesis es un proceso que origina nuevas especies a partir de un ancestro común. Los paleobiólogos le asignan un papel más importante en el proceso evolutivo que a la anagénesis.
7. La radiación adaptativa es una diversificación repentina de un grupo de organismos que comparten un antecesor común. Suele estar asociada con el éxito de un grupo que posee una

En síntesis (Cont.)

nueva "característica clave" que abre una nueva frontera biológica.

8. La extinción es un fenómeno frecuente y bien documentado en el registro fósil. J. John Sepkoski (h.) y David M. Raup mostraron que existe una tasa de extinción constante a la que llamaron extinción de fondo. Las extinciones masivas son aumentos drásticos en las tasas de extinción, que afectan a un gran número de taxa. Ocurren en períodos geológicamente breves y producen una apreciable disminución de la diversidad.

La evolución: un proceso contingente

9. La evolución es un proceso contingente, resultado de complejas cadenas y redes de acontecimientos históricos únicos, que interactúan en forma exclusiva y no se pueden anticipar.

Representaciones de la historia de la vida: la idea de progreso

10. Con frecuencia se considera que la evolución es un proceso lineal, que conduce de manera "progresiva" a formas de vida cada vez más complejas. Por el contrario, se trata de un proceso sin finalidad ni dirección. No responde a un plan y no conduce al "progreso" de la vida, sino a un aumento de la diversidad.

El modelo de los equilibrios intermitentes

11. Para explicar las aparentes imperfecciones del registro fósil, Eldredge y Gould propusieron la teoría de los equilibrios intermitentes o discontinuos. Este modelo se refiere al tiempo y al modo en que opera la evolución a gran escala. Sostiene que las especies permanecen largos períodos sin modificaciones (estasis), interrumpidos por cambios casi instantáneos (en términos de tiempos geológicos), asociados con el origen de nuevas especies. El surgimiento de una nueva especie en forma repentina se interpreta mediante el modelo de especiación peripátrida.

Principales transiciones en la historia de la vida

12. Diferentes autores reconocen distintos "hitos" en la historia de la vida. Gould, Eldredge y Sepkoski enfatizan la importancia de los episodios de extinción y diversificación. Lynn Margulis destaca el paso de procariontes a eucariontes. John Maynard Smith jerarquiza los cambios relacionados con el modo en que la información se almacena y se transmite.

Cuestionario

1. Podemos afirmar que las extinciones masivas han tenido efectos complejos sobre la diversidad. Analice esta afirmación y justifique su posición considerando los procesos involucrados y utilizando ejemplos.
2. Entre los mecanismos que permiten interpretar el cambio microevolutivo, ¿cuáles son capaces de explicar patrones que se manifiesten a nivel macroevolutivo?
3. ¿Se puede considerar que la selección natural y la selección de especies son procesos similares? ¿Es válido afirmar que son análogos? Justifique sus respuestas.
4. La idea de progreso quedó tan firmemente unida a la de evolución que esta última es frecuentemente entendida como un proceso lineal que conduce de manera "progresiva" a formas de vida cada vez más complejas. ¿Por qué?
5. La historia de la evolución de los caballos se encuentra muy bien documentada en el registro fósil. Como ya se mencionó, Othniel C. Marsh publicó en 1879 una genealogía basada en el análisis del tamaño del cuerpo, los dientes, las patas y los pies de estos animales, que fue usada por Thomas H. Huxley como evidencia a favor de la teoría de Darwin. A partir del análisis de las figuras del ensayo 21-2, indique con qué tipo de cambio se puede relacionar la evolución de este grupo.

Sección 4 / Situación problemática 1
Las extinciones

Capítulo 22



La evolución de los homínidos

Sección 4
Evolución

¿Es posible que los huesos fosilizados de un simio más antropoide (semejante al hombre) o de un hombre más pitecoide (semejante al simio) estén esperando, perdidos en algunos estratos antiquísimos, las investigaciones de un paleontólogo que no ha nacido todavía?

THOMAS H. HUXLEY

¿Cómo y cuándo comenzó la historia de la evolución humana? Tal vez con una combinación casual de sustancias químicas en algún mar cálido del Precámbrico, hace más de 3.800 millones de años. O tal vez hace unos 2,5 millones de años, cuando alguna tribu de homínidos descubrió que podía crear un borde filoso en una piedra para cortar el cuero de un animal. En cualquier caso, se trata de una historia en extremo larga y muchos de sus detalles se han perdido, probablemente para siempre. Sin embargo, numerosos restos fósiles de homínidos han permitido delinear diferentes hipótesis sobre el árbol genealógico de nuestro linaje.

La evolución de los primeros primates

Los humanos, junto con nuestros antecesores más cercanos ya extintos, pertenecemos al grupo de los **homínidos**. Pero también somos mamíferos placentarios y primates, al igual que los tarseros, los lémures, los monos y los antropomorfos, entre otros. Podemos preguntarnos entonces, ¿cuándo comenzó la evolución de los primates? Es probable que haya comenzado con un grupo de pequeños animales trepadores, semejantes a las musarañas (fig. 22-1). Los cambios que luego experimentaron estos primates abrirían el camino a la evolución humana. Las principales tendencias que caracterizan la evolución de los primates, como los cambios en la estructura anatómica de las manos y los brazos, el incremento en la agudeza visual, la prolongación del cuidado de las crías y la postura vertical de la espalda al colgarse o sentarse, están relacionadas con adaptaciones a la vida arbórea (fig. 22-2).



Fig. 22-1. UNA MUSARAÑA ARBORÍCOLA ACTUAL. *Probablemente los primates primitivos se parecían a esta musaraña. Si se mira con detenimiento, se verán patas con cinco dedos y garras. La musaraña puede separar los dedos y utilizarlos para asir. En algunos sistemas de clasificación, las musarañas arborícolas se agrupan con los primates y, en otros, con otro orden de mamíferos, los insectívoros, lo cual indica la proximidad de estas dos líneas evolutivas.*

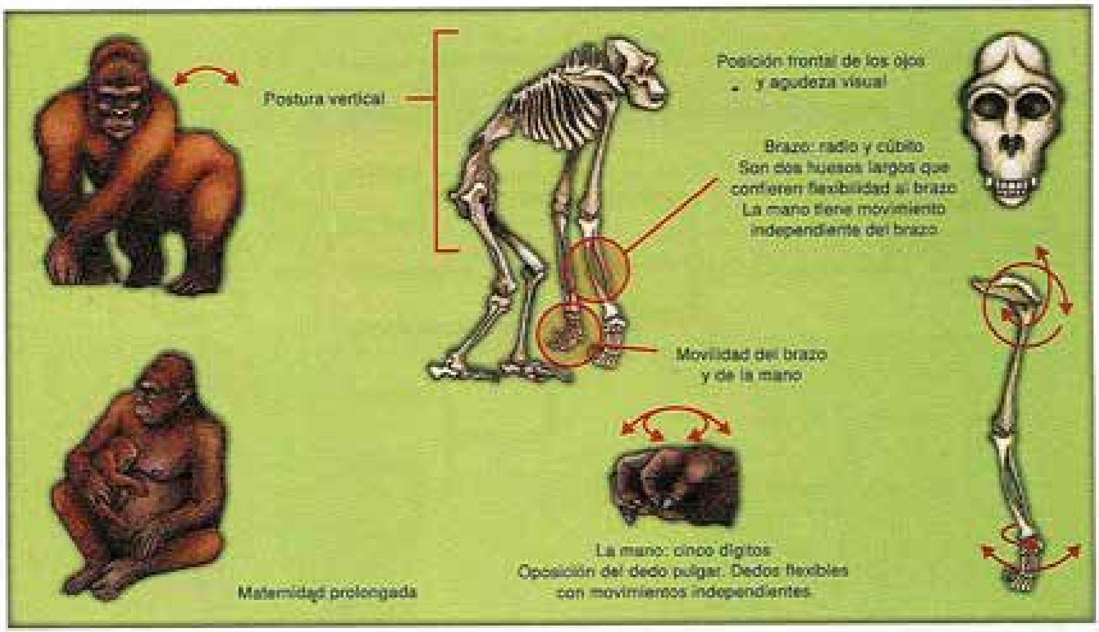


Fig. 22-2. TENDENCIAS EVOLUTIVAS DE LOS PRIMATES.

Las principales líneas de la evolución de los primates

Entre los primates pueden reconocerse dos grupos principales: los **prosimios** (loris, galagos, tarseros y lémures) y los **antropoides** (monos, antropomorfos y humanos) (fig. 22-3).

Los prosimios tuvieron su apogeo en el período que abarca entre 55 y 38 millones de años atrás y en la actualidad son animales arborícolas, pequeños o medianos, de hábitos nocturnos (fig. 22-4).

Los antropoides se habrían escindido del tronco prosimio durante el Eoceno, hace 40 millones de años. En este grupo se reconocen dos grandes linajes: los monos del Nuevo Mundo, o platirrinos, y los monos del Viejo Mundo, o catarrinos (fig. 22-5). Los platirrinos se habrían originado a partir de un grupo de catarrinos, hace alrededor de 30 millones de años. Al quedar aislados por enormes distancias oceánicas, ambas ramas de monos evolucionaron por separado durante el período Oligoceno (hace unos 30 millones de años): los platirrinos en América del Sur y los catarrinos en África. Los actuales monos del Nuevo Mundo –de América del Sur y América Central– son estrictamente arborícolas y algunos utilizan su cola como un quinto miembro prensil (fig. 22-6), una característica ausente en los monos del Viejo Mundo.

En el árbol filogenético hipotético de la figura 22-3, dentro de los catarrinos se puede distinguir al grupo de los **antropomorfos** que, junto con los humanos (*Homo sapiens*), conforman el grupo de los **hominoides** (recuadro 22-1, *La familia Leakey*).

Los antropomorfos actuales comprenden a los gibones, los orangutanes, los chimpancés y los gorilas (fig. 22-7). Con excepción de los gibones, los antropomorfos son más grandes y tienen un cerebro de mayor tamaño que los monos. Todos los antropomorfos son capaces de colgarse de las ramas aunque, entre las especies actuales, sólo los gibones se desplazan principalmente balanceándose colgados de un brazo y luego del otro, con el cuerpo en posición vertical. La suspensión vertical habría desempeñado un papel importante en la transición de la posición horizontal a la posición erecta. Los antropomorfos tienen

Recuadro 22-1

La familia Leakey

En yacimientos fósiles de Kenia y Uganda, en África, se encontró una gran cantidad de antropomorfos fósiles de entre 14 y 22 millones de años de antigüedad. Entre ellos está el famoso *Procónsul* descubierto en 1948 por la paleoantropóloga inglesa Mary D. N. Leakey (1913-1996) en una isla del lago Victoria. A éste, su primer hallazgo importante, le siguieron muchos más. Mary Leakey pertenecía a una familia de antropólogos: su marido, Louis Leakey (1903-1972), tuvo un gran impacto en el estudio teórico de los orígenes del hombre y en el hallazgo de fósiles. Richard, uno de sus hijos y su esposa Meave hicieron contribuciones notables. Louise, la hija de ambos, parece continuar sus pasos.

Figura interactiva

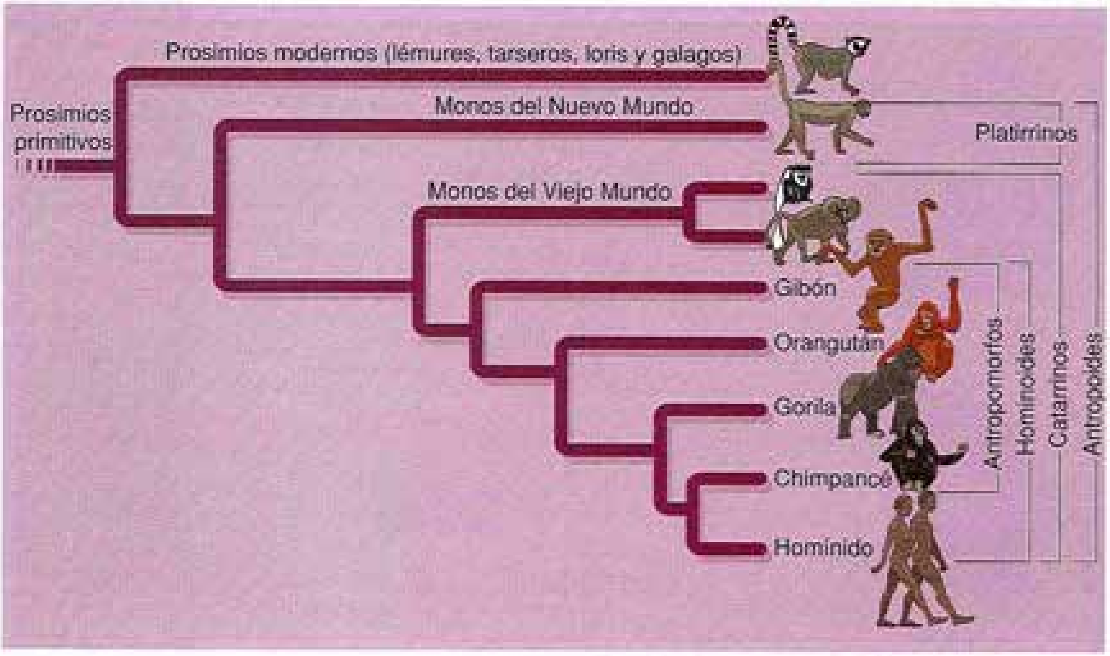


Fig. 22-3. UN ÁRBOL FILOGENÉTICO TENTATIVO DE LOS PRIMATES ACTUALES.

brazos relativamente largos y piernas cortas y descansan el peso de la parte frontal de sus cuerpos en los nudillos. Como resultado de ello, aun cuando se encuentran en cuatro patas, sus cuerpos están parcialmente erectos.

Homo sapiens y nuestros parientes vivos más cercanos: los antropomorfos actuales

Los antropomorfos (también llamados antropoides) –gibones, orangutanes, gorilas y chimpancés (incluidos los bonobos)– constituyen nuestros parientes vivos más cercanos. Esto no significa que nuestra especie desciende de alguno de estos grupos, sino que compartimos con ellos un antepasado común más reciente que con ningún otro grupo de primates actuales. Evidencia de esto es la gran cantidad de homologías descubiertas entre estos simios y nuestra especie. Partiendo de esta hipótesis, podemos preguntarnos: ¿cuál de estas especies está más estrechamente emparentada con nuestra especie?; ¿cuánto tiempo hace que el linaje al que pertenecemos los humanos divergió del resto de los simios?, es decir, ¿a qué época se remonta el último antepasado común compartido con ellos?

Estas preguntas, que comenzaron a formularse a finales del siglo XIX, han generado interesantes controversias. Darwin consideraba que los parientes más próximos a los humanos eran los simios africanos (chimpancé y gorila) y que el gran simio asiático, el orangután, tenía un vínculo más distante. Sin embargo, en las primeras décadas del siglo XX, época en que el énfasis estaba puesto en las diferencias morfológicas, se consideró que la divergencia entre los humanos y el conjunto de los simios debía ser muy antigua: todos los simios estarían más estrechamente relacionados entre sí que cualquiera de ellos con nuestra especie. Esta hipótesis resultó hegemónica hasta la década de 1960, principalmente a causa de prejuicios que situaban a la especie humana como única y especial. Cuando se incorporaron al análisis las múltiples homologías descubiertas entre los grupos de primates considerados, el resultado fue diferente. La presencia del seno frontal (una pequeña fisura en la parte frontal del cráneo) en gorilas, chimpancés y humanos

(a)

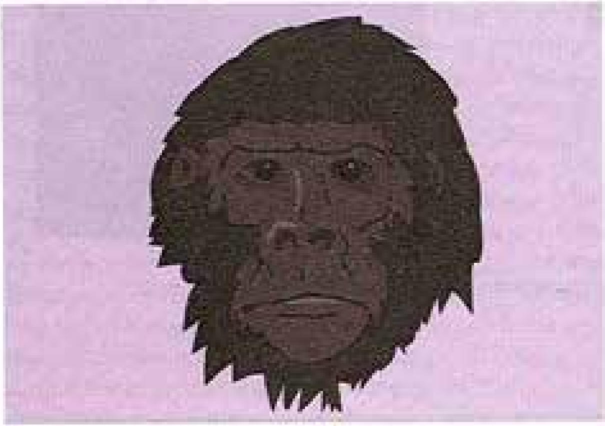


(b)



Fig. 22-4. PROSIMIOS. ***(a)*** *El lémur peinándose la cola. El segundo dedo de cada pata tiene una garra especial que utilizan para asearse.* ***(b)*** *El pequeño tarsero, nativo de Indonesia (aproximadamente del tamaño de un gato pequeño), se especializa en saltar entre soportes verticales. Tiene visión estereoscópica y un cerebro relativamente más grande que la mayoría de los lémures. Vive exclusivamente en los árboles y sus manos y patas están provistas de grandes almohadillas epidérmicas que favorecen la sujeción en las ramas. Sus ojos, semejantes a los de la lechuza, sugieren que estos animales son fundamentalmente de hábitos nocturnos.*

(a)



(b)



Fig. 22-5. PLATIRRINOS Y CATARRINOS. *En una etapa temprana de la evolución, los antropoides se escindieron en dos ramas:* ***(a)*** *los platirrinos, de nariz ancha, y* ***(b)*** *los catarrinos, de nariz hacia abajo. Los monos del Nuevo Mundo son platirrinos y los del Viejo Mundo y los hominoides son catarrinos. Hay muchas otras diferencias anatómicas características entre ambos grupos.*



Fig. 22-6. COLA PRENSIL. *Sólo los monos del Nuevo Mundo, como el mono araña, pueden suspenderse de sus colas. Los monos platirrinos son los únicos primates actuales nativos de las Américas.*

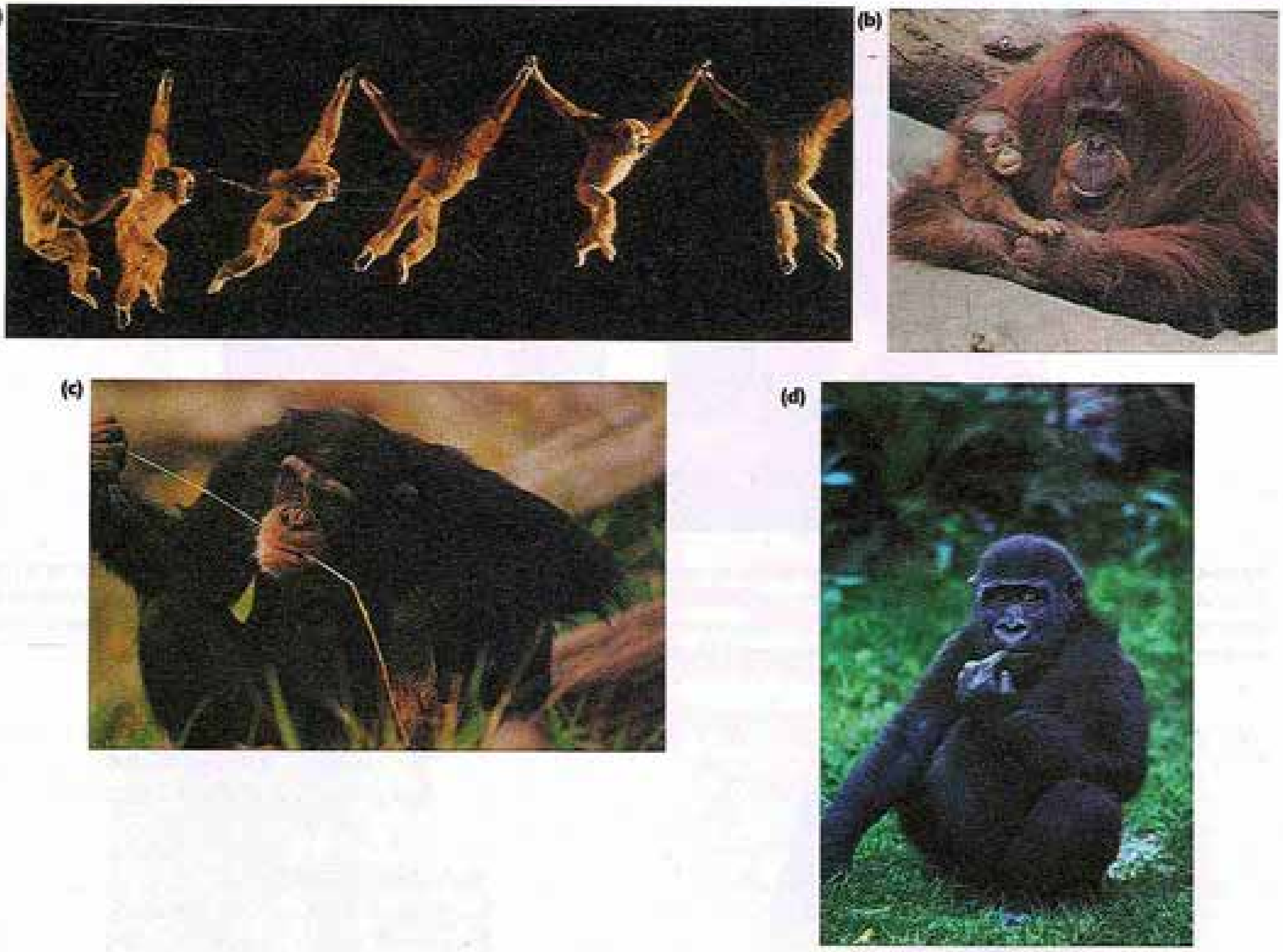


Fig. 22-7. ANTROPOMORFOS. ***(a)*** *Hylobates (gibones),* ***(b)*** *Pongo (orangutanes),* ***(c)*** *Pan (chimpancés) y* ***(d)*** *Gorila (gorilas).*

y su ausencia en gibones y orangutanes volvió a colocar a estos últimos en el grupo de parientes más lejanos. El análisis de un grupo de proteínas, los fibrinopéptidos, también muestra que los orangutanes están más estrechamente vinculados al grupo formado por gorilas, chimpancés y humanos que a los gibones (fig. 22-8). En 1963, al analizar los patrones de homología en proteínas globina de la sangre, el zoólogo estadounidense Morris Goodman, de la Universidad de Wayne, Estados Unidos, demostró que los humanos y los simios africanos forman un grupo natural en el que, como anticipara Darwin, chimpancés, gorilas y humanos están más cercanamente emparentados entre sí que cualquiera de ellos con el orangután. Por otra parte, el "reloj molecular" –un método que permite estimar el tiempo de divergencia entre dos taxones y que se describirá con mayor detalle en el capítulo 23–, permitió estimar que la divergencia entre el linaje de los humanos y el de chimpancés-gorilas habría ocurrido muy recientemente, hace aproximadamente 5 a 8 millones de años.

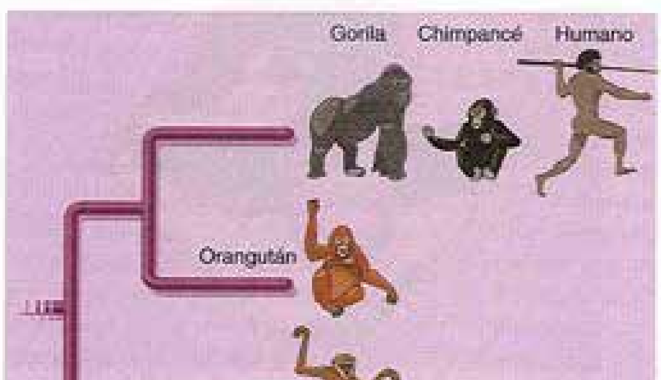


Fig. 22-8. RELACIONES HIPOTÉTICAS ENTRE GIBONES, ORANGUTANES Y EL GRUPO FORMADO POR GORILAS, CHIMPANCÉS Y HUMANOS.

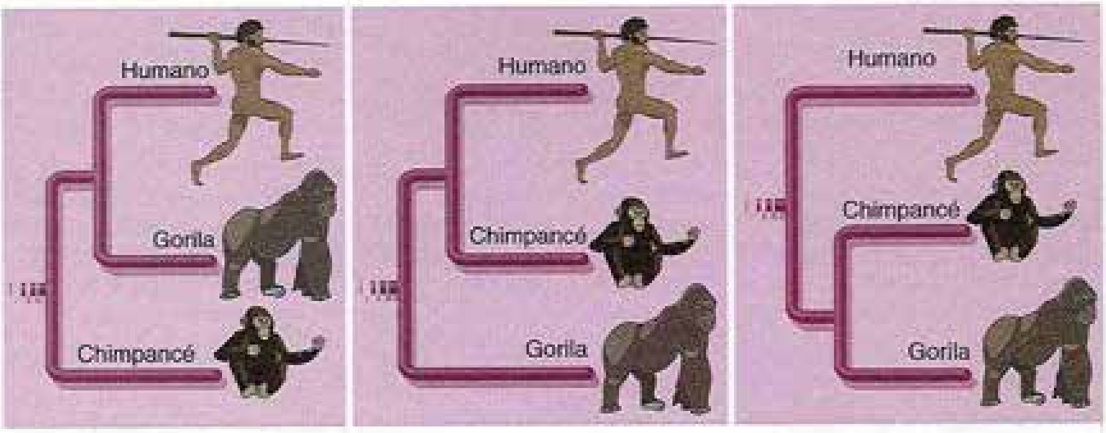


Fig. 22-9. DIFERENTES HIPÓTESIS ACERCA DE LAS RELACIONES FILOGENÉTICAS ENTRE GORILAS, CHIMPANCÉS Y HUMANOS.

El reciente hallazgo en Chad de un fósil perteneciente al linaje de los homínidos, asignado a la especie *Sahelanthropus tchadensis* y datado en 6 a 7 millones de años, indica que el momento de la divergencia entre el linaje de los humanos y el de chimpancés-gorilas se encuentra, probablemente, cerca del límite más antiguo del intervalo sugerido por los datos moleculares de entre 5 y 8 millones de años.

Sobre la base de las evidencias analizadas hasta aquí, hemos excluido de la esfera de nuestro parentesco más cercano a orangutanes y gibones, pero ¿cuáles son las relaciones evolutivas entre gorilas, chimpancés y humanos? Este problema es difícil de resolver, dado que el parecido a nivel molecular es muy alto. Las diferencias globales en el DNA de copia simple entre estos grupos son del orden del 1,2% al 1,4%. Sin embargo, estudios recientes sugieren que chimpancés y humanos podrían ser grupos hermanos, más estrechamente relacionados entre sí que cualquiera de ellos con los gorilas, ya que las comparaciones del DNA de copia única muestran una diferencia menor del 1,2% y aun si se analizan seudogenes, elementos repetitivos y transposones, que evolucionan muy rápido (véase cap. 13, Genes móviles: los transposones), las diferencias no llegan al 5% (fig. 22-9).

Hacen su aparición los homínidos

Los primeros ejemplares

Hasta aquí hemos examinado las relaciones entre nuestra especie y otros grupos de primates actuales. Sin embargo, para reconstruir nuestro pasado evolutivo debemos incorporar evidencias fósiles más recientes que nos permitan rastrear el tramo más reciente de esta historia. En los últimos años se han encontrado fósiles más estrechamente relacionados con nuestra especie que con los gorilas y los chimpancés. Esas evidencias constituyen la base para interpretar la evolución de los homínidos, denominación que, a pesar de que en la actualidad es controversial, aún tiene amplia aceptación para designar a los miembros de la familia Hominidae (recuadro 22-2, *¿Homínidos u homíninos?*). Este linaje presenta andar bípedo, postura erecta, rasgos dentarios característicos y cráneos crecientemente mayores e incluye a nuestra especie, a los representantes fósiles del género *Homo*, del género *Australophitecus* y a otros géneros fósiles recientemente descritos.

¿Cómo se modificó el linaje de los homínidos a partir del momento de su divergencia de los grandes simios? Veremos que la interpretación de este problema ha ido cambiando y tiene interesantes antecedentes históricos.

Tras los pasos de los australopitecinos

En 1924, una explosión en una cantera en Taung, Sudáfrica, aflojó un trozo de roca que contenía una porción del cráneo de un niño. Los fósiles fueron enviados al anatomista australiano Raymond A. Dart (1893-1988) quien, después de meses de raspar la capa de arena y piedra caliza que lo rodeaba, determinó que el pequeño cráneo tenía algunas características humanoides que lo distinguían tanto de los simios antropomorfos modernos como de sus antecesores. Éstas incluían la apariencia redondeada del cráneo, el tamaño y la configuración que parecía haber tenido el cerebro y la forma de los dientes. Asimismo, la localización en la base del cráneo del orificio de inserción de la columna vertebral –el *foramen magnum*– sugería que el joven animal caminaba erecto. Dart bautizó *Australopithecus* ("simio del sur") al nuevo fósil. Si bien en ese momento la prensa lo proclamó como el "eslabón perdido", Dart recibió poco apoyo de sus colegas para incorporar este fósil al árbol filogenético humano, quizás porque Dart no era antropólogo, pero también porque la comunidad científica todavía no estaba preparada para reconocer un antecesor de nuestra especie en este individuo con numerosos rasgos humanos pero con un cerebro tan pequeño. Además, era unánime la creencia de que la cuna de la humanidad se encontraría en Asia o en Europa, por su desarrollo cultural, y no en la "atrasada" África. Todo esto hizo que el cráneo de Taung fuera prácticamente ignorado por más de veinte años. Sin embargo, descubrimientos posteriores confirmaron la interpretación de Dart: en diferentes sitios de África, especialmente en África oriental, en el valle del Rift, se hallaron numerosos fósiles de varias especies del género *Australopithecus* (fig. 22-10).

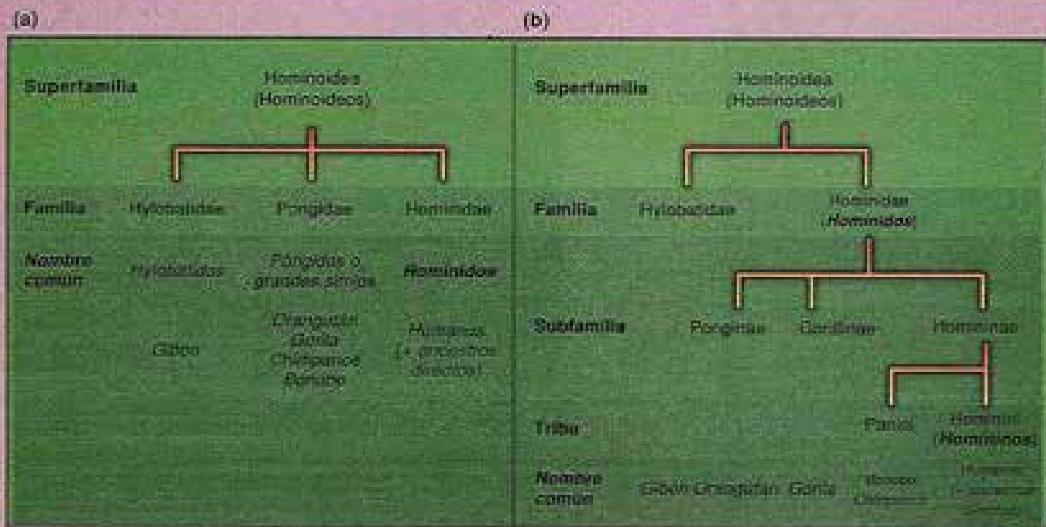
En 1974, el paleoantropólogo estadounidense Donald Johanson y sus colegas, encontraron en Hadar, Etiopía, el esqueleto asombrosa-

Recuadro 22-2

¿Homínidos u homininos?

El debate permanente sobre la clasificación de los taxa en el linaje al que pertenecemos se está tornando cada vez más complejo; nuevos fósiles y nuevos enfoques contribuyen a ello. En los últimos años, el término homínido ha sido objeto de revisión. Tradicionalmente, la categoría taxonómica correspondiente a los homínidos se ha utilizado para agrupar a los humanos y a los ancestros más directos que se han sucedido desde la divergencia entre este linaje y el de los grandes simios (fig. a). En el nuevo sistema de clasificación, el término homínido se utiliza para agrupar a los humanos, a sus ancestros directos y a los grandes simios africanos; mientras que el término *hominino* se utiliza para referirse sólo al clado formado por los humanos y sus ancestros más directos (fig. b).

Debido a que todavía no hay un acuerdo general al respecto, utilizaremos el enfoque tradicional en el que el grupo o clado constituido por humanos y sus ancestros más directos se denomina homínido.



Clasificaciones alternativas para nuestro linaje. ***(a)*** *Clasificación tradicional de los hominoides en la que se enfatizan ciertos aspectos del comportamiento y la anatomía para separar del clado homínidos al chimpancé (Pan troglodytes) y al bonobo (chimpancé enano). Desde 1926, los bonobos son considerados por muchos especialistas como una especie de primate diferente: Pan paniscus.* ***(b)*** *Clasificación reciente de los hominoides en la que se enfatizan ciertos aspectos genéticos y evolutivos para establecer un clado o grupo en el que se incluye al chimpancé, al bonobo y a los humanos (Homininae), mientras los humanos actuales y sus ancestros directos se incluyen en el nuevo clado denominado homininos.*

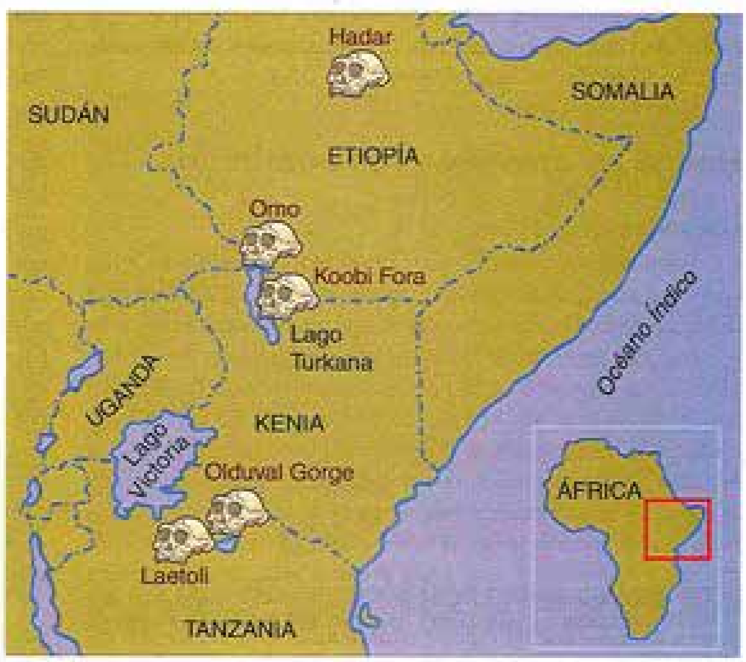


Fig. 22-10. MAPA DEL VALLE DEL RIFT. *Los cráneos representan los principales sitios donde se encontraron fósiles de australopitecinos.*

ENSAYO 22-1
Las huellas de pisadas

La erupción de un volcán en el valle del Rift esparció una capa de cenizas sobre las planicies de Serengeti Meridional, en lo que actualmente es Tanzania. Poco después cayó una lluvia leve y, mientras la capa de ceniza aún estaba húmeda, unos veinte tipos diferentes de animales corrieron y se resbalaron sobre ella, estampando sus huellas sobre la superficie blanda. Entre ellos había liebres, babuinos, un rinoceronte, dos tipos de jirafa, hienas, aves, un caballo de tres dedos, un tigre de dientes de sable y tres homínidos. En cierto momento, uno de los tres homínidos se detuvo, hizo una pausa, giró hacia la izquierda y luego, acaso tranquilizado, continuó su marcha. Bajo el calor del sol ecuatorial, la ceniza se secó y solidificó como cemento; pronto, las huellas de las pisadas fueron cubiertas por limo y más cenizas.

En el mismo sitio, por una feliz coincidencia, alrededor de 3,75 millones de años después, otros homínidos jóvenes se entretenían arrojándose estiércol seco de elefante. Uno de ellos, un científico de Harvard, que estaba visitando las excavaciones de Mary Leakey en Laetoli, se tambaleó y cayó al suelo, momento en que sus ojos distinguieron unas huellas extrañas. Así se descubrieron las pisadas de Laetoli, uno de los hallazgos más significativos de la paleoantropología. Desde entonces se hallaron miles de pisadas individuales en la misma área, probablemente más huellas fósiles de animales que todas las encontradas en todo el mundo. Estas marcas ofrecieron un panorama extraordinario del número y la variedad de los antiguos animales africanos. Junto a ellas quedó el registro de pisadas casi humanas, cuyas marcas del arco del pie, del dedo grande y del talón son la prueba más clara de que hace 3,75 millones de años existían homínidos que caminaban en posición vertical, con una marcha bípeda característica.



Huellas de pisadas de homínidos en la ceniza volcánica de Laetoli. Estas huellas fósiles se extienden paralelamente a lo largo de 25 metros. El rastro de la izquierda fue hecho por el más pequeño de los homínidos, que tal vez caminaba asido a la mano del de la derecha. Éste, de mayor tamaño, era seguido por otro homínido más pequeño que caminaba sobre sus pisadas, obliterándolas parcialmente. Las huellas de la derecha son las de un caballo de tres dedos.

mente completo de un australopitecino de más de tres millones de años. Lo llamaron "Lucy" por la canción de los Beatles, "Lucy en el cielo con diamantes", que sonaba en la radio cuando lo hallaron. Era una hembra adulta, de menos de 120 cm, cuya postura, revelada por las características del fémur y la cadera, era indudablemente tan erecta como la de los humanos actuales (fig. 22-11).

Otra fuerte evidencia del andar erecto de los australopitecinos es el de las huellas fósiles de pisadas de hace 3,75 millones de años halladas por Mary Leakey en Laetoli, Tanzania, que muestran una estructura de la planta del pie casi idéntica a la de los humanos actuales (ensayo 22-1, *Las huellas de pisadas*).

Estos hallazgos demostraron que los homínidos caminaban en posición vertical antes de que se produjera cualquier incremento significativo en el tamaño del cerebro.

Este cúmulo de nueva información permitió extender el horizonte de nuestros ancestros recientes e incluir a los australopitecinos y a otras especies del género *Homo*, que se fueron describiendo posteriormente, en el grupo de los **homínidos**. En este nuevo contexto, el profesor Dart celebró felizmente en 1985 no sólo su nonagésimo segundo cumpleaños, sino también las bodas de diamante del ahora aceptado niño de Taung (fig. 22-12).

Pero, ¿cuáles son las características que distinguen a los australopitecinos del linaje chimpancé-gorila y que justifican su posición dentro del linaje de los homínidos?

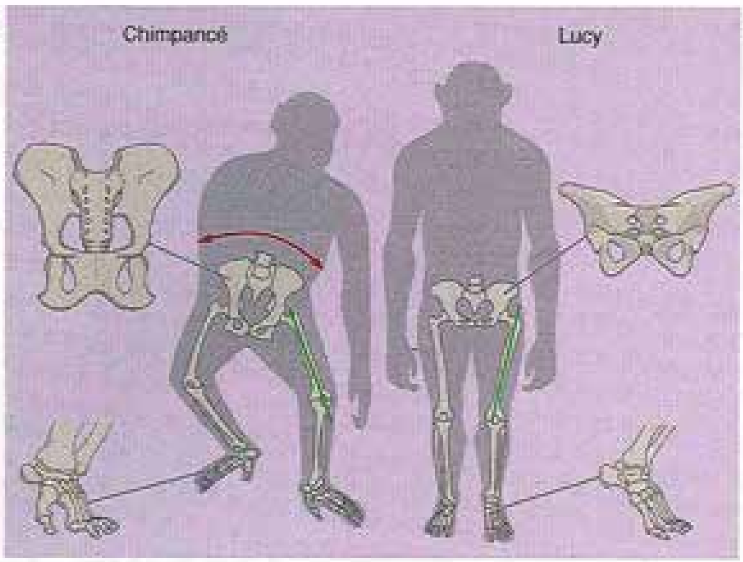
Los humanos nos diferenciamos de gorilas y chimpancés en que:

- tenemos un andar erecto,
- poseemos un cerebro más grande en proporción con el tamaño corporal,
- el patrón morfológico del primer premolar de nuestra especie tiene dos cúspides mientras que en los simios africanos tiene sólo una.

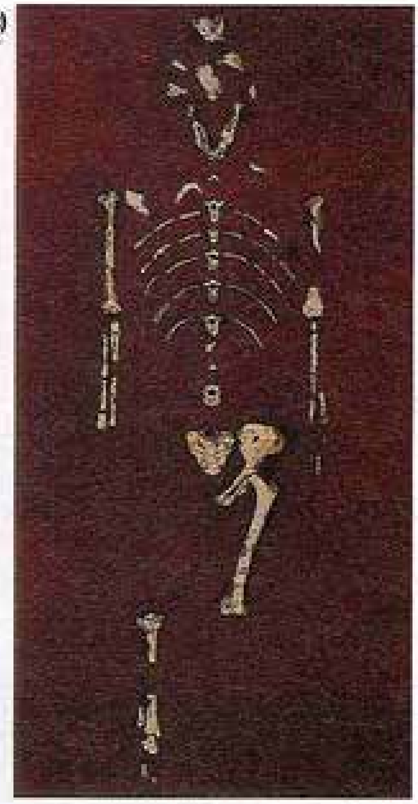
Los australopitecinos comparten con los humanos tanto el patrón bicúspide del premolar como el andar erecto, aunque el tamaño de su cerebro es similar al de los simios. Son un grupo de homínidos en el que algunas características distintivas, como el andar erecto, ya están establecidas mientras que otras, como el tamaño del cerebro, retienen el estado ancestral. Estas evidencias permitieron superar el prejuicio que consideraba al desarrollo cerebral como un requisito excluyente para la incorporación de un fósil a nuestro linaje.

Los miembros del género *Australopithecus*, que vivieron durante casi tres millones de años (entre 4,2 y 1,4 millones de añosatrás), (recuadro 22-3, *Técnica de datación*) pertenecían a varias espe-

(a) (b)



(c)



(d)

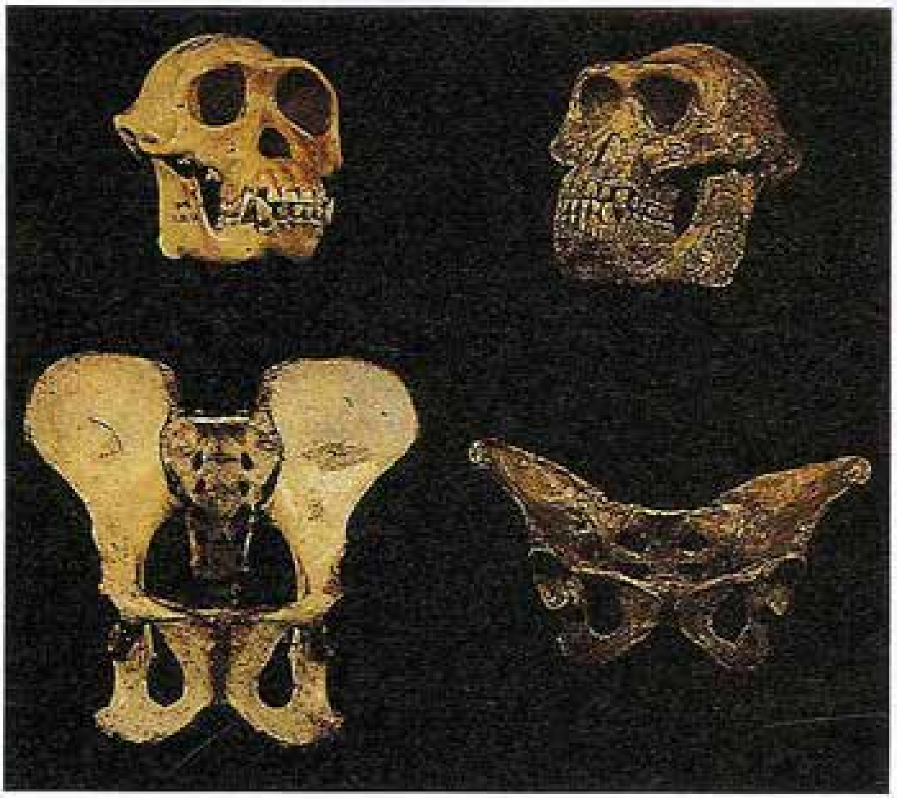


Fig. 22-11. UN CHIMPANCÉ Y LUCY. *Comparación de las estructuras de la pelvis, las piernas y los pies de:* **(a)** *un chimpancé y* **(b)** *Lucy. La adaptación de Lucy a la marcha en posición vertical era virtualmente completa. Era capaz de moverse hacia adelante grácilmente y el ángulo de su fémur mantenía las piernas bajo el cuerpo cuando se movía. Por el contrario, cuando un chimpancé camina, debe inclinarse de un lado a otro para mantener su centro de gravedad por encima de la pierna que se adelanta.* **(c)** *Lucy, la "primera familia" (una notable colección de fósiles, representada por 13 individuos) y otros homínidos fósiles bien conocidos fueron descubiertos en el Triángulo de Afar, en Etiopía. Representaban una especie distinta de los previamente conocidos y los denominaron Australopithecus afarensis.* **(d)** *Comparación del cráneo y de la pelvis de un chimpancé (izquierda) y de un miembro de la "primera familia" (derecha). Los cráneos presentan semejanzas pero las pelvis son totalmente distintas y producen las diferencias en el andar. La pelvis de la derecha se asemeja mucho más a la pelvis humana actual.*

cies diferentes, algunas de las cuales coexistieron. Todas ellas parecen haber evolucionado exclusivamente en África, ya que no se encontraron fósiles de este género en otros continentes (cuadro 22-1).

Las pistas del género *Homo*

Las relaciones filogenéticas entre los australopitecinos y *Homo* se encuentran en amplia discusión en la actualidad. En torno de este problema se han propuesto varias hipótesis, ya que el mosaico de caracteres que muestran los linajes grácil y robusto de los australopitecinos (véase cuadro 22-1) no permite que ninguno de ellos sea asignado como nuestro ancestro inmediato. Ambos grupos tienen especializaciones particulares que no se observan en humanos.

Es posible que los ancestros inmediatos de *Homo* se remonten más atrás del punto de divergencia de los australopitecinos y *Homo;* que se hayan originado a partir de un tronco australopitecino muy antiguo o a partir de un ancestro común con este tronco (cuadro 22-2).

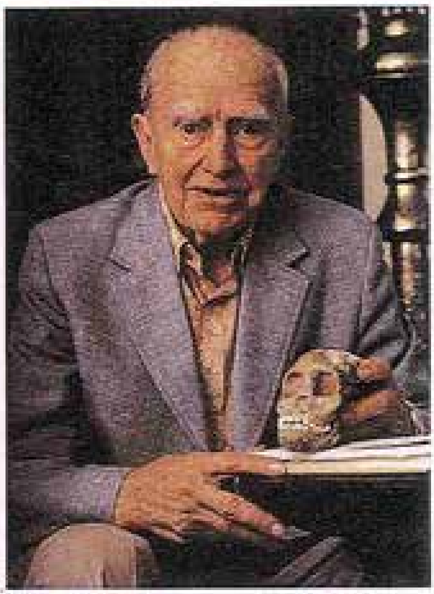


Fig. 22-12. RAYMOND DART. *El cráneo del niño de Taung que sostiene en la fotografía fue encontrado en una cantera de piedra caliza en 1924. Dart le dio el nombre de Australopithecus africanus. No fue hasta casi un cuarto de siglo después que el fósil fue aceptado por la comunidad paleoantropológica como el cráneo de un homínido. Durante la celebración de su nonagésimo segundo cumpleaños y en el sexagésimo aniversario de la publicación que informaba acerca de sus hallazgos, el profesor Dart dijo: "Saben ustedes, nunca me amargué por la forma en que me trataron... Yo sabía que la gente no me creería. Pero no tenía ninguna urgencia". Dart murió en noviembre de 1988, a los noventa y cinco años.*

Homo habilis y la construcción de herramientas

Homo habilis, la especie de *Homo* más antigua que se conoce, aparece en el registro fósil hace aproximadamente 2 millones de años. Del mismo modo que los humanos actuales y que los australopitecinos, *H. habilis* caminaba erecto y tenía molares con dos cúspides.

Homo habilis tiene dos características que lo vinculan más estrechamente con los humanos que con los australopitecinos: la capacidad de construir herramientas –sugerida por utensilios hallados junto a los restos fósiles– y un cerebro relativamente más grande (Recuadro 22-4, *Nuevo hallazgo de los Leakey*).



Fig. 22-13. HOMO ERECTUS. *Este cráneo pertenecía a un niño de 12 años, cuyo esqueleto se encontró notablemente completo en el lago Turkana del valle del Rift en 1984 y fue asignado a H. erectus. De tamaño mucho mayor que los primeros homínidos, H. erectus tenía un cerebro significativamente más grande. Sin embargo, en la actualidad, algunos investigadores consideran que el cráneo de este fósil no presenta especializaciones tan notorias como otros fósiles pertenecientes a H. erectus, de modo que lo asignan a la especie africana Homo ergaster, que estaría vinculada más directamente a la línea ancestral de H. sapiens que la de H. erectus. (cuyo distribución es predominantemente asiática).*

Es posible que *H. habilis* no haya sido el único *Homo* en África. Ciertos fósiles contemporáneos a *H. habilis*, asignados a la especie *H. rudolfensis* podrían corresponder a una especie hermana que se extinguió, otra de las ramas truncas del árbol de los homínidos.

Pero, ¿puede *H. habilis* considerarse una especie humana? A pesar de las diferencias anatómicas con *H. sapiens*, la capacidad de construir herramientas es tan distintiva y relevante que *H. habilis* probablemente deba considerarse humano. Además, las diferencias anatómicas entre las diversas especies de *Homo* se relativizan si se considera la gran diversidad que existe en la actualidad entre individuos de nuestra especie.

Homo erectus, Homo ergaster y el uso del fuego

Los fósiles de australopitecinos y los de *H. habilis* se hallaron exclusivamente en África. Sin embargo, tanto en África como en Asia existen fósiles más recientes, de 1,8 a 0,3 millones de años. Inicialmente, todos estos fósiles fueron asignados a una única especie denominada *H. erectus* (fig. 22-13). Sin embargo, en la actualidad se considera que esta colección podría incluir al menos dos especies: *Homo er-*

Recuadro 22-3

Técnica de datación

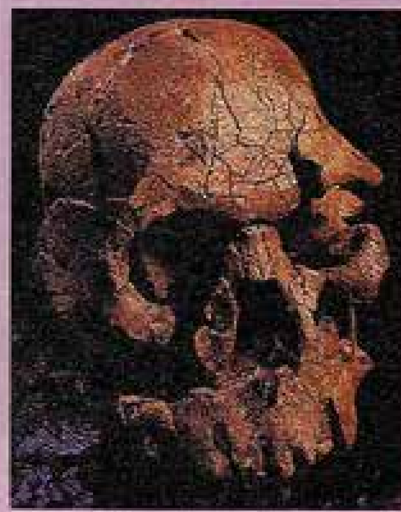
La técnica de potasio-argón es la más utilizada en la actualidad para los estudios paleoantropológicos de datación. Esta técnica se basa en que el isótopo radiactivo del potasio (^{40}K) se desintegra radiactivamente produciendo argón (^{40}Ar), un gas inerte. Conforme pasa el tiempo, las rocas que contienen potasio, como las volcánicas, acumulan lentamente ^{40}Ar. Durante las erupciones volcánicas, las altas temperaturas hacen que se expulse todo el argón y "ponen el reloj" a cero. A partir de ese momento empieza a acumularse de nuevo argón producido a partir del potasio por desintegración radiactiva. Si se encuentra un fósil intercalado entre dos capas de ceniza volcánica, su edad puede estimarse de un modo indirecto a través de la datación de esas cenizas.

Recuadro 22-4

Nuevo hallazgo de los Leakey

La primera mención de *Homo habilis* la realizó Louis Leakey, quien en 1972 anunció el descubrimiento, en Olduvai, de un homínido que había vivido hace aproximadamente 1,75 millones de años. Por el mayor tamaño de su cerebro, Leakey lo asignó al género *Homo* y, dada su posible asociación con utensilios de piedra primitivos que databan del mismo período, llamó a su hallazgo *H. habilis*. Dado que los *Homo* más antiguos que se conocían hasta ese momento no tenían más de 500.000 años, el hallazgo de *H. habilis* triplicaba la antigüedad estimada para el género, de modo que *Homo* y *Australopithecus* resultaban contemporáneos. Su idea no se aceptó fácilmente y los opositores a la propuesta de Leakey insistían en clasificar al nuevo fósil como otro ejemplar de *A. africanus* (australopitecino grácil).

Sin embargo, el hallazgo de nuevos especímenes afianzó el lugar de *H. habilis* en el árbol genealógico. El más convincente fue el cráneo "1470" descubierto por el grupo de Richard Leakey en el norte de Kenia, que tiene una antigüedad de 1,9 millones de años. Este cráneo grande, de estructura liviana, fue reconstruido a partir de unos 300 fragmentos fósiles. Tiene una capacidad aproximada de 775 cm^3 (alrededor de un 50% más que la de los australopitecinos robustos) y no presenta cresta ósea, tan notable en el cráneo de los robustos.



Cráneo de Homo habilis.

gaster, representada por fósiles africanos y del oeste asiático, y *Homo erectus*, presente en China y en el sudeste asiático.

Las dataciones de fósiles de diferentes sitios asiáticos indican que hace alrededor de dos millones de años una especie del género *Homo*, quizás *Homo ergaster*, abandonó África por primera vez y migró a Asia. Esta estimación se basa en fósiles hallados en Java, de 1,8 millones de años, en una mandíbula de la misma antigüedad hallada en el yacimiento de Dmanisi (ex república de Georgia) y en herramientas de piedra provenientes de Nepal de 1,6 millones de años. Es probable que, durante el proceso de migración y dispersión, se haya originado *Homo erectus* y que esta especie, luego de colonizar algunas regiones de Asia Oriental, haya migrado hacia el oeste, hasta llegar a Medio Oriente y Europa, donde recientemente se han hallado fósiles que podrían pertenecer a esta especie. ¿Cuál es la característica que le permitió a *H. erectus* ampliar tan notablemente su capacidad de dispersión y efectuar largas migraciones?

No hay grandes diferencias anatómicas entre *H. habilis* y *H. erectus*, excepto que en *H. erectus* se advierte un aumento de la talla y, especialmente, del tamaño del cerebro, que alcanza en promedio 1.000 cm^3, con una variación de 700 a 1.200 cm^3 (valores que se superponen en parte con el intervalo de volúmenes cerebrales de los humanos modernos). Existe, sin embargo, una característica distintiva que aparece por primera vez en *H. erectus*: en algunos asentamientos se encontraron capas de cenizas, trozos de carbón, huesos quemados y piedras que muestran quebraduras características de la exposición al fuego.

Se ha sugerido que la habilidad de utilizar el fuego puede haber sido la clave del éxito de *Homo erectus* ya que les habría permitido proveerse de calor en los climas más fríos de las nuevas regiones colonizadas. Es muy probable que el fuego también fuera utilizado para cocer alimentos y mantener alejadas a las fieras, y que este nuevo tipo de vida involucrara el establecimiento de vínculos grupales más estrechos. El dominio del fuego requiere inteligencia e imaginación, por lo que la presencia de esta aptitud única de los humanos resulta una evidencia indirecta de que *H. erectus* poseía una capacidad mental más desarrollada (recuadro 22-5, *El uso de herramientos*).

Relaciones entre las especies de *Homo*

Homo ergaster, *Homo erectus*, *Homo habilis* y los humanos modernos comparten varias características distintivas:

- Premolares bicúspides.
- Andar bípedo.
- Postura erecta.
- Cerebro grande.
- Capacidad para construir herramientas.

Al considerar características como la talla y el tamaño del cerebro, por largo tiempo se pensó que *H. erectus* era una especie ancestral de los humanos modernos. Sin embargo, en la actualidad esta idea está en duda. El cráneo de *H. erectus* presenta ciertas características, como un grosor importante, arcos superciliares prominentes, frente

Cuadro 22-1. *Dos linajes de Australopitecinos: gráciles y robustos*

	 Australopitecinos gráciles	 Australopitecinos robustos
Sitio del hallazgo	**En el sur de África** 	**África meridional y oriental** 
Permanencia del linaje	Entre 3 y 2 millones de años atrás	Entre 2 y 1,4 millones de años atrás
Especies representativas	*Australopithecus africanus* (especie a la cual pertenece el niño de Taung)	*Paranthropus robustus, P. boisei* (África meridional) y *P. aethiopicus* (África oriental).
Tamaño corporal	Pequeño peso: entre 30 y 50 kg Talla: alrededor de 120 cm	Mayor peso: entre 40 y 80 kg Talla: alrededor de 140 cm
Dientes y muelas	Reducidos	Dientes pequeños pero molares grandes (hasta más de 3 cm de sección)
Hábito de alimentación	Mixto: vegetales, carroñeros	Vegetales duros, granos: trituraban cantidades de material vegetal fibroso (nueces, frutos de cáscara dura, raíces y tubérculos) con sus molares macizos
Cráneo	La parte frontal de forma redondeada, semejante a la de los humanos actuales. Tamaño del cerebro (450 cm^3) menor que en el de los australopitecinos robustos	Presencia de una cresta ósea semejante a la del gorila, situada longitudinalmente en la parte superior del cráneo, que soporta los poderosos músculos de la mandíbula. Tamaño del cerebro: aprox. 500 cm3

Por su significativo nivel de diferenciación, diversos paleoantropólogos consideran que las especies robustas deben asignarse a un género diferente: Paranthropus.

estrecha y mentón deprimido, que no se encuentran en *Homo habilis* ni en los humanos actuales. Por esta razón, algunos investigadores consideran que *H. erectus* no es un ancestro directo del hombre moderno y sugieren que representaría una rama colateral que evolucionó sobre todo en Asia hasta extinguirse, quizás en tiempos relativamente recientes.

En los últimos años se encontraron fósiles en Asia que se extienden hasta épocas muy próximas a la presencia de *Homo erectus* en ese continente; algunos podrían tener sólo 25.000 años. Si esta datación es correcta, *H. erectus* habría convivido en Asia con el hombre moderno. Si *H. erectus* es otra de las ramas truncas del árbol de los humanos, nuestros ancestros directos pertenecerían probablemente a un linaje de *Homo* que permaneció en África y que evolucionó localmente con la incorporación de los rasgos característicos del hombre moderno.

Estudios recientes han propuesto que especies como *H. ergaster* y *Homo heildelbergensis*, entre otras especies de *Homo*, estarían vinculadas más directamente con el origen de nuestra especie (fig. 22-14).

Una especie hermana: Homo neanderthalensis

Los neandertales vivieron en Europa y en Medio Oriente desde hace 250 mil a 300 mil años hasta su extinción, hace aproximadamente 35 mil años. Esta especie, *Homo neanderthalensis*, recibió su nombre del sitio de donde fueron hallados los primeros fósiles, una cueva del valle de Neander, en Alemania.

Los neandertales habrían sido los primeros homínidos que celebraron ceremonias relacionadas con la muerte. Las evidencias de estos rituales reflejan una estructura social compleja que representa una parte distintiva de la cultura humana (fig. 22-15).

Durante las primeras décadas del siglo XX, algunos antropólogos creyeron que los esqueletos de neandertales pertenecían a hombres que habían sufrido enfermedades óseas. Pero pronto se reconoció que estos fósiles no eran individuos anormales, sino un grupo humano que habitó Europa. Entonces pasaron a considerarse parte de nuestra especie o una subespecie a la que se denominó *Homo sapiens neanderthalensis*.

Sin embargo, recientemente se ha señalado que los neandertales presentan características derivadas, diferenciadas respecto de su ances-

Cuadro 22-2. *La historia de los humanos: nuevos integrantes del elenco*

Especie	Lugar del hallazgo	Descubridor	Año de hallazgo	Evidencia	Antigüedad	Características del fósil	Situación taxonómica (ubicación filogenética tentativa)
Sahelanthropus tchadensis	Chad (oeste de África)	B. Wood	2002	Un individuo	6-7 millones de años	Cerebro pequeño, no mayor que el de un chimpancé. Rasgos faciales y dentarios similares a los de los homínidos	Posición filogenética incierta
Orrorin tugenensis	Tugen (centro-oeste de Kenia)	Brigitte Senut y Martin Pickford con un equipo franco-keniata	2001	Trece fósiles de 5 individuos. Dientes, fragmentos de mandíbulas y de miembros inferiores y superiores	6 millones de años	Anatomía dentaria y rasgos esqueléticos más similares a *Homo* que a los australopitecinos. Indudablemente homínido. Bípedo. Bajo (alrededor de 1 metro de altura) y silueta grácil (40 kg)	No serían ancestros de *Australopithecus*. Posición filogenética incierta
Ardipithecus ramidus	Aramis, Etiopía	Tim White y colaboradores	1994	Fragmentos de cráneo, mandíbula y dentadura. Huesos de brazo izquierdo	4,4 millones de años	Cráneo de características simiescas, cuya base corta y redondeada sugiere inserción vertical de la columna vertebral y postura erecta. Volumen cerebral inferior a 500 cm^3. Caninos y molares reducidos respecto del chimpancé	Posición respecto del grupo de los homínidos imprecisa. Podría ser un grupo hermano de *Australopithecus anamensis*
Australopithecus anamensis	Kanapoi y Allia Bay, Kenia	Meave Leakey y colaboradores	1995	Mandíbulas, fragmentos de cráneo, partes de la tibia (30 años atrás se había encontrado fragmentos de húmero)	Entre 4,2 y 3,9 millones de años	Presentan un mosaico de características primitivas y derivadas. La morfología de la tibia indica que esta especie era bípeda	Posible ancestro de *Australopithecus afarensis*
Australopithecus bahrelghazali	Bahr el Ghazal, Chad	Michel Brunet y colaboradores	1995	Mandíbula y algunos dientes	3,0-3,5 millones de años	Presenta semejanzas con *Australopithecus afarensis*, pero algunos especialistas consideran que la sínfisis mandibular presenta características divergentes	Posición filogenética incierta
Kenyanthropus platyops	Lomekwi en Turkana, Kenia	Meave Leakey y colaboradores	2001	Un cráneo en mal estado	3,5 millones de años	Cerebro pequeño, cara plana, mejillas anchas, zona plana encima de la nariz y molares con esmalte grueso. Mosaico de caracteres que no puede encuadrarse en ninguno de los géneros de homínidos descritos previamente, por eso se ubica en uno nuevo	Posición filogenética imprecisa, posible ancestro de *Homo*
Australopithecus garhi	Afar, Etiopía	Tim White	1999	Fragmentos de cráneo y dientes. Partes de huesos de extremidades anteriores y posteriores	2,5 millones de años	Cerebro pequeño (450 cm^3). Rostro simiesco. Dentadura similar a *Homo* (caninos reducidos). Piernas y brazos largos. Andar erecto, hábitos mixtos (arbóreo y terrestre)	Descendiente de *A. afarensis*. Candidato a ancestro del género Homo
Homo sapiens idaltu	Herto, Etiopía	Tim White	2003	La muestra consta de tres individuos: un cráneo de adulto casi completo, un cráneo juvenil algo más incompleto y fragmentos de un tercer cráneo más robusto.	160.000 años	Combina rasgos de *Homo sapiens* arcaico y moderno	Posición taxonómica: temporal y espacialmente se sitúa donde lo predice la hipótesis de Eva mitocondrial. Las diferencias morfométricas con *H. sapiens* actuales justifican, según el criterio de T. White, su denominación como una nueva subespecie, pero no hay un acuerdo general

Continúa

Cuadro 22-2. *(Cont.)*

Especie	Lugar del hallazgo	Descubridor	Año de hallazgo	Evidencia	Antigüedad	Características del fósil	Situación taxonómica (ubicación filogenética tentativa)
Homo floresiensis	Isla de Flores, Indonesia	P. Brown y colaboradores	2004	Descripción original basada en un esqueleto parcial adulto	18 000-38 000 años	- Talla corporal pequeña (1 metro de altura promedio). Cerebro pequeño (400 cm³)	Los autores del descubrimiento proponen que esta especie es una forma enana de *H. erectus* que evolucionó en forma aislada en la Isla de Flores. Es destacable su pequeño volumen cerebral que no es comparable con poblaciones pigmeas actuales, en las que el volumen cerebral es proporcionalmente similar al de otros humanos de tamaño corporal mayor

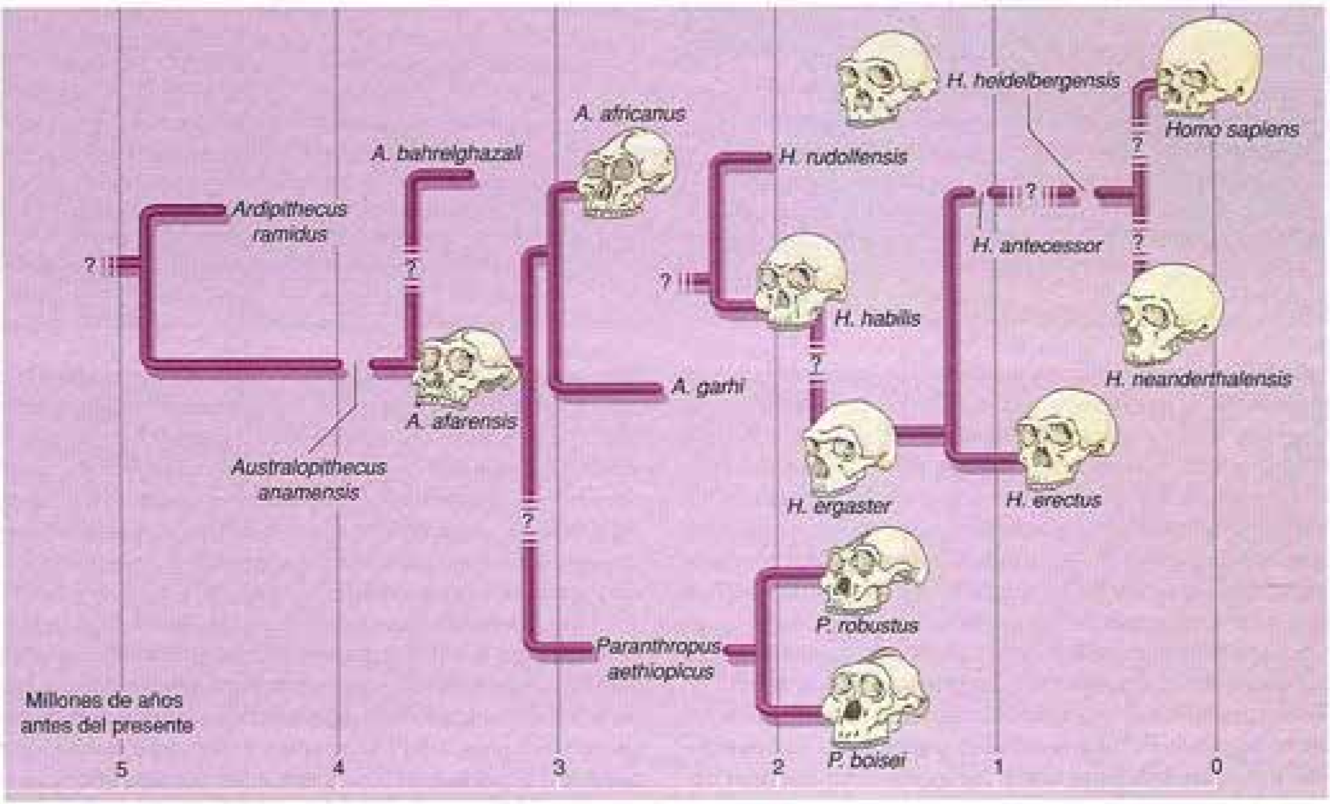


Figura interactiva

Fig. 22-14. ***UNA POSIBLE FILOGENIA DE LOS HOMÍNIDOS.*** *Tomado y adaptado de I. Tattersall, 2000.*

tro, que son exclusivas y distintivas y que, como en el caso de los rasgos distintivos de *Homo erectus*, no tienen continuidad en nuestra especie. Así, finalmente, a los neandertales se les dio el rango de especie: *Homo neanderthalensis*. En la actualidad, la mayor parte de los antropólogos considera a esta especie como una rama colateral con la que compartimos un ancestro reciente aún no determinado. Dado que el origen de los humanos modernos se ha situado hace alrededor de 130 mil años, se sabe que neandertales y humanos modernos convivieron durante cierto tiempo en Medio Oriente y en algunas regiones de Europa hasta hace 35 mil años, cuando los neandertales se extinguieron.

En virtud de las interpretaciones más recientes, los neandertales han sido desplazados del oscuro lugar de brutales ancestros de nuestra especie en que se encontraban hace unas décadas para ocupar un nuevo sitio en nuestra historia: el de una especie hermana, dotada de cultura y portadora de un cerebro aun mayor que el nuestro. No se sabe ciertamente por qué se extinguieron.

Recuadro 22-5

El uso de herramientas

Entre las herramientas asociadas con los fósiles de *H. habilis* se hallaron en Olduvai, Tanzania, distintos raspadores y cortadores desprendidos del núcleo de la roca. El sitio en el que se descubrió esta colección da su nombre a la cultura de piedra –o lítica– de hace 2,5 millones de años, denominada "cultura oldowense" o "cultura olduvainese".



Fig. 1. *Primeras herramientas. A partir de guijarros de lava y cuarzo, se tallaron lascas en dos direcciones: en una punta (instrumento aguzado) o en un costado (cuchilla). Estos utensilios medían hasta 10 cm de longitud.*



Fig. 2. *Herramientas del período acheulense. Entre estas herramientas, la más representativa es el hacha de mano con forma de lágrima. Esta hacha es una piedra que se ha trabajado en todas sus superficies para proveer lo que parece ser una zona para aferrar y varias combinaciones de bordes, a veces con una punta más o menos afilada, para cortar. Las hachas de mano comenzaron a utilizarse en África hace aproximadamente 1,5 millones de años. Este período de la cultura lítica se conoce como "cultura acheulense" en alusión a Saint Acheul, Francia, el sitio donde estas herramientas se hallaron por primera vez.*

Después de 1 millón de años en que sólo se hallan instrumentos pertenecientes a la cultura oldowense, aparecen en el registro arqueológico de África nuevas herramientas llamadas bifacies, que están trabajadas de ambos lados. Curiosamente, en Asia no se han hallado este tipo de herramientas; la cultura lítica asociada con *H. erectus* en este continente es de tipo oldowense. Este problema sería fácil de interpretar si se acepta que *Homo ergaster* fue la especie que migró desde África y que *H. erectus* es una especie asiática derivada: *H. ergaster* salió de África llevando consigo la tecnología oldowense que transmitió a *H. erectus*, mientras otra especie de *Homo*, que no tuvo contacto con los homínidos asiáticos, inventaba la cultura acheulense en África.

Algunos autores proponen que cierta superioridad en la cultura de los humanos modernos, tal vez la utilización del lenguaje, puede haber sido el factor causal de la extinción de los neandertales. Sin embargo no hay pruebas concluyentes de ello. El misterio que todavía envuelve a esa época en la que dos diferentes especies de humanos convivieron es en la actualidad el motor de numerosas investigaciones. Una de las nuevas líneas de investigación que prometen aportar datos apasionantes es el estudio del DNA fósil. En 1997, se logró aislar y secuenciar un fragmento de DNA mitocondrial de un hueso de un hombre de Neandertal y se han realizado nuevos estudios que permitieron extraer y estudiar DNA mitocondrial de ocho fósiles de neandertales. La comparación de esta secuencia con la del mismo fragmento en humanos actuales sugiere que la hipótesis que sitúa a *H. neanderthalensis* como una especie hermana de *H. sapiens* sería acertada.

El origen de los humanos modernos

Tal vez la pregunta más intrigante de todas es cuándo se originó *Homo sapiens*. El hecho de que los fósiles de distintas especies de *Homo* se hayan encontrado no sólo en África sino también en Asia y Europa se interpretó de dos maneras alternativas, que dieron origen a dos hipótesis sobre la evolución del hombre moderno.

Un grupo de paleoantropólogos, que considera a *H. erectus* como el ancestro de *H. sapiens*, propuso el llamado "modelo del candelabro" o "multirregional" (fig. 22-16a). Este modelo propone que hubo múltiples migraciones tempranas desde África a Asia y Europa, que comenzaron tal vez hace más de un millón y medio de años y por las que se establecieron diferentes poblaciones de *H. erectus*. Estas poblaciones, que evolucionaron en forma gradual, separadas unas de otras, habrían originado las distintas variantes actuales de *Homo sapiens*, los que conforme con esta hipótesis se correlacionarían con el concepto de razas (ensayo 22-2, *La diversidad de nuestra especie: ¿existen las razas?*). Según este modelo existió un balance entre el flujo de genes (que evitó la especiación entre poblaciones y mantuvo la integridad de la especie) y el proceso de selección natural (que generó diferencias regionales entre poblaciones) (véase cap. 20, *Mecanismos de especiación: algunos modelos*).

Una hipótesis alternativa es el modelo del "Arca de Noé" o "Fuera de África" (fig. 22-16b) que propone que es probable que un pequeño grupo de humanos modernos, previamente diferenciados como *Homo sapiens*, migrara desde algún sitio de África, en épocas más recientes –hace unos 100 a 150 mil años– y colonizara el planeta, reemplazando a las poblaciones previamente existentes que se extinguieron. Se han encontrado restos de humanos modernos en algunas localidades antes que en otras, con una distribución consistente con las rutas de migración de los hombres modernos a partir de su centro de dispersión hipotético, lo cual sustenta este punto de vista.

El modelo del Arca de Noé ha recibido también apoyo de datos provenientes de la biología molecular. Los resultados más significativos no provienen del estudio de las proteínas o del DNA cromosómico, sino del análisis de genes mitocondriales. Al igual que el DNA cromosómico, el DNA mitocondrial acumula cambios al azar a un ritmo constante y la magnitud del cambio sirve como una medida del tiempo de divergencia y, por ende, de las distancias evolutivas (recuadro 22-6, *Reloj mitocondrial*).

La genetista Rebecca Cann, de la Universidad de Hawaii, Estados Unidos y sus colegas, extrajeron el DNA mitocondrial de 147 personas provenientes de cinco poblaciones geográficas diferentes –África, Asia,

Ensayo 22-2

La diversidad de nuestra especie: ¿existen las razas?

Una de las ideas más establecidas en nuestra sociedad es que las razas humanas representan categorías naturales de personas, algo así como lotes que se indican mediante un código de colores: blanco, negro, rojo, amarillo. Desde temprano nos identificamos con una de estas categorías, como si fueran una propiedad constitutiva o innata. Detrás de esta noción se esconde la idea de que se comparten más rasgos con las personas de la propia categoría que con las demás. Pero, ¿sustenta la ciencia la noción de raza?

Si se analiza la variación en un conjunto de caracteres humanos, es posible hallar que las poblaciones de una región geográfica determinada se parecen más a sus vecinos que a otras poblaciones geográficamente más alejadas. Sin embargo, nuestra especie no puede subdividirse en compartimientos estancos como las subespecies zoológicas. Tanto si observamos las características externas como si estudiamos los genes, los resultados concuerdan: la variación de esas características es gradual, conforme a un gradiente geográfico, por lo que resulta arbitrario establecer cualquier límite. Los arquetipos raciales que conocemos no describen antepasados puros, sino que constituyen representaciones simbólicas de la variación actual en sus expresiones extremas.

No es posible establecer con certeza cómo y cuándo se establecieron los patrones de distribución de la variabilidad que se observan actualmente en nuestra especie, pero tanto los datos paleontológicos como los moleculares sugieren que toda esa variabilidad tiene un origen muy reciente. Una prueba de ello es que dos gorilas o dos chimpancés, tomados al azar, están mucho más alejados genéticamente entre sí que dos humanos de cualquier procedencia. Por otra parte, si se analiza un conjunto amplio de caracteres, incluso aquellos que por lo habitual no se toman para definir la pertenencia a una "raza", se puede observar que, en muchos casos, la variabilidad entre individuos "de una misma raza" es mayor que la que se observa entre individuos "de distintas razas". Este análisis genético pone de manifiesto que la noción de raza carece de significado biológico, ya que las diferencias que se perciben como esenciales (color de la piel, tipo de cabello, etc.) son despreciables frente a la gran variabilidad global existente entre individuos.

Más que cualquier otra especie animal, la especie humana se caracteriza por un espectro continuo de variaciones en el cual las únicas fronteras verdaderas son de orden cultural. En la actualidad, la mayoría de los antropólogos coinciden en que la existencia de razas biológicas humanas es un mito. Sin embargo, la idea persiste en muchas formas: el hecho de que las razas no existan no impide que exista el racismo. Resulta claro que aunque las ideas científicas en este campo se modifiquen y nuevos modelos de la ciencia sustenten el concepto de razas biológicas en nuestra especie o alguna otra categoría semejante, ello nunca debería considerarse un argumento que justifique la legitimación de posiciones racistas o discriminatorias de cualquier tipo.

La fobia hacia las minorías, la magnitud de las desigualdades económicas, el deterioro de la trama social, la desconfianza hacia los inmigrantes, las diferencias religiosas, entre otras causas, están en la base de las posturas racistas.

Recuadro 22-6

Reloj mitocondrial

A diferencia de lo que ocurre en el núcleo de las células, en las mitocondrias no hay enzimas que reparen el DNA. Por esa razón, el DNA mitocondrial evoluciona a una tasa más alta que el DNA nuclear. Se estima que este "reloj mitocondrial" funciona alrededor de diez veces más rápido que el reloj molecular nuclear, que analizaremos en el capítulo 23. Esta característica convierte al reloj mitocondrial en una herramienta adecuada para analizar hechos recientes de la evolución, que se miden en miles en lugar de millones de años. Otra gran ventaja del DNA mitocondrial es que, como las mitocondrias se transmiten sólo a través de la línea materna, los cambios en la secuencia de nucleótidos que se estudian nunca son el resultado de recombinación sexual, sino sólo de la acumulación de mutaciones. Esto facilita enormemente el trazado de los linajes mitocondriales.

Europa, Australia y Nueva Guinea–, lo cortaron con enzimas de restricción y compararon los patrones de los fragmentos por medio de la técnica de electroforesis (véase cap. 14, fig. 14-9). Con los datos obtenidos construyeron un árbol evolutivo del DNA mitocondrial. Los resultados fueron sorprendentes:

- En la base del árbol había un solo antecesor común, que popularmente se conoció como "Eva mitocondrial". Esto no significa que hubo una única mujer de la cual hemos descendido todos nosotros sino que, partiendo de una población constituida quizás por varios miles de individuos, por azar sólo se transmitió un único conjunto de genes mitocondriales pertenecientes a la hembra metafóricamente llamada "Eva mitocondrial". El resto de los linajes de DNA mitocondrial presentes en esa población original se habrían extinguido. Este hallazgo es menos sorprendente si recordamos la dinámica de procesos tales como la deriva genética (véase cap. 19).
- El reloj molecular indicó que esta "Eva" había vivido hace sólo unos 200 mil años (con un error de más o menos 50 mil años).
- También sugirió que el grupo fundador vivió en África. La lógica que sustenta esta afirmación es que la población africana presenta una variabilidad mayor que las otras, lo cual indica que ha existido durante más tiempo.
- El grado de variación entre los grupos no africanos indica que las poblaciones fundadoras originales habrían dejado África hace poco más de 100 mil años y no existe evidencia de ninguna introducción de nuevo DNA mitocondrial en las poblaciones que permanecieron en África o en aquellas que colonizaron los otros continentes.



Fig. 22-15. NEANDERTALES. *El sepulcro de un joven hombre de Neanderthal, descubierto en 1986, en el monte Carmelo, en Israel. El cráneo de este hombre muerto hace unos 50.000 años fue extraído antes de que el resto del esqueleto se cubriera con tierra. Si bien existe una gran similitud entre esta especie y los humanos actuales, el esqueleto de los neandertales es más robusto. Hay varias diferencias en el cráneo: la forma general de la cara que, además de ser más largo en los neandertales, presenta una proyección en la parte media que está ausente en los humanos modernos. También hay un engrosamiento de los arcos superciliares y dos protuberancias en la base del cráneo que no se observan en humanos. El volumen del cerebro es, en promedio, algo mayor que el de los humanos modernos.*

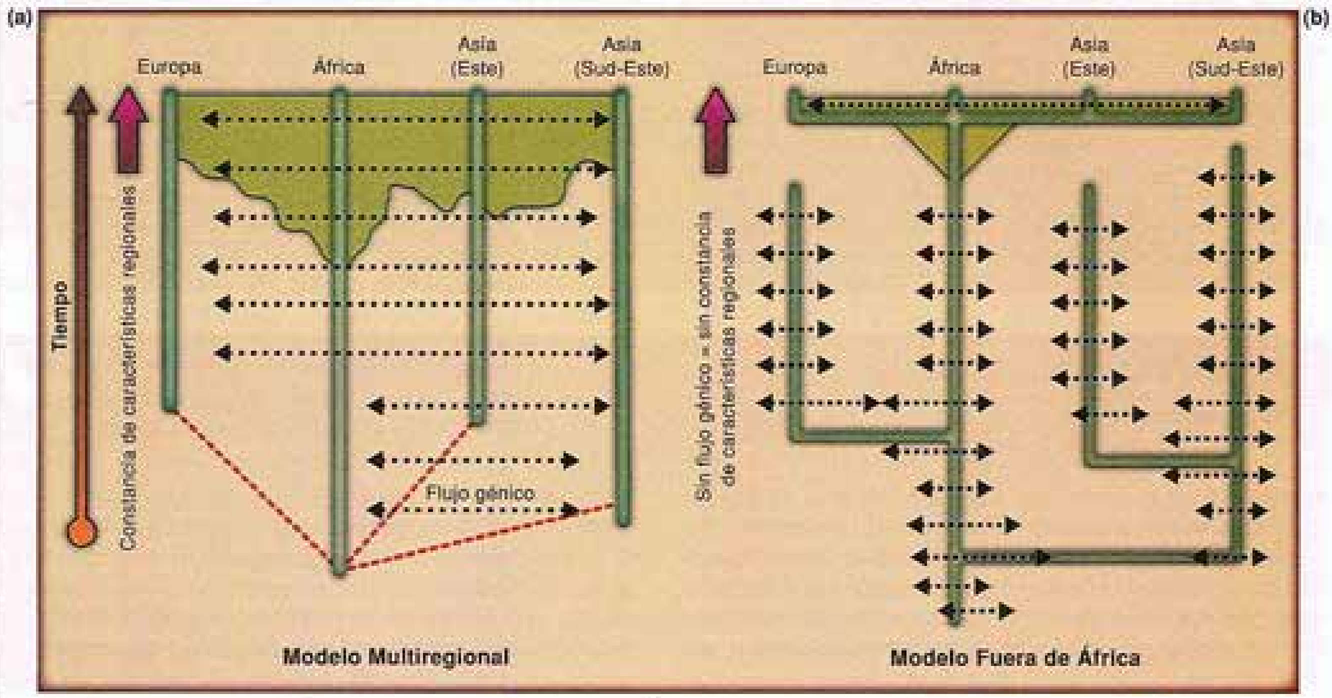


Fig. 22-16. DOS MODELOS DE LA EVOLUCIÓN DE LOS HUMANOS MODERNOS (HOMO SAPIENS). (a) *De acuerdo con la hipótesis del candelabro o multiregional, las poblaciones de los humanos modernos se separaron de formas más tempranas hace alrededor de un millón de años y evolucionaron en forma paralela.* ***(b)*** *El modelo del "Arca de Noé" o "Fuera de África" propone un origen único y más reciente para los humanos modernos y su posterior expansión, con la consecuente extinción (por razones aún desconocidas) de las poblaciones de homínidos previamente establecidas.*

Estos hallazgos sugieren que toda nuestra especie desciende de una única población de *Homo sapiens* que se originó en África hace unos 200 mil años y que comenzó a migrar a través de Asia y Europa hace alrededor de 100 mil años, reemplazando en su avance a todas las poblaciones de homínidos previamente establecidas.

El impacto de estos nuevos hallazgos puede interpretarse de diversas maneras. De acuerdo con Stephen Jay Gould:

"... nos permiten comprender que todos los seres humanos, a pesar de las diferencias en la apariencia externa, son realmente miembros de una sola entidad que ha tenido un origen muy reciente en un único lugar. Existe así una clase de hermandad biológica que es mucho más profunda de lo que hayamos comprendido jamás".

Desde sus comienzos, el estudio de la historia de la evolución humana nos ha obligado no sólo a mirar los huesos secos de nuestros antepasados, sino también a examinar lo que significa ser humano. Según la interpretación que se haga del pasado y la visión que se tenga del presente, puede plantearse que en nuestra historia biológica se hallan

Ensayo 22-3
Primeros europeos: cuando los africanos descubrieron Europa

Según las evidencias fósiles, los humanos parecen haber llegado bastante tarde a Europa, ya que los primeros yacimientos arqueológicos con instrumentos de piedra toscos tienen alrededor de 800.000 años, pero no hay rastros de los autores de esos instrumentos. Este vacío ha comenzado a llenarse gracias a los descubrimientos de Eduard Carbonell de la Universidad de Tarragona en España y sus colegas, en el yacimiento de Gran Dolina en la Sierra de Atapuerca. En un estrato datado en 780.000 años, este equipo encontró numerosas herramientas de piedra y algunos fragmentos muy parciales de huesos humanos. Carbonell considera que estos fósiles, a los que ha dado el nombre de *Homo antecessor*, podrían representar el punto de partida de una línea europea autóctona que gradualmente evolucionó hasta los neandertales, aunque otros investigadores, como Ian Tattersall, consideran que también podría tratarse de homínidos que hicieron una incursión en Europa desde África, pero que no prosperaron. A un kilómetro de Gran Dolina, el yacimiento de Sima de los Huesos, estudiado por Luis Arsuaga de la Universidad Complutense de Madrid y su equipo, ha proporcionado una gran cantidad de fósiles humanos de 300.000 años de antigüedad en muy buen estado de conservación. Estos fósiles tienen características anatómicas y temporales que podrían situarlos como ancestros de los neandertales. Sin embargo, Ian Tattersall opina que es posible que las especies representadas en ambos yacimientos no guarden relaciones directas de parentesco.



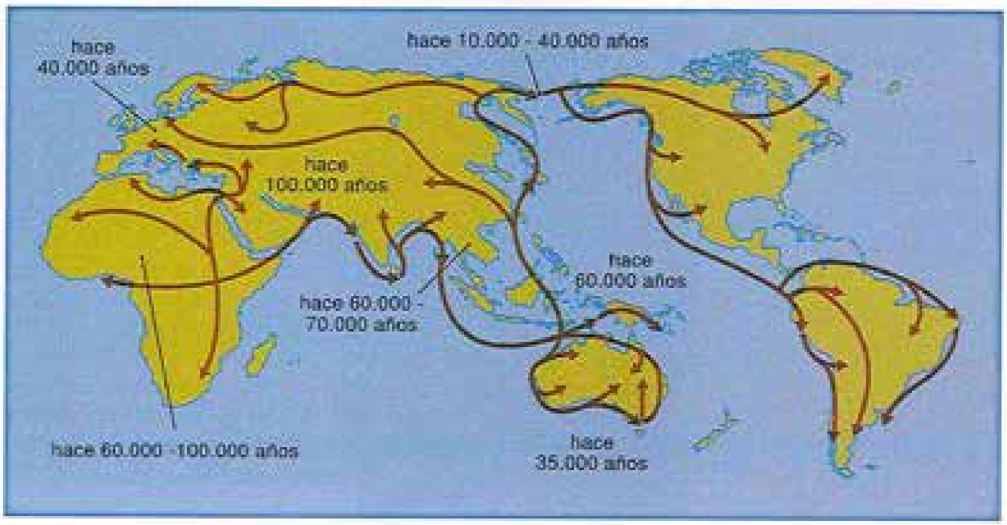
Fig. 22-17. ALGUNOS HITOS DE LA HISTORIA HUMANA DE LOS ÚLTIMOS 100.000 AÑOS.

las justificaciones de nuestros actuales defectos o las esperanzas de un cambio superador. Alternativamente, podemos concluir que, sobre la base de nuestro conocimiento actual, el comportamiento humano en el pasado parece haber sido tan complejo y contradictorio como sabemos que lo es en el presente y que, por lo tanto, guarda poca relación con nuestro futuro. En estas circunstancias, lo mejor que podemos hacer es confiar en nuestra capacidad craneana recientemente aumentada y delinear nuestro futuro entre las múltiples posibilidades que ha generado nuestra cultura (véase ensayo 22-2, *La diversidad de nuestra especie: ¿existen las razas?*).

La gran expansión

A partir de su primera gran migración desde África, *Homo sapiens* comenzó a invadir nuevos territorios (ensayo 22-3 *Primeros europeos: cuando los africanos descubrieron Europa*) mientras el ritmo de los cambios demográficos y culturales se aceleraba notablemente

Fig. 22-18. POSIBLES RUTAS MIGRATORIAS DE HOMO SAPIENS. *Las dataciones tentativas de su ingreso en los distintos continentes fueron estimadas sobre la base de datos genéticos, antropológicos y lingüísticos.*



(fig. 22-17). El curso de la historia humana de los últimos 100.000 años ha sido profundamente analizado por el genetista italiano Luigi Cavalli Sforza, de la Universidad de Stanford, quien ha integrado los resultados del estudio de centenares de genes a nivel mundial con una enorme cantidad de datos arqueológicos, demográficos y lingüísticos. Su análisis refleja que los genes, los pueblos y las lenguas se han diferenciado en forma conjunta a partir de una serie de migraciones que tuvieron su origen en África (fig. 22-18).

Procesos y patrones en la evolución humana

La nomenclatura de las especies que participaron en la evolución humana aún es muy controversial y sus relaciones no se han aclarado por completo. Sin embargo, sobre la base de las evidencias ya mencionadas, algunas hipótesis ampliamente aceptadas han reemplazado concepciones previas acerca de la evolución de los homínidos.

- La evolución de nuestro linaje, lejos de constituir un ejemplo de transformación filética, parece estar signada por numerosos eventos de ramificación, es decir, por eventos cladogenéticos (fig. 22-19). La evolución de los homínidos, al igual que la de *Equus* (véase cap. 21, ensayo 21-2) y otros linajes conocidos del registro fósil, no fue una escalera de progreso sino un arbusto con muchas ramas, la mayoría de las cuales terminaron en la extinción. Este nuevo enfoque pone de manifiesto que nuestra supervivencia fue simplemente casual y que nuestro éxito no es el resultado de un plan preconcebido de progreso lineal.
- Tanto los patrones del cambio cultural como los del cambio biológico macroevolutivo se caracterizan por largos períodos de estasis y breves momentos de cambio profundo. En la evolución biológica, que opera a través de la reproducción diferencial de organismos con variantes genéticas ventajosas, lo determinante es el programa genético que se transmite verticalmente de padres a hijos, de generación en generación. La cultura, por el contrario, se propaga de muchas maneras y en múltiples direcciones: la recibimos de otros y la transmitimos a otros. La transmisión no es sólo vertical, sino también horizontal: de padres a hijos, o entre individuos emparentados o no emparentados, que pertenecen, por ejemplo, a una misma generación. La forma de transmisión vertical es lenta, pues el tiempo que transcurre entre generaciones es grande, pero la transmisión horizontal puede ser muy rápida, tanto como la de una enfermedad muy contagiosa durante una epidemia.
- Debido al tipo de procesos que motorizan los cambios culturales, éstos en general no ocurren en forma gradual. Cuando se establece una tecnología, se difunde con rapidez y se mantiene durante un período sin mayores cambios, ensayando múltiples variantes sobre un mismo tema hasta que se inventa una tecnología nueva que reemplaza rápidamente a la anterior. En este sentido, a pesar de que responden a diferentes mecanismos, los patrones del cambio cultural y del cambio biológico macroevolutivo son relativamente análogos.
- La capacidad para caminar en dos pies es un rasgo que caracteriza a todo el linaje. Así, otra de las ideas centrales que surge de la actual evidencia fósil es que la marcha bípeda fue el carácter que nos puso en el camino hacia la humanidad, no nuestra inteligencia superior.

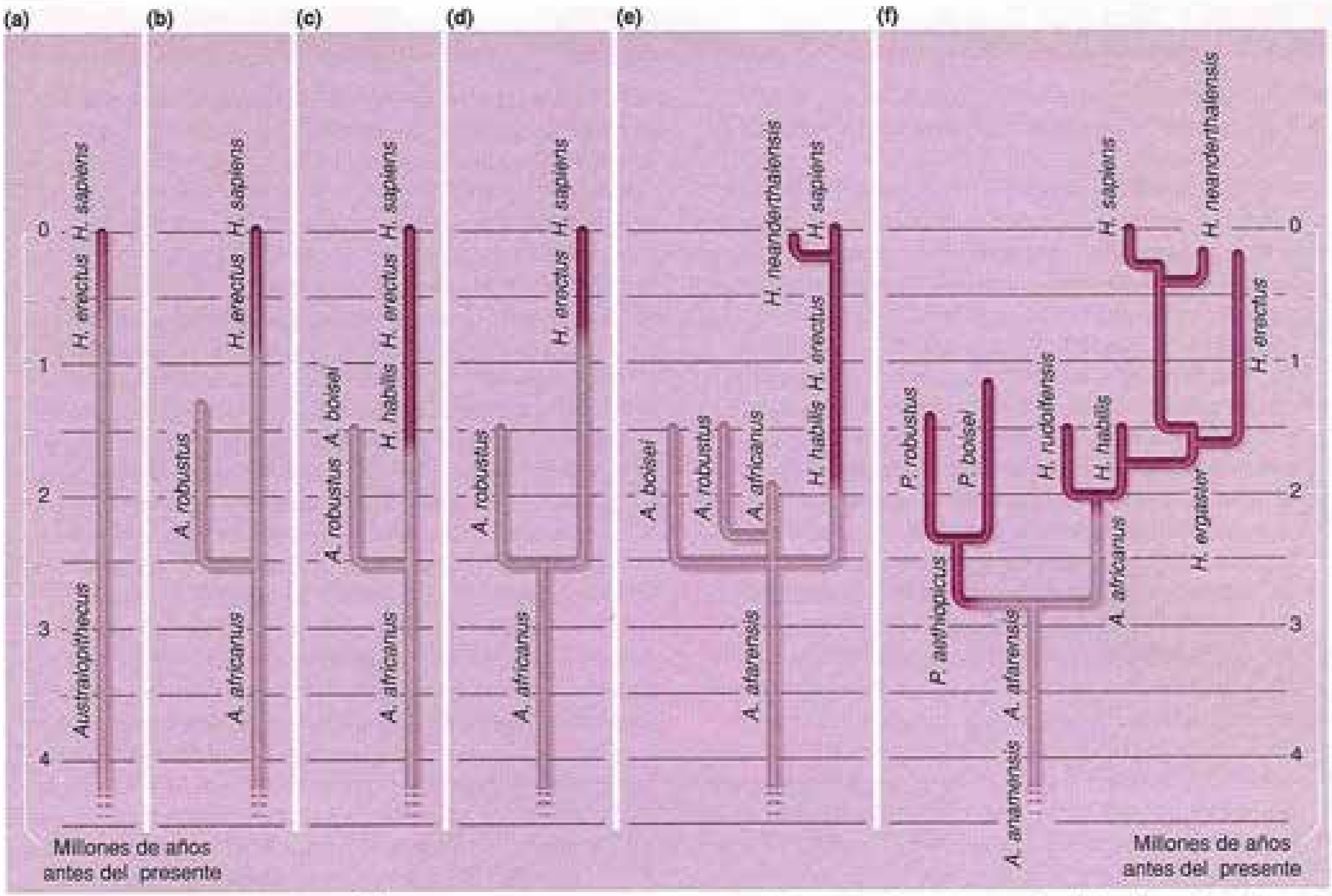


Fig. 22-19. **VARIOS MODELOS DE LOS ORÍGENES HUMANOS.** ***(a)*** *Hasta hace poco más de 25 años se creía que la línea de los homínidos era un linaje único que había evolucionado gradualmente desde Australopithecus, pasando por Homo erectus, hasta Homo sapiens.* ***(b)*** *Luego, sobre la base de la evidencia fósil disponible, se aceptó que había dos tipos de australopitecinos, uno robusto (A. robustus) y uno grácil de estructura más liviana (A. africanus), y que el robusto representaba un callejón sin salida evolutivo.* ***(c–e)*** *Subsisten interrogantes acerca del estatus de H. habilis y A. afarensis.* ***(f)*** *Este modelo incorpora los hallazgos más recientes. Nótese que los modelos se han vuelto crecientemente "ramificados". Las especies robustas se asignan al género Paranthropus (P. aethiopicus, P. robustus, P. boisei). Los partidarios del equilibrio intermitente (véase cap. 21, El cambio discontinuo en el nivel macroevolutivo) se complacen en señalar que cuantos más fósiles se descubren, más claro queda que un buen número de especies diferentes de homínidos coexistieron. Señalan que el modelo de selección de especies se ajusta mejor a la evidencia que el de cambio filético gradual en el que una especie da lugar a otra.*

En síntesis

La evolución de los primeros primates

1. Los humanos pertenecen al grupo de los homínidos. Como los monos y los simios antropomorfos, también son mamíferos placentarios y primates. Las principales tendencias en la evolución de los primates han sido los cambios en la estructura anatómica de las manos y los brazos, el incremento en la agudeza y estereoscopia visual, la prolongación del cuidado de las crías y la postura vertical de la espalda al colgarse o sentarse. Todas estas características están relacionadas con adaptaciones a la vida arbórea.

Las principales líneas de la evolución de los primates

2. Entre los primates se pueden reconocer dos grupos principales: los prosimios y los antropoides. Los prosimios aparecieron hace unos 55 millones de años; en la actualidad son arborícolas y de hábitos nocturnos. Los antropoides se habrían originado a partir del tronco prosimio hace 40 millones de años y están constituidos por dos grandes linajes: los monos del Nuevo Mundo, o platirrinos, y los monos del Viejo Mundo, o catarrinos. Los humanos y los antropomorfos (gibones, orangutanes, gorilas y chimpancés) son catarrinos y conforman el grupo de los hominoides.

3. En 1963, Morris Goodman demostró que los chimpancés, los gorilas y los humanos forman un grupo natural. La hipótesis del reloj molecular indica que la divergencia entre los humanos y el grupo de los chimpancés-gorilas ocurrió hace 5 a 8 millones de años. La evidencia fósil, en cambio, sugiere que esa divergencia ocurrió hace 6 a 7 millones de años. Comparaciones recientes de DNA indican que humanos y chimpancés son grupos hermanos, más cercanos entre sí que cualquiera de ellos con los gorilas.

En síntesis (Cont.)

Hacen su aparición los homínidos

4. Las principales características del linaje de los homínidos son:
   - Andar erecto.
   - Cerebro mayor en proporción con el tamaño corporal.
   - Patrón morfológico del primer premolar con dos cúspides en lugar de la única que poseen los simios africanos.
5. La familia *Hominidae* incluye a nuestra especie, a los representantes fósiles del género *Homo*, del género *Australophitecus* y a otros géneros fósiles recientemente descritos.
6. En 1924, Raymond A. Dart describió un cráneo descubierto en la cantera sudafricana de Taung. Tenía características humanoides que lo distinguían de los simios antropomorfos modernos y de sus antecesores. Dart lo bautizó con el nombre de *Australophitecus*.
7. En 1974, Donald Johanson descubrió un esqueleto australopitecino de más de 3 millones de años. Al poco tiempo, Mary Leakey descubrió huellas fósiles con la estructura de la planta del pie casi idéntica a la de los humanos modernos, y cuya antigüedad fue estimada en 3,75 millones de años. A partir de estos hallazgos, que demostraron que el andar en posición vertical era anterior a cualquier incremento significativo en el tamaño del cerebro, los australopitecinos fueron incluidos entre los homínidos.
8. Los *Australopithecus* comparten con los humanos el patrón bicúspide del premolar y el andar erecto, pero retienen el tamaño del cerebro ancestral, similar al de los simios. Los miembros de este género vivieron exclusivamente en África entre 4,2 y 1,4 millones de años atrás. Pertenecían a varias especies diferentes, algunas de las cuales coexistieron.
9. Las relaciones filogenéticas entre los australopitecinos y *Homo* no están claras. Es posible que los ancestros inmediatos de *Homo* sean anteriores a la divergencia de los australopitecinos y *Homo*, que se hayan originado a partir de un tronco australopitecino muy antiguo o a partir de un ancestro común con este tronco.
10. *H. habilis* caminaba erecto y tenía molares bicúspides. Vivió hace alrededor de dos millones de años y es la especie de *Homo* más antigua. Se la vincula estrechamente con los humanos por su habilidad para construir herramientas y su cerebro relativamente grande.
11. *H. ergaster* abandonó África hace unos 2 millones de años. Probablemente, durante esta migración y dispersión se originó *H. erectus* en Asia. Una hipótesis sugiere que esta última especie, luego de colonizar algunas regiones de Asia Oriental, migró hasta a Medio Oriente y Europa.
12. *H. erectus* presenta un aumento de la talla y del tamaño del cerebro con respecto a las especies anteriores. Su habilidad para manejar el fuego puede haber sido la clave que le permitió sobrevivir en los climas más fríos de las regiones en las que habitaba. Durante mucho tiempo, esta especie se consideró ancestral de los humanos modernos. Sin embargo, ciertas características de su cráneo no se encuentran en *H. habilis* ni en los humanos actuales. Algunos investigadores lo consideran una rama colateral, que evolucionó sobre todo en Asia y se extinguió en épocas relativamente recientes.
13. *H. ergaster*, *H. erectus*, *H. habilis* y los humanos modernos comparten las siguientes características:
   - Premolares bicúspides.
   - Andar bípedo.
   - Postura erecta.
   - Cerebro grande.
   - Capacidad para construir herramientas.
14. Existe evidencia de que *H. erectus* habría convivido en Asia con los humanos modernos. Los ancestros directos de la humanidad podrían pertenecer a un linaje de *Homo* africano que evolucionó localmente. *H. ergaster* y *H. heildelbergensis* son algunas de las especies de *Homo* que podrían estar vinculadas con nuestro origen.
15. *H. neanderthalensis* vivió en Europa y en Medio Oriente desde 250-300 mil hasta 35.000 años atrás. Tenía una estructura social compleja y celebraba ceremonias mortuorias. Esta especie sería una rama colateral con la que los humanos comparten un ancestro reciente no determinado. Neandertales y humanos modernos convivieron en Medio Oriente y en algunas regiones de Europa hasta que aquéllos se extinguieron.
16. Existen dos hipótesis sobre la evolución del hombre moderno:
   - "Modelo del candelabro" o "multirregional": propone que hubo múltiples migraciones tempranas desde África a Asia y Europa. Estas migraciones habrían comenzado hace más de un millón y medio de años y por ellas se habrían establecido diferentes poblaciones de *H. erectus*. Estas poblaciones, al evolucionar gradualmente y en forma aislada, originaron las distintas variantes actuales de *H. sapiens* (esta hipótesis se correlaciona con el concepto de razas). La existencia de flujo genético mantuvo la integridad de la especie.
   - "Modelo del "Arca de Noé" o "Fuera de África": propone que un pequeño grupo, ya diferenciado como *H. sapiens*, migró hacia Europa desde África hace 100-150 mil años. A partir de esta migración, colonizó el planeta y reemplazó a las otras poblaciones de homínidos. Los datos provenientes del análisis de los genes mitocondriales parecen sustentar esta hipótesis.

Procesos y patrones en la evolución humana

17. Cuatro hipótesis ampliamente consensuadas orientan actualmente la interpretación del patrón evolutivo de los homínidos:
   - La evolución de nuestro linaje parece estar caracterizada por una serie de eventos cladogenéticos. Somos la única especie sobreviviente de un arbusto que tuvo múltiples ramas, muchas de las cuales coexistieron.
   - Los patrones del cambio cultural, como los del cambio biológico en el nivel macroevolutivo, se caracterizan por largos períodos de estasis y "breves momentos" de cambio profundo.
   - En general, los cambios culturales no ocurren en forma gradual. La cultura se transmite de manera vertical y horizontal, y esta última es mucho más rápida.
   - La capacidad de caminar en dos pies es un rasgo que caracteriza a todo el linaje. Este rasgo, y no nuestra inteligencia, sería el que nos puso camino a la humanidad.

Cuestionario

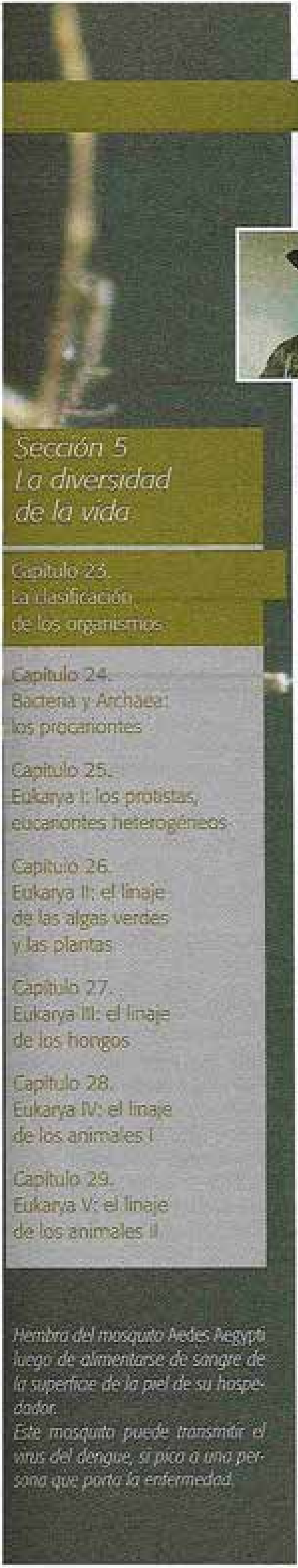
1. Las evidencias fósiles indican que la postura erecta y el andar bípedo no se establecieron en forma gradual entre los homínidos, sino que constituyen una característica clave, presente en este linaje desde sus orígenes. En su libro *Nuestros orígenes* (1992), Richard Leakey y Roger Lewin afirman que el primer humano fue "simplemente un simio bípedo". En esa misma obra, los autores discuten diversas hipótesis que intentan explicar por qué la marcha bípeda fue seleccionada favorablemente. Una de ellas afirma que la postura bípeda es desventajosa con respecto a la cuadrúpeda y que sus ventajas deben buscarse en razones sociales más que biológicas. Leakey y Lewin se muestran en desacuerdo con esta afirmación y plantean que las razones tienen que tener base estrictamente biológica. ¿Cuáles pudieron haber sido las ventajas que permitieron que este tipo de marcha resultara exitosa?
2. En 1960, el equipo dirigido por Louis y Mary Leakey descubrió en la garganta de Olduvai una nueva especie a la que llamaron *H. habilis*. La ubicación de este fósil de unos 2 millones de años de antigüedad dentro del género *Homo* fue muy resistida por los paleoantropólogos. ¿Cuál puede haber sido el motivo?
3. Suponga una película en la que se aprecia el comportamiento de tres bandas de homínidos. Aunque existen diferencias entre ellas, se puede suponer que dos de estas bandas pertenecen a la especie *H. erectus* y la restante, al género *Australopithecus*.
   a. ¿Es plausible la coexistencia de estas bandas?
   b. ¿En qué época y en qué escenario geográfico podría situarse la película?
4. Existe amplio consenso acerca de que, desde el punto de vista biológico, las razas humanas no existen, pero es evidente que hay diferencias notorias entre distintos pueblos humanos. Una de las más evidentes es el color de la piel. El color original de la piel humana probablemente fue oscuro. Plantee algunas hipótesis que intenten explicar las causas del posterior aclaramiento de la piel en algunas poblaciones.
5. Los ejemplares de *H. erectus* presentan rasgos comunes, si bien se han observado ciertas diferencias regionales. Al comparar las características particulares de los fósiles de *H. erectus* de distintas regiones de Asia y África con las de las poblaciones actuales de *H. sapiens* de esos mismos lugares, ¿qué esperaría encontrar
   a. si fuera acertada la "hipótesis del candelabro"?
   b. si fuera correcta la "hipótesis del Arca de Noé"?

Sección 4 / Situación problemática 2
El árbol de los homínidos

Sección

5 La diversidad de la vida





Hembra del mosquito Aedes Aegypti luego de alimentarse de sangre de la superficie de la piel de su hospedador.
Este mosquito puede transmitir el virus del dengue, si pica a una persona que porta la enfermedad.

Capítulo 23



La clasificación de los organismos

Desde el período más remoto de la historia del mundo se ha visto que los seres orgánicos se parecen entre sí en grados descendentes, de modo que pueden clasificarse en grupos subordinados a grupos. Esta clasificación no es arbitraria, como la agrupación de estrellas en constelaciones... Creo que la ordenación de los grupos dentro de cada clase ... para que sea natural debe ser rigurosamente genealógica.

CHARLES DARWIN

Durante siglos, los naturalistas intentaron describir y explicar la inmensa diversidad del mundo natural. Varios trataron también de poner orden en el caos de animales y plantas cuyo número aumentaba día a día, a medida que nuevos viajeros se aventuraban a tierras más lejanas y traían de vuelta más ejemplares de seres desconocidos.

Desde la antigüedad se han propuesto diferentes formas de agrupar a los seres vivos, muchas de las cuales fueron descartadas. En este capítulo recorreremos algunos conceptos que nos permitirán comprender por qué clasificar a los seres vivos no es comparable a clasificar cualquier otro grupo de objetos. Asimismo, presentaremos las bases para la construcción de **filogenias**, es decir, para generar hipótesis que representen las relaciones de parentesco que permiten clasificar a todos los organismos que han surgido en el transcurso de la evolución de la vida.

La necesidad de una clasificación

Los biólogos se enfrentan constantemente con la inmensa y difícil tarea de determinar y clasificar la vasta diversidad de organismos con la que compartimos el planeta. Para llevar a cabo esta empresa, se apoyan en la **sistemática**.

La sistemática es la disciplina científica que estudia la diversidad de los seres vivos en un intento de construir un sistema ordenado de clasificación de los organismos.

Las clasificaciones son hipótesis que los biólogos ponen a prueba continuamente a través de su trabajo de campo y de laboratorio y se valen de un sistema de clasificación para nombrar y agrupar a las especies conocidas –alrededor de dos millones– de una manera lógica, objetiva, consistente y no redundante. Para comprender el modo en que los biólogos han enfrentado el desafío de clasificar a los seres vivos, comencemos por analizar la unidad básica de la clasificación biológica, la especie.

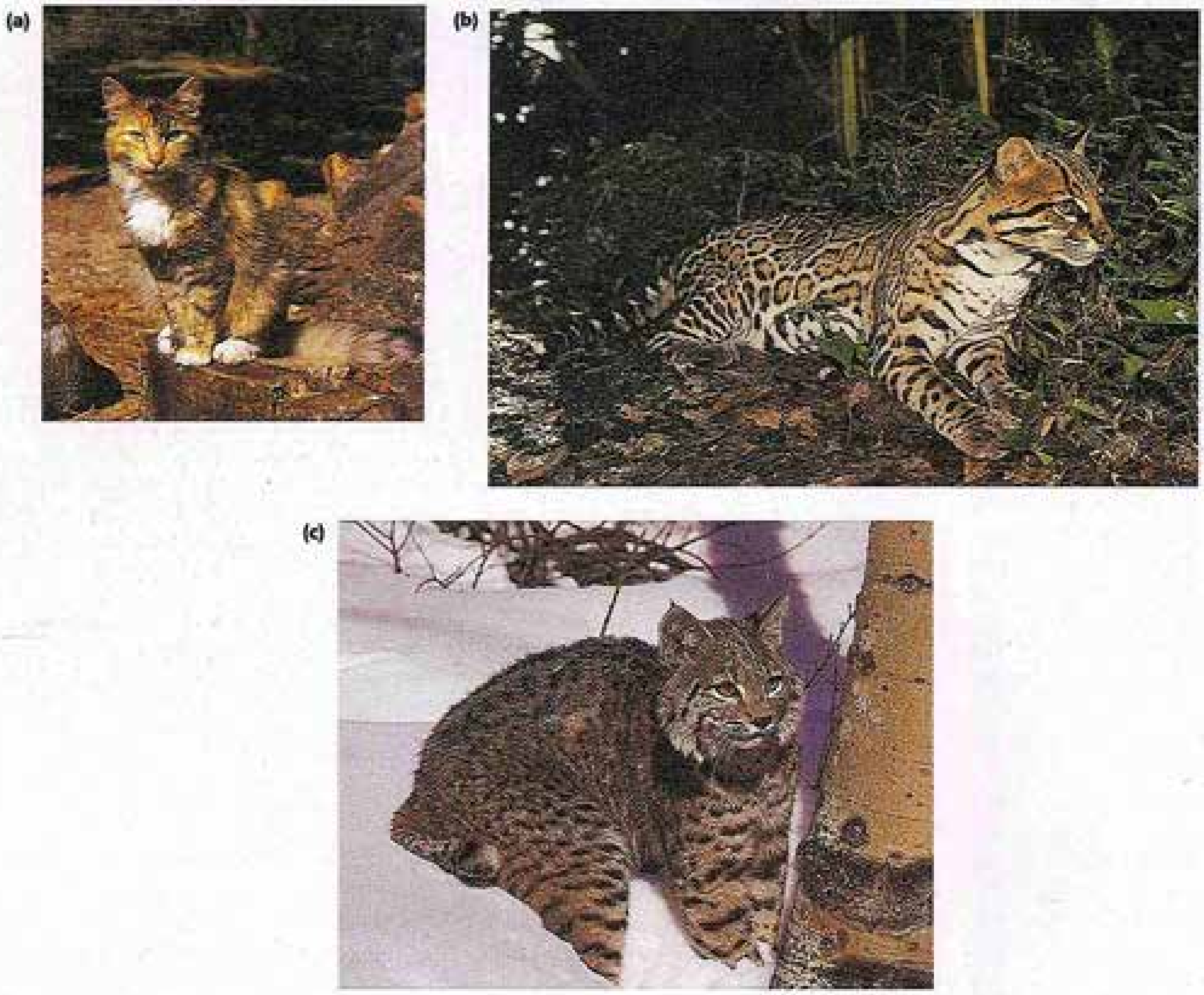


FIG. 23-1. PARECIDOS PERO DIFERENTES. **(a)** *Gato doméstico,* **(b)** *ocelote,* **(c)** *lince. Estos tres felinos, aunque tienen características similares, pertenecen a tres especies distintas.*

¿Qué es una especie?

Especie, en latín, simplemente significa "tipo". Así, en el sentido más simple, las especies son tipos diferentes de organismos (fig. 23-1). Pero, ¿dónde está el límite entre un tipo y otro?

Ernst Mayr, el renombrado biólogo evolutivo mencionado en la figura 17-25, propuso en 1940 una definición rigurosa del concepto de especie. Mayr describió a una *especie biológica* como "un grupo de poblaciones naturales cuyos individuos se cruzan entre sí exitosamente de manera real o potencial y que están reproductivamente aislados de otros grupos".

Analicemos esta definición: ¿por qué la expresión "real o potencial"? Si separáramos a un grupo de insectos de una población y los lleváramos a alguna isla remota, esto no convertiría de manera automática a las dos nuevas poblaciones en especies distintas, ya que ambas *potencialmente* pueden cruzarse. De hecho, si al poco tiempo volviéramos a juntar a los insectos de la isla con los de la población original, los miembros de ambos grupos podrían reproducirse.

Mayr agrega además que los miembros de una especie están "reproductivamente aislados" de otros grupos, es decir, miembros de distintas especies no pueden cruzarse entre sí. La posibilidad de que algunos individuos de especies diferentes tengan una progenie ocasional –como ocurre en el cruzamiento de leones y tigres en un zoológico– no es relevante como proceso natural, ya que tigres y leones no conviven en el mismo hábitat natural. Además, la progenie híbrida en general es estéril o de vida corta. A esto último alude el término "exitosamente" de la definición.

Para que surja una nueva especie, es decir, para que ocurra especiación, debe establecerse algún mecanismo biológico que impida la reproducción entre individuos, ya sea por impedimento del apareamiento, la fecundación o de la fertilidad o viabilidad de los híbridos (véase cap. 20). Si estos mecanismos o barreras de aislamiento entre especies distintas no existiesen, a lo largo del tiempo los organismos de una especie podrían intercambiar genes con los miembros de otra especie y, en consecuencia, no retendrían las características adaptativas fisiológicas, morfológicas y comportamenta-

les que les permiten sobrevivir y reproducirse de manera exitosa en su medio particular.

El concepto biológico de especie de Mayr es ampliamente aceptado por los zoólogos. Sin embargo, falla cuando la reproducción involucra poco o mucho intercambio sexual. Muchas plantas se reproducen en forma asexual; además, pueden formar híbridos fértiles con otras especies. Por otra parte, las bacterias, con su variedad de formas de intercambio genético, no se ajustan netamente a esta definición. Así, aunque los botánicos y los microbiólogos usan el vocablo "especie", ésta representa una construcción diferente de la utilizada por los zoólogos.

Designación de las especies

Como vimos en la Introducción, en el siglo XVIII, Linneo diseñó un sistema de nomenclatura conocido como el **sistema binomial**, es decir, de dos nombres (fig. 23-2). El nombre científico de un organismo tiene dos partes: el nombre genérico y un epíteto específico (un adjetivo o modificador). Por convención, los nombres del género y de la especie se escriben en letra cursiva y sólo la inicial del género se escribe en mayúscula. En el ejemplo de la mosca *Drosophila melanogaster*, el nombre del género –*Drosophila*– siempre antecede al epíteto –*melanogaster*– (del griego *melano*, negro, y *gaster*, estómago, en este caso, abdomen). El género sólo puede utilizarse sin el epíteto específico en los casos en los que nos referimos al conjunto total de especies que constituyen ese género, como cuando mencionamos a todas las moscas del género *Drosophila*, todos los paramecios del género *Paramecium* o todas las plantas del género *Viola*. El epíteto específico carece de sentido cuando se escribe solo, ya que varias especies de diferentes géneros pueden tener ese mismo epíteto. Por ejemplo, *Drosophila melanogaster* es la mosca de la fruta y *Thamnophis melanogaster* es una culebra semiacuática. El epíteto específico *melanogaster* por sí solo no identifica a ninguno de los dos organismos. En un contexto en el que no haya ambigüedad posible, el nombre del género puede abreviarse con su letra inicial. Así, *Drosophila melanogaster* es equivalente a *D. melanogaster*.

En muchos casos, una misma especie está formada por un conjunto de poblaciones con características genéticas, comportamentales o morfológicas diferentes, a las que se denomina **subespecies**. Estas subespecies pueden constituir verdaderas especies biológicas en el futuro si logran desarrollar mecanismos de aislamiento reproductivo (fig. 23-3).

Quienquiera que describa un género o una especie por primera vez tiene el privilegio de darle un nombre. Por lo general se le da un nombre relacionado con características del organismo (como vimos en el caso de *Drosophila melanogaster*). También se puede referir a una persona o lugar. Quien la describe no puede darle exactamente su propio nombre, pero con frecuencia le otorga el nombre de un amigo o de un colega. La bacteria *Escherichia*, por ejemplo, recibió su nombre por Theodor Escherich (1857-1911), médico alemán (*coli* simplemente significa intestinal, del colon). *Rhea darwinii*, una especie de ñandú cuyo nombre vulgar es "petiso", obviamente recibió su nombre por Charles Darwin. Aunque el taxónomo y artista John Gould (1804-1881) denominó *Rhea darwinii* a la forma "petisa", en la actualidad se reconoce como *Pterocnemia pennata*, diferente de la forma común más distribuida y más grande *Rhea americana* (véase cap. 17, fig. 17-9), ya que los ornitólogos consideraron que por sus diferencias esta ave no puede pertenecer al género *Rhea*.



FIG. 23-2. CARL VON LINNÉ. *Carolus Linnaeus desarrolló el sistema binomial para designar a las especies de organismos y estableció las principales categorías que se usan en el sistema jerárquico de la clasificación biológica. Linnaeus nació con el nombre de Carl von Linné pero latinizó su nombre según la costumbre de la época.*

En su diario de viaje, Darwin explica su confusión entre dos especies de ñandúes:

"Estando en puerto Deseado, en la Patagonia [...] Mr. Martens mató de un tiro a un ave semejante a un avestruz; y yo la examiné, olvidando por el momento, y de la manera más singular, el tema de los Petisos** y pensé que era una forma juvenil del avestruz común. El ave fue cocinada y comida antes de que volviera mi memoria. Afortunadamente, se habían preservado la cabeza, el cuello, las patas, las alas, muchas de las plumas grandes y gran parte de la piel. A partir de estos restos se pudo reconstituir un espécimen casi perfecto, hoy expuesto en el museo de la Sociedad Zoológica. Gould, al describir esta nueva especie, me hizo el honor de darle mi nombre".*

La clasificación jerárquica

La historia de la clasificación, al menos aquella que nos fue legada en forma escrita, comienza con Aristóteles. Este filósofo y naturalista aplicaba un método lógico para clasificar a los seres vivos. Ese método consistía en dividir las clases de objetos en dos grupos, preguntándose,

* *Conrad Martens (1801-1878), artista del Beagle después de Augustus Earle.*

** *Darwin había oído a los gauchos hablar de un ave rara, más pequeña que el ñandú común pero muy similar en su apariencia. Si bien en la traducción se usó el término avestruz, el nombre correcto de esta ave sudamericana es ñandú o avestruz americana.*

(a) (b) (c)

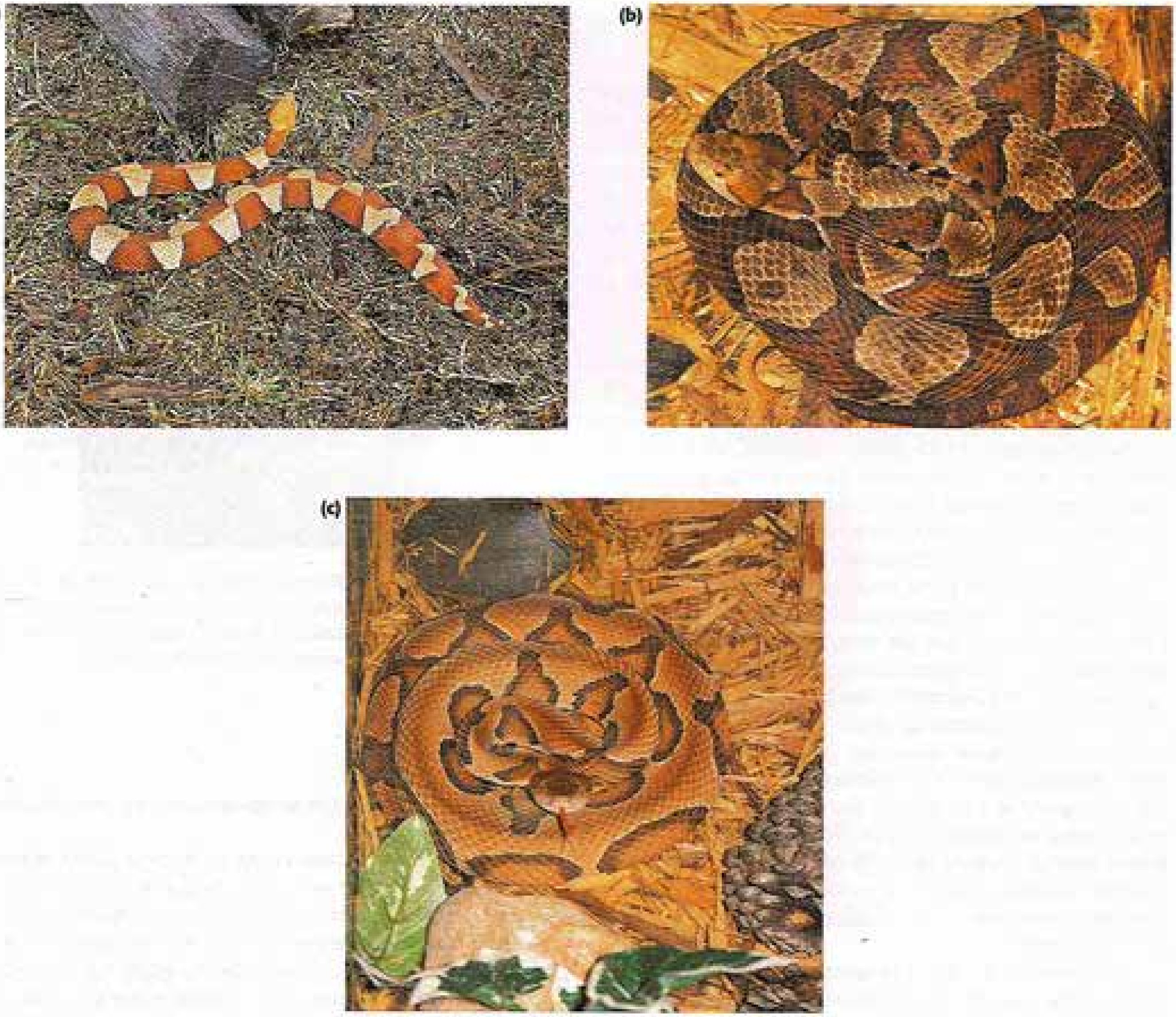


FIG. 25-3. DIFERENTES SUBESPECIES DE SERPIENTES AGKISTRODON CONTORTRIX. ***(a)*** A. contortrix laticintus ***(b)*** A. contortrix mokasen y ***(c)*** A. contortrix contortrix.

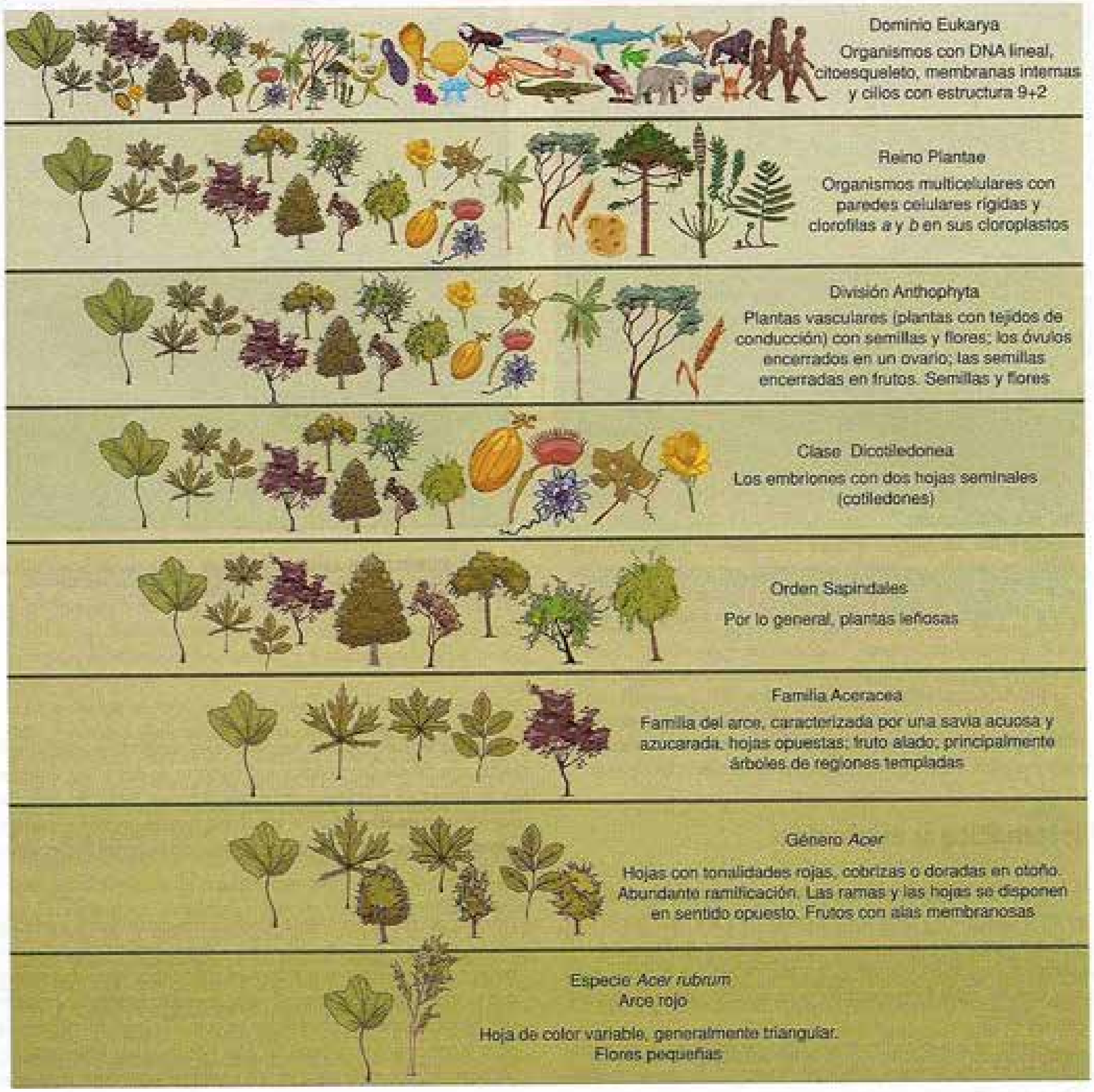
por ejemplo, si eran seres vivos o no, si eran animales o no, es decir, se basaba en dicotomías. Luego desestimó este método para delimitar subgrupos por sus características morfológicas más evidentes y por su modo de reproducción, entre otros criterios.

Como veremos en los capítulos siguientes, la clasificación de los seres vivos avanzó por distintos caminos de búsquedas y cuestionamientos a lo largo de los siglos. En 1813, el botánico suizo Augustin-Pyramus de Candolle (1778-1841) acuñó la palabra **taxonomía** (del griego *taxis* arreglo, colocación y *nomia*, ley) para designar el área del conocimiento que establece las *reglas* de una clasificación. La taxonomía permite organizar cualquier conjunto de objetos, ya sean libros de una biblioteca, víveres de una alacena o especies de un ecosistema. Pero en el siglo XIX, los taxónomos, enfrentados a la diversidad del mundo vivo, buscaban una clasificación que no sólo permitiera identificar y asignar una ubicación a cada una de las formas vivientes sino que también reflejara el orden natural de esos organismos.

Las clasificaciones más tempranas de los seres vivos tenían una estructura definida y jerárquica, es decir, eran un sistema de grupos dentro de grupos. Esta clasificación jerárquica no es una consecuencia natural de la aplicación de reglas taxonómicas a cualquier conjunto de elementos, sino que obedece a las características particulares de los seres vivos. Si se ordenara la diversidad de recetas de cocina de un restaurante, difícilmente se generaría una clasificación jerárquica.

Linneo adoptó una jerarquía de siete niveles: *imperio, reino, clase, orden, género, especie* y *variedad*. Los naturalistas de la época reconocían dos reinos biológicos: vegetal y animal. Posteriormente, el mismo Linneo y otros taxónomos fueron eliminando algunas categorías y añadiendo otras intermedias. Los géneros fueron agrupados en familias, las

Cuadro 23-1. *Clasificación jerárquica*



familias en órdenes, los órdenes en clases y las clases en phyla (plural de phylum), tipo o divisiones. Estas categorías pueden a su vez subdividirse o agruparse en otras cuyo uso es menos frecuente, como tribus, superfamilias o subphyla.

Muchos biólogos reconocen hoy una categoría por encima del reino, el **dominio**. En el cuadro 23-1 se muestra el esquema clasificatorio de una especie perteneciente al dominio de los eucariontes. Para determinar que un individuo pertenece a una especie se requiere una gran cantidad de información y, como mencionamos, una clasificación jerárquica es una manera muy eficiente de manejar la información biológica.

En el sistema jerárquico de clasificación biológica, cada grupo o **taxón** (por ejemplo, *Acer*) tiene asociada una categoría (en este caso, género) y un conjunto de atributos que determina la pertenencia de ciertos organismos a ese grupo.

Los taxónomos han discutido durante mucho tiempo las virtudes y las falencias de distintos métodos de clasificación y finalmente llegaron a un consenso:

Si se pretende llegar a una clasificación objetiva, ésta debería ser única y, para ser única, debería representar la historia evolutiva de los organismos que viven y han vivido en este planeta; una historia que, sin duda, será irrepetible.

Galería de imágenes

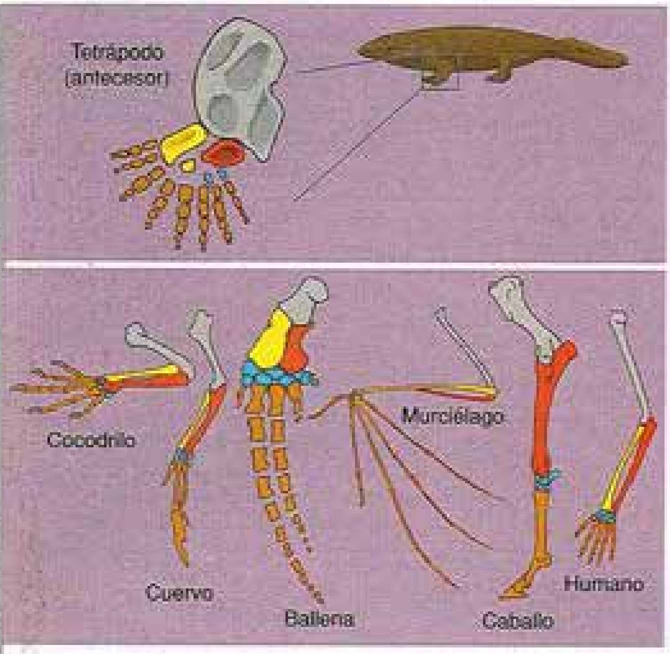


FIG. 23-4. HOMOLOGÍAS. *Los distintos huesos de estas extremidades anteriores se muestran en color para indicar las similitudes fundamentales en su estructura y organización. Las estructuras que tienen un origen común, pero no necesariamente conservan la misma función, se denominan homólogas y constituyen una evidencia en favor de la hipótesis de que estas seis especies derivan de un mismo ancestro común.*

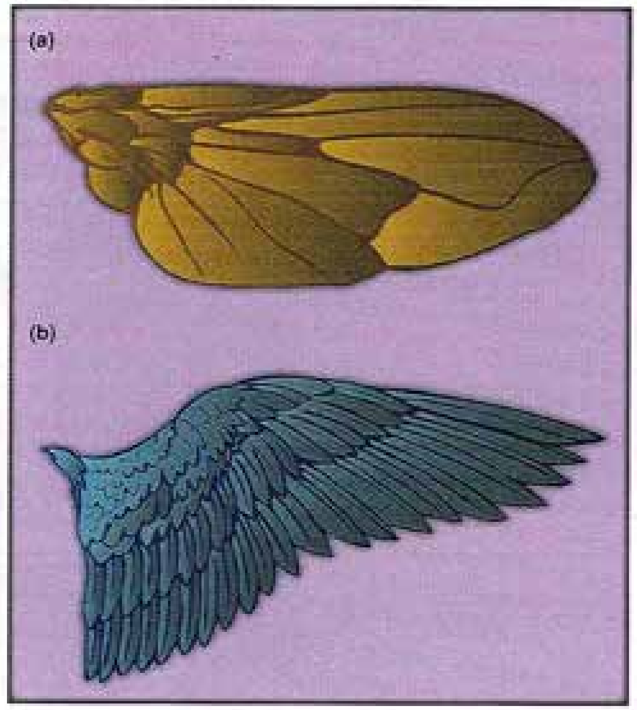


FIG. 23-5. ESTRUCTURAS ANÁLOGAS. *Estos dos tipos de alas **(a)** de insectos y **(b)** de ave, constituyen ejemplos de estructuras análogas.*

Sin embargo, veremos que las clasificaciones, como cualquier hipótesis científica, deben ser refutables y modificables.

Sistemática y evolución

Para Linneo y muchos de sus sucesores inmediatos, el objetivo último de la sistemática y de la práctica taxonómica era descubrir el plan con el que Dios había creado el mundo natural. Por ejemplo, una única vértebra repetida en número y formas variables era el plan básico que el Creador había formulado para la construcción de todos los animales cordados.

Después de la publicación de *El Origen de las Especies*, las similitudes entre los organismos fueron interpretadas desde una perspectiva biológica y muchas evidenciaron un origen ancestral común. Por ejemplo, el ala de un ave, la aleta de una ballena, la pata de un caballo y el brazo de un humano son características que, a pesar de tener funciones distintas –volar, nadar, correr y agarrar–, comparten un mismo patrón estructural: están formados por los mismos tipos de huesos (fig. 23-4). Estas estructuras similares y heredadas se denominan **homologías** y constituyen fuertes evidencias en favor de la hipótesis de que todos los tetrápodos compartimos un antecesor común. Las diferencias en las especializaciones de los miembros existentes entre distintos grupos son el resultado de presiones selectivas particulares de cada ambiente. Antes de Darwin, nadie había afirmado tan directamente que los organismos de un mismo grupo taxonómico son semejantes porque descienden de un ancestro común.

Darwin también discutió las dificultades clasificatorias que surgen cuando una misma característica está presente en dos o más especies que no tienen un antecesor común que la posea. Estas características se denominan **analogías**. En la actualidad, también reciben el nombre de **homoplasias** e incluyen convergencias, paralelismos y reversiones (fig. 23-5).

- Tanto un pez como una ballena tienen un aspecto fusiforme y Aristóteles sucumbió a la tentación de agrupar a ambos como "Peces". Sin embargo, cuando analizamos la estructura interna de ambos observamos que su morfología es diferente, el parecido es sólo externo. Una explicación evolutiva para esta observación es que, a lo largo de millones de años, la selección natural benefició a los individuos que tenían esta forma particular, que minimiza la fricción y agiliza la locomoción en el agua (véase fig. 19-5). Dado que estas similitudes surgieron a partir de ancestros diferentes, se denominan **convergencias** y, por ende, al proceso evolutivo responsable se lo conoce como *convergencia evolutiva* (véase cap. 21, Características similares: la evolución convergente).
- La similitud entre las faunas de marsupiales australianos y mamíferos sudamericanos es otro ejemplo elocuente de homoplasia debida, esta vez, a un proceso de **evolución paralela**. Si bien ambos grupos derivan de un ancestro mamífero común, las similitudes en estructuras morfológicas y en especializaciones ecológicas que se observan entre pares de especies pertenecientes a ambos grupos fueron adquiridas de manera independiente en taxones australianos (mamíferos metaterios) y sudamericanos (mamíferos euterios).

- La **reversión** de un carácter a un estado ancestral puede confundir al sistemático, ya que no todas las especies descendientes tendrán las mismas características. Un ejemplo de reversión evolutiva es la adquisición de dientes en la mandíbula inferior en algunas ranas. Normalmente, las ranas carecen de dientes aunque el ancestro común de ellas los poseía.

La distinción entre analogías y homologías es clave para una clasificación basada en el parentesco entre organismos. Mientras que la homología nos permite distinguir relaciones de ancestralidad y descendencia, las homoplasias constituyen un problema en el momento de reconocer similitudes compartidas por una historia evolutiva en común.

Si se pudiese agrupar a toda la diversidad de organismos vivientes y extinguidos por medio de similitudes homólogas, la clasificación representaría la filogenia –o historia evolutiva– de todos los seres vivos que han surgido en este planeta. Esto es exactamente lo que intentan hacer los biólogos actuales.

(a)

(b)

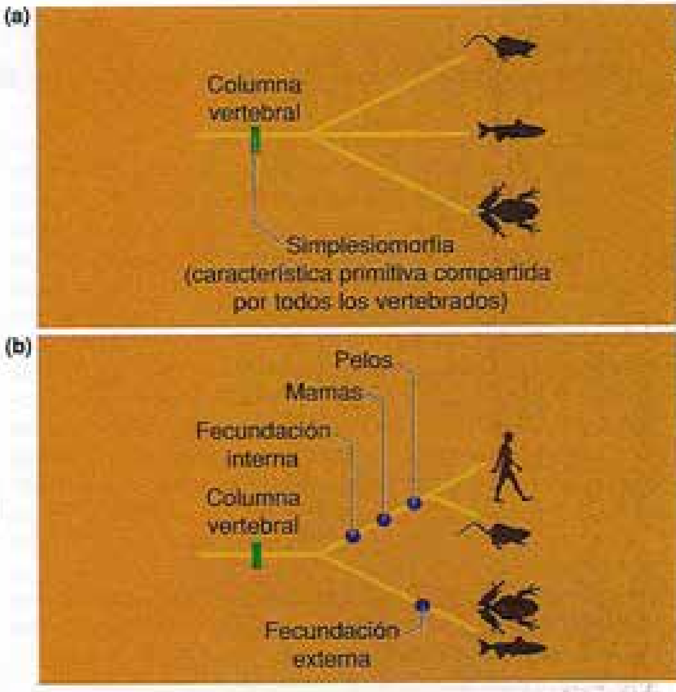


FIG. 23-6. SINAPOMORFIAS Y SIMPLESIOMORFIAS. *Sinapomorfias y simplesiomorfias son conceptos relativos que se utilizan en referencia a un grupo taxonómico específico.* ***(a)*** *La columna vertebral es un carácter primitivo y compartido por todos los vertebrados, incluidos los mamíferos.* ***(b)*** *Las glándulas mamarias y los pelos constituyen sinapomorfias del taxón mamíferos que sirve para definirlos como grupo. A su vez, la columna vertebral es una sinapomorfia de los vertebrados en relación con el resto de los grupos. Si los grupos taxonómicos se definiesen por simplesiomorfias en lugar de sinapomorfias, todos los árboles colapsarían en un único nodo.*

Figura interactiva

El cladismo y el ideal monofilético

Darwin propuso que todos los organismos vivos –desde un alerce a un paramecio– pertenecen a un mismo árbol genealógico y que descienden de un único antecesor común. Sin embargo, estas ideas tardaron décadas en incorporarse a la teoría y la metodología de la taxonomía.

En la década de 1950, el entomólogo alemán Willi Hennig (1913-1976) comenzó a elaborar una nueva propuesta para la clasificación que presentó en su notorio libro *Sistemática Filogenética*. Sus ideas y métodos, enriquecidos posteriormente por el aporte de numerosos investigadores, se conocen como **sistemática filogenética** o **cladismo** (del griego *clados*, rama).

El cladismo propone la construcción de grupos sistemáticos a través del reconocimiento de características exclusivas y *derivadas* de un grupo de organismos, es decir aquellas que permiten identificar a todos los miembros de un grupo más su ancestro inmediato. En el lenguaje cladístico, estas características se denominan **sinapomorfias**. En un sentido evolutivo, son caracteres homólogos heredados del ancestro común de todos los organismos de ese grupo. Por ejemplo, un ratón y un humano pertenecen ambos al taxón Mammalia porque ambos poseen mamas y pelos, características que no presenta ningún otro grupo y que todos ellos comparten, dado que el ancestro común de todos los mamíferos poseía tales características. De manera similar, los artrópodos tienen otras sinapomorfias, como exoesqueleto rígido, articulado y ojos compuestos.

Por el contrario, las **simplesiomorfias** constituyen características primitivas, que se mantienen presentes desde ancestros remotos. Si los grupos taxonómicos se construyeran por características compartidas no derivadas sino primitivas, es decir, por las simplesiomorfias, sería imposible generar grupos descendientes. Los mamíferos, además de las características derivadas propias del grupo –glándulas mamarias y pelos–, tienen características ancestrales que comparten con otros organismos, como la columna vertebral, que los incluye dentro de los cordados. Pero la columna vertebral está presente también en sapos, lagartos y aves. Por esta razón, si se consideraran las características compartidas ancestrales de un grupo de organismos, sería imposible establecer las relaciones de parentesco que existen particularmente entre los mamíferos (fig. 23-6). La sistemática filogenética o cladística propone la formación de grupos taxonómicos luego de la inspección de la distribución de los caracteres homólogos, tanto primitivos como derivados, en un **árbol filogenético**. Estos árboles se denominan **cladogramas** (ensayo 23-1, *Algunos elementos con los que se construye un cladograma*).

Cuando se representan las relaciones de un grupo de especies, muchas veces se obtienen varios cladogramas que narran diferentes historias evolutivas. En esos casos se escoge la hipótesis representada por el cladograma más *parsimonioso*, es decir, aquel que contenga o sume el menor número de pasos a lo largo de todas sus ramas. La parsimonia se basa en una premisa que propone que la mejor solución a un problema científico es aquella que menor número de suposiciones implícitas contenga.

Cuando un biólogo intenta ubicar la posición de una nueva especie en el árbol de la vida, analiza múltiples caracteres biológicos en busca de similitudes y diferencias con las especies ya descritas. Estos caracteres pueden ser de varios tipos: ecológicos, morfológicos, compor-

ENSAYO 23-1

Algunos elementos con los que se construye un cladograma

La imagen de un árbol con sus ramificaciones es un modelo bastante difundido que se utiliza para representar las relaciones de parentesco existente entre distintos *taxa*. Este modelo fue cambiando a lo largo de dos siglos y en la actualidad coexisten diversas formas de elaborar estos árboles. Ello se debe a que cada uno de esos modelos es el resultado de preocupaciones diferentes y, sobre todo, a que su construcción puede sustentarse en distintos marcos conceptuales. Para una interpretación adecuada del significado de una representación de este tipo, es necesario tener en claro tanto su propósito como el tipo de datos en los que se sustenta, así como los supuestos que fueron considerados para su construcción, lo que da lugar a diferentes tipos de diagramas. *Dendrograma* es una denominación neutra y general que no designa otra cosa que un diagrama ramificado. Un árbol de parentesco elaborado con un criterio sistemático evolucionista es una representación cuyo propósito es dar cuenta de las posibles conexiones genealógicas, las similitudes y la historia evolutiva de los grupos de organismos considerados. Por su parte, un *cladograma* es un dendrograma que se propone reflejar relaciones entre grupos hermanos y que fue construido según las definiciones y los criterios teóricos propuestos para el análisis cladístico. Un *fenograma* es un dendrograma construido a partir de distancias entre taxa, sin asumir hipótesis filogenéticas a priori –que tampoco realizan otros métodos como la cladística– ni tener la pretensión de reflejar una genealogía de los grupos incluidos, sino representar su parecido global respecto de los caracteres considerados. Finalmente, un *filograma* es un cladograma cuyo largo de ramas es proporcional a la divergencia entre taxones, es decir, a la cantidad de cambios que refleja el análisis cuantitativo y cualitativo de los caracteres incluidos en el análisis.

Un árbol filogenético constituye un diagrama *dicotómico*, es decir que cada rama puede dar lugar a dos ramas nuevas, en el que el *nodo* es el punto de encuentro entre estas tres ramas. El árbol puede tener o no *raíz*, es decir, puede incluir o no la representación del posible ancestro de toda la muestra elegida (véase fig. 1). Un árbol con raíz tiene un componente temporal, ya que nos permite conocer qué grupos divergieron antes que otros.

La etapa de partida para la construcción de un árbol incluye la definición del problema filogenético, es decir, la delimitación del grupo de interés o *grupo interno*. Para llevar a cabo esta tarea, se debe delimitar la muestra de grupos cuyas relaciones serán analizadas (muestra taxonómica) y seleccionar un *grupo externo* al conjunto de la muestra de interés. El grupo externo permite establecer el estado primitivo (ancestral) de un carácter dado y sus estados derivados (presentes en los descendientes) estableciendo la polaridad primitivo/derivado, es decir, el sentido de transformación de los estados de un mismo carácter.

Además del grupo externo, se debe elegir y/o detectar los caracteres que serán informativos para abordar la cuestión planteada. En algunos casos, el análisis preliminar de la variabilidad de los caracteres lleva a modificar la delimitación de la muestra taxonómica.

Una vez seleccionados los caracteres que sustentarán el análisis, éstos se deben codificar, es decir, deben definirse sus estados como presencia o ausencia de un carácter –en caso de que sean caracteres aislados– o en rangos o clases –en caso de ser caracteres cuantitativos– que también permitan identificarlos como presencias o ausencias. Con estos datos se construirán luego matrices cuyo análisis –mediante uno o más algoritmos– permitirá establecer los árboles posibles. Según el número de taxones considerado, existirá un número determinado de árboles posibles. Por ejemplo, para tres taxones, de los cuales uno se establece como grupo externo, existen tres árboles enraizados posibles (véase fig. 2).

El paso final es evaluar cada uno de esos árboles aplicando un criterio de elección. En cladística se usa el criterio de parsimonia, es decir, el que involucra el menor número de cambios, pero existen otros criterios posibles, por ejemplo, probabilísticos. En el caso de los filogenetistas evolucionistas, el árbol debe reflejar las hipótesis evolutivas asumidas a priori.

Conforme el criterio de los cladistas, la elección debe privilegiar el árbol más corto, es decir, aquel que incluya el menor número de pasos de transformación de caracteres. Un árbol así construido permite:

- La identificación de los caracteres que definen cada uno de los nodos del árbol obtenido (las sinapomorfías o caracteres derivados compartidos).
- La identificación de estados homoplásicos (es decir, la similitud que no indica ancestralidad compartida) y eventualmente la formulación de conclusiones sobre el modo de evolución de los caracteres.
- Sustentar una clasificación basada en grupos "naturales", lo cual le otorga mayor poder predictivo.

Para la construcción de la matriz, la aplicación de algoritmos matemáticos que permitan elaborar diagramas ramificados y la comparación de árboles se utilizan diversos programas informáticos que permiten identificar el árbol más parsimonioso.

En todos los casos, como veremos a lo largo de toda la Sección 5, los árboles son herramientas provisionales que resultan de la aplicación de enfoques teóricos siempre en revisión y en debate, de modo que constituyen hipótesis tentativas. Por otra parte, como la evolución procede a diferentes ritmos y de diferente modo, cuando se trata de distintos tipos de caracteres, las reconstrucciones filogenéticas más robustas serán aquellas que se sustenten en el análisis de diversos tipos de caracteres: morfológicos, ecológicos, fisiológicos, moleculares, entre otros posibles.

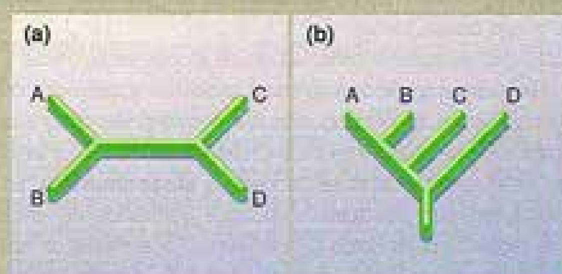


***Fig. 1.** En **(a)** se representa un árbol no enraizado y en **(b)** un árbol enraizado. Ambos representan una de las posibles relaciones entre los taxones A, B, C y D.*

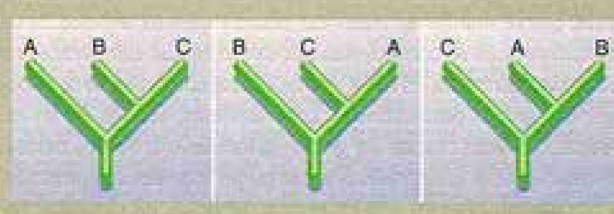


***Fig. 2.** Para tres taxones, existen tres topologías posibles de árbol enraizado.*

tamentales, reproductivos, fisiológicos o moleculares, pero deben codificarse genéticamente, es decir que su expresión no es sólo el producto de la variación ambiental.

Históricamente, las características morfológicas –aquellas que determinan la forma y la estructura de las diversas partes de un organismo– organizaron las ramas principales del árbol de la vida. No obstante, y a pesar de que en muchos casos son más fáciles de observar, el número de características morfológicas suele ser limitado, por lo que muchas veces no son suficientes para resolver un problema sistemático. En los últimos años, las ramas principales de los árboles filogenéticos fueron cambiando de posición y se fueron agregando nuevas ramas más pequeñas debido al empleo de técnicas de biología molecular que permiten analizar miles de caracteres a través de las secuencias de aminoácidos y de nucleótidos de genomas de organismos tan diversos como bacterias, protistas, plantas, hongos y animales.

Una vez seleccionados y ordenados los caracteres, los biólogos construyen con ellos una hipótesis de las relaciones de parentesco entre las especies y la representan mediante un árbol filogenético, en el que cada punto de ramificación o nodo contiene las características de un ancestro hipotético e indica un evento *cladogenético* o de separación de dos linajes evolutivos. En el extremo final de cada rama se sitúa cada uno de los taxa incluidos en el análisis.

Si el biólogo aplica los criterios seguidos por la sistemática filogenética recién mencionados, su árbol representa un cladograma y cada nodo, junto con las especies derivadas de esa ramificación, constituye un **grupo monofilético** (fig. 23-7a).

Así, un género cualquiera debería contener exclusivamente a las especies que han descendido del ancestro común más cercano a todas las especies que constituye ese género y una familia contiene sólo a los géneros que han derivado de la especie ancestral más cercana a todas las especies que constituyen esa familia.

Estos requerimientos no son caprichosos. Los agrupamientos, o taxa, generados de este modo, si bien representan hipótesis transitorias que los investigadores postulan para avanzar en su tarea de clasificación, intentan a la vez representar unidades históricas con un pasado único, exclusivo e irrepetible. A estos taxa se los denomina **clados**.

Cuando una clasificación no respeta el requerimiento de que los grupos sean monofiléticos –por considerar otros criterios de clasificación para sus propósitos sistemáticos–, los agrupamientos taxonómicos resultantes no corresponden a grupos históricos, descendientes de un ancestro común. En ese caso, los taxa pueden ser **parafiléticos** –cuando incluyen al ancestro común de todos los organismos que posee el taxón pero excluye a uno o más de sus descendientes– o **polifiléticos** –cuando agrupan a especies descendientes de distintos ancestros– (fig. 23-7b). Los taxa parafiléticos y los polifiléticos no representan unidades históricas y por esa razón los cladistas no los consideran válidos.

Como ya mencionamos, las homoplasias dificultan la tarea del sistemático en el momento de construir clasificaciones genealógicas basadas en las relaciones de ancestralidad y descendencia. Así, las características que surgen como adaptaciones convergentes a un mismo modo de vida suelen contribuir a la construcción de grupos polifiléticos. Por otro lado, la divergencia evolutiva extrema de un grupo de especies suele llevar a la construcción de grupos parafiléticos. A diferencia del cladismo, otras escuelas sistemáticas como la feneticista y evolucionista, que veremos a continuación, toleran en distinto grado la definición de grupos parafiléticos o polifiléticos en sus clasificaciones. Las clasificaciones que presentamos en este libro intentan (hasta donde el conocimiento científico actual lo permite) representar agrupamientos monofiléticos derivados de los principios clasificatorios propuestos por la sistemática filogenética.

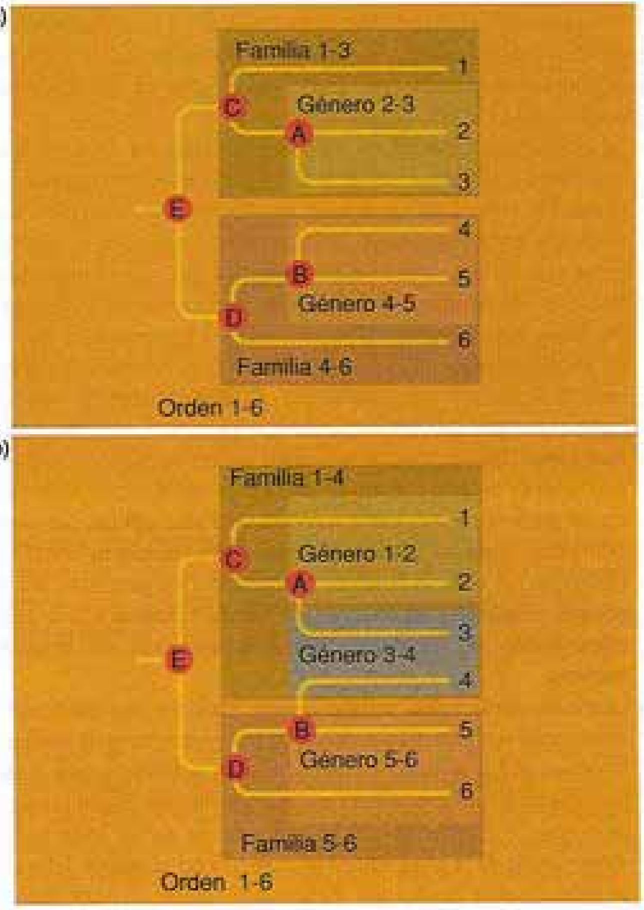


FIG. 23-7. GRUPOS MONOFILÉTICOS, PARAFILÉTICOS Y POLIFILÉTICOS. ***(a)*** *La designación de grupos monofiléticos se realiza luego de reconstruir las relaciones de ancestralidad y descendencia de un grupo de especies. Los nodos (A-E) no representan a especies vivas o extinguidas, sino al conjunto de caracteres que comparten las especies que descienden de ese nodo. El nodo A contiene las características que comparten las especies 2 y 3; por ello puede reconocerse un grupo monofilético denominado género 2-3. El nodo C contiene los caracteres compartidos por dos géneros distintos, el género monoespecífico 1 y su grupo hermano, el género 2-3. Por ello, el taxón monofilético que contiene a todos los descendientes del nodo C merece un rango más inclusivo, el de familia 1-3. Con la misma lógica, el nodo E contiene la serie de caracteres que permite reconocer a las seis especies como pertenecientes a un mismo grupo histórico, el orden 1-6.* ***(b)*** *Cuando los taxa se construyen en ausencia de esta lógica, pueden ser parafiléticos, como en el caso de los géneros 1-2, 5-6 y la familia 5-6, o polifiléticos, como en el caso del género 3-4 y la familia 1-4. Obsérvese que los grupos parafiléticos contienen al ancestro de todas sus especies descendientes pero excluyen al menos a uno de sus descendientes. Los polifiléticos, sin embargo, no contienen al ancestro común de ninguna de las especies que abarcan.*

Otras escuelas sistemáticas

La teoría sistemática se nutrió del aporte y la discusión de taxónomos de diferentes escuelas: **cladistas**, **feneticistas** y **evolucionistas**.

Si bien en la actualidad el cladismo es la escuela a la que adhieren la mayor parte de los biólogos, las otras dos concepciones sistemáticas tuvieron un papel fundador esencial en relación con los métodos y los principios que se utilizan actualmente.

- La escuela feneticista argumenta que una clasificación es tanto más informativa cuanto mejor refleja la similitud global de un grupo de especies. Los feneticistas representan sus hipótesis de clasificación por medio de fenogramas que no necesariamente coinciden con la filogenia de un grupo. Sin embargo, consideran que cuanto mayor sea el número de caracteres utilizados en la construcción de un fenograma, mayor será la concordancia entre éste y la filogenia. Así, incluyen en sus clasificaciones a grupos monofiléticos, parafiléticos y polifiléticos. Los feneticistas han desarrollado una gran cantidad de metodologías numéricas que constituyen lo que se conoce como **taxonomía numérica**, muchas de las cuales siguen vigentes y son útiles para resolver un gran número de problemas taxonómicos. A diferencia del cladismo, la taxonomía numérica sirve para agrupar, por parecido global, cualquier sistema de objetos, tanto biológicos como no biológicos. Las técnicas fenéticas han servido a los genetistas, antropólogos y lingüistas para construir una historia hipotética acerca de la diferenciación de las poblaciones y la evolución del lenguaje humano.
- La escuela evolucionista sostuvo durante años que una clasificación debe considerar tanto las relaciones de parentesco como la similitud fenotípica global, evitando los agrupamientos polifiléticos pero aceptando tanto grupos monofiléticos como parafiléticos. Según los evolucionistas, la divergencia morfológica extrema de un linaje como consecuencia de la conquista de un nuevo nicho ecológico debe estar reflejada en la clasificación. Por ejemplo, Aves es un grupo monofilético que deriva de un ancestro reptiliano. Desde una perspectiva cladista, Aves debería estar incluida dentro de Reptiles. Sin embargo, la escuela evolucionista considera que la conquista del aire por parte de las aves es un carácter suficientemente importante como para situarlas en un grupo separado. De acuerdo con el criterio cladista, si se excluye a las Aves, el grupo Reptiles sería parafilético.

Las propuestas de clasificación de las distintas escuelas no son adecuadas para todos los propósitos sistemáticos. La consistencia lógica del cladismo se quiebra si se tienen en cuenta los procesos de transferencia horizontal de genes entre organismos de diversas especies como ocurre en las bacterias (véase cap. 13). Las consecuencias evolutivas de esta transferencia de genes se pueden visualizar en un árbol filogenético como un patrón reticulado en el que las ramas están interconectadas horizontalmente. La evolución reticulada de un grupo de especies es un verdadero problema para el reconocimiento de grupos monofiléticos.

Aunque la escuela cladista presenta una consistencia lógica más robusta y menos subjetiva que las otras escuelas, es importante recordar que sus clasificaciones son hipótesis históricas realizadas sobre un conocimiento incompleto del mundo natural y que, como en cualquier disciplina científica, esas hipótesis son perfectibles.

La sistemática molecular

La reconstrucción filogenética y la clasificación sistemática dependieron, durante años, de la experiencia, la sabiduría y el buen criterio de especialistas dedicados al estudio de grupos específicos. Sin embargo, los caracteres morfológicos utilizados para la clasificación de un grupo eran poco o nada comparables con los de otro grupo. Los caracteres que utiliza un entomólogo para estudiar insectos no ayudan a resolver un problema de la clasificación de un grupo de hongos; un sistemático de plantas tiene el mismo problema tanto con un entomólogo como con un microbiólogo dedicado a protozoos y algas. Esta parcelación del conocimiento sistemático se debía a la ausencia de "marcadores comunes" de diversidad biológica. Con el advenimiento de las técnicas moleculares en el análisis de la variación de macromoléculas surgieron diferentes marcadores "universales" del cambio evolutivo. La electroforesis y la secuenciación de proteínas aportaron las primeras soluciones. La secuenciación de ácidos nucleicos y la aplicación de la hibridación de DNA y el análisis de los polimorfismos de fragmentos de restricción permitieron buscar homologías en el nivel más básico de la organización biológica: el de los ácidos nucleicos (véase cap. 14). Para algunos especialistas, la construcción de una filogenia de todos los seres vivos que condujera a una clasificación única, total y objetiva parecía estar cada vez más cerca.

Secuenciación de macromoléculas y reloj molecular

Una de las primeras proteínas analizadas en los estudios de sistemática molecular fue el citocromo c, un importante componente de la cadena de transporte de electrones (véase cap. 5, fig. 5-10). Investigadores de varios laboratorios secuenciaron el citocromo c de diversos organismos y comparando esos resultados construyeron la filogenia de las especies estudiadas. A partir del análisis de la variación de distintas proteínas en diferentes organismos, un grupo de biólogos evolutivos, pertenecientes a la corriente neutralista (véase cap. 18, La variabilidad y la aptitud), sugirió que las distintas formas de una misma proteína, dada por su secuencia de aminoácidos, no son producto de la selección natural. Sus estudios sugieren que los cambios de aminoácidos en las proteínas ocurren a una tasa constante y que las variantes alélicas de una misma proteína son producto de la acumulación de cambios aleatorios que no otorgan ventajas ni desventajas selectivas, es decir, son neutros. Los neutralistas propusieron usar la acumulación de cambios en la secuencia como un *reloj molecular* de la evolución. El reloj molecular permite estimar el tiempo de divergencia entre un par de especies a través de la magnitud de las diferencias acumuladas en la secuencia de aminoácidos de ciertas proteínas estudiadas en ambas especies. Para una proteína dada, habrá más diferencias en la secuencia de aminoácidos entre dos especies que hayan divergido hace 200 millones de años que entre dos que lo hayan hecho hace 50 millones de años.

La velocidad del cambio estimado por el reloj molecular varía de acuerdo con la importancia del papel de la proteína considerada en el organismo y también en relación con la funcionalidad de las diferentes partes de la proteína. Por ejemplo, en el caso de las histonas –involucradas en el empaquetamiento del DNA de los eucariontes–, toda la molécula está comprometida en la formación de nucleosomas (véase cap. 11, fig. 11-8). Es muy probable que cualquier cambio en la secuencia de una histona resulte deletéreo para el organismo que lo porte. No es sorprendente saber que las histonas se caracterizan por una tasa de cambio en extremo baja y proveen un reloj molecular muy lento. En contraste, la subunidad beta de la hemoglobina –que participa en el transporte de oxígeno en la sangre– puede acumular una gran cantidad de cambios fuera de la región de interacción de sus aminoácidos con el grupo hemo, ya que esos cambios no afectan su funcionalidad. Esta región puede soportar una cantidad mayor de cambios por unidad de

tiempo en relación con las histonas o con la región que interactúa con el grupo hemo. De aquí que provea un reloj más rápido.

Con el advenimiento de la técnica de secuenciación de ácidos nucleicos (véase cap. 14, fig. 14-14) se abandonó el uso de la secuenciación de proteínas para estimar relaciones evolutivas, sobre todo porque la secuenciación de ácidos nucleicos es técnicamente más fácil y menos costosa.

Las secuencias de nucleótidos que codifican proteínas son en sí mismas portadoras de mutaciones y de ellas depende la velocidad del reloj. El estudio de distintas secuencias de DNA y RNA permitió encontrar marcadores o relojes moleculares que trabajan a velocidades altas, medianas y bajas y que se utilizan para estimar las relaciones filogenéticas de distintos conjuntos de organismos. Los marcadores moleculares con tasas de evolución altas se utilizan para establecer las relaciones de parentesco de organismos que han divergido en tiempos relativamente cortos. Por ejemplo, la variación en el número de pequeñas secuencias repetitivas no codificantes por lo común se utiliza para resolver casos judiciales de paternidad. Marcadores lentos, en cambio, sirven para reconocer las relaciones de ancestralidad y descendencia de grupos de organismos con centenares o miles de millones de años de divergencia. Por ejemplo, el análisis de moléculas de RNA ribosómico ha permitido, por primera vez, comenzar a conocer las relaciones de parentesco derivadas de la raíz más profunda del árbol de la vida, las diferencias entre dominios y, dentro de ellos, entre los reinos.

Bioinformática y genómica comparada

El advenimiento de técnicas robotizadas de secuenciación ha llevado a la acumulación masiva de secuencias biológicas en bases de datos de genes (GeneBank), de proteínas (Swiss-prot) y de genomas completos (Gold). En la actualidad, la secuenciación de genomas de organismos procariontes se realiza de rutina, lo cual ha permitido poner en marcha diversos proyectos de secuenciación de genomas completos de organismos eucariontes. En esta nueva etapa, el desafío consiste en interpretar esta virtual avalancha de información biológica, lo cual constituye una tarea que sólo es posible con la ayuda de herramientas informáticas. En respuesta a la necesidad de encontrar un sentido a esta enorme masa de información surgió la **bioinformática**, un producto de la fusión de la biología, la química, la matemática, la física, la ingeniería y la computación. Dentro de la bioinformática, la *genómica comparada* (véase cap. 11, recuadro 11-3) la *filogenómica* (la utilización de herramientas filogenéticas para analizar la información contenida en los genomas) y la *proteómica* (estudio comparativo de conjuntos de proteínas) se están transformando en respuestas eficientes para problemas sistemáticos de difícil solución. Por ejemplo, la concatenación de la información de genes o proteínas en una misma matriz de información biológica, con cientos, miles o decenas de miles de caracteres de especies diferentes, permite establecer con máxima certeza las relaciones filogenéticas de las especies estudiadas.

La clasificación de los reinos y los dominios

Por muchos años, después de que se consolidara el Sistema Natural establecido por Linneo, sólo se aceptó la existencia de dos reinos, el de los animales y el de las plantas. Pero con el desarrollo del microscopio se descubrió una enorme cantidad de microorganismos cuya clasificación se hacía cada vez más necesaria. El evolucionista alemán Ernst Haeckel (1834-1919) propuso, a finales del siglo XIX, la construcción de un tercer reino constituido por microorganismos, el de los Protistas. Haeckel reconoció que algunos de estos microorganismos carecían de núcleo celular y los denominó Monera. Posteriormente, en 1956, el botánico estadounidense Herbert Copeland (1902-1968) propuso la creación de un reino para Monera que eran, naturalmente, las bacterias. Los hongos fueron los últimos organismos que merecieron la creación de un reino, al que se llamó Fungi. En 1959, el fundador de este reino, el ecólogo estadounidense Robert Whittaker (1924-1980) propuso una clasificación general de los seres vivos en cinco reinos: Monera (bacterias), Protista (protozoos), Fungi (hongos), Animalia y Plantae. En 1978, Whittaker y Lynn Margulis propusieron modificar esta clasificación, conservando el número de reinos pero incluyendo dentro del antiguo grupo Protistas a las algas. Este nuevo reino fue denominado Protoctista; sin embargo, gran parte de la literatura científica siguió utilizando la denominación Protista. La nueva clasificación en cinco reinos incluye a Monera (bacterias), Protoctista o Protista (algas, protozoos, mohos del limo y otros organismos acuáticos y parásitos menos conocidos), Fungi (líquenes y hongos), Animalia (vertebrados e invertebrados) y Plantae (musgos, helechos, coníferas y plantas con flor).

Hasta 1977, el reino se consideraba la categoría sistemática más inclusiva, es decir, más abarcativa. Sin embargo, la secuenciación de moléculas presentes en todos los organismos que cambian a tasas extremadamente bajas, como la subunidad pequeña del rRNA, llevó al microbiólogo estadounidense Carl Woese y a sus colaboradores a la construcción de un árbol filogenético único en el cual se diferencian tres linajes evolutivos principales (fig. 23-8). Woese propuso una nueva categoría, el dominio, que abarca a cada uno de estos linajes. Los tres dominios constituyen grupos monofiléticos y se denominan Bacteria, Archaea y Eukarya. El cambio propuesto por Woese resalta las diferencias, hasta ahora ocultas, entre procariontes. Monera es un grupo polifilético que debería descartarse de la clasificación biológica. En el

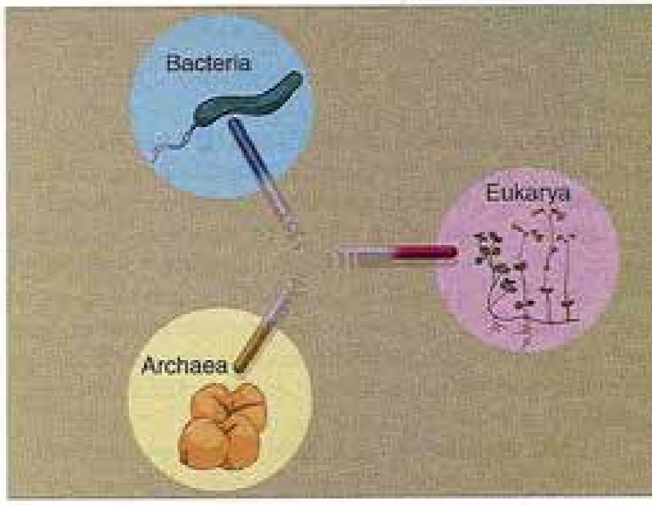


FIG. 23-8. TRES DOMINIOS. *La estructura filogenética de la diversidad biológica propuesta por Carl Woese a partir de la secuenciación de rRNA. Claramente se distinguen tres grupos monofiléticos distintos que corresponden a los dominios Bacteria, Archaea y Eukarya.*

Galería de imágenes

sistema de Woese, Archaea y Bacteria son dominios distintos de organismos procarióticos. El dominio Eukarya agrupa, según esta clasificación, a los restantes reinos de eucariontes (véase cap. 24, cuadro 24-1).

La clasificación de Woese, como cualquier clasificación cladística, se basa en el orden de ramificación de los linajes durante la historia evolutiva. Sin embargo, como vimos, no todos los taxónomos acuerdan con este principio clasificatorio y las disidencias se acentúan cuando se trata de los taxa más inclusivos de la clasificación biológica. El árbol de la vida está sometido, como todas las hipótesis en biología, a constantes revisiones y modificaciones. Las posiciones de ramas que hasta hace poco tiempo se creía que eran inamovibles están siendo reordenadas y debatidas por sistemáticos con nuevos y mejores datos.

Una propuesta alternativa de Margulis reconoce cinco reinos como taxones más inclusivos de la clasificación biológica, al colocar los dominios Archae y Bacteria de Woese como subreinos dentro del reino Procaryota. Por otra parte, el biólogo inglés Thomas Cavalier-Smith propone dos imperios, el imperio Bacteria y imperio Eukaryota con un total de ocho reinos. Como es fácil notar, ninguna de estas dos alternativas reconoce los agrupamientos monofiléticos derivados del árbol de Woese. Las clasificaciones cladísticas, aunque puedan narrar historias evolutivas incompletas en términos biológicos, son hipótesis que pueden ser contrastadas en cualquier rango de la jerarquía biológica.

En los próximos capítulos presentaremos la diversidad de los seres vivos siguiendo una clasificación filogenética basada en el análisis cladístico. Partiendo del árbol general de la figura 23-8 que surge de la propuesta de Woese, recorreremos cada rama, deteniéndonos para explorar brevemente las características más sobresalientes de diferentes grupos de organismos. En todos los casos, nuestra mirada estará dirigida a las características derivadas propias de cada grupo, es decir, a las sinapomorfías. Así, analizaremos la diversidad biológica siguiendo las relaciones de parentesco.

Aunque de esta manera en muchos casos abandonamos la clasificación tradicional, nos referiremos a ella en diversos puntos de nuestro recorrido. Las ramas de los árboles por las que más transitaremos no fueron elegidas por contener grupos más importantes o más abundantes, sino simplemente porque ilustran ejemplos que consideramos interesantes. Como vimos, no hay acuerdo entre los científicos en un único árbol que incluya a todos los seres vivos y muchas veces los distintos árboles son contradictorios. En consecuencia, para avanzar, hemos debido elegir ciertas hipótesis, pero es importante tener en cuenta que existen otras hipótesis alternativas y, a su vez, que aun aquellas que en la actualidad reúnen mayor consenso pueden cambiar rápidamente.

En síntesis

La necesidad de una clasificación

1. La sistemática es la disciplina científica que estudia la diversidad de los seres vivos e intenta clasificarlos mediante un sistema ordenado.
2. Las clasificaciones son hipótesis que los biólogos ponen a prueba continuamente a través de su trabajo. Se valen de un sistema de clasificación para nombrar y agrupar a las especies conocidas de una manera lógica, objetiva, consistente y no redundante.

¿Qué es una especie?

3. Ernst Mayr describió a una especie biológica como "un grupo de poblaciones naturales cuyos individuos se cruzan entre sí exitosamente de manera real o potencial y que están reproductivamente aislados de otros grupos". Para que surja una nueva especie, se debe establecer algún mecanismo de aislamiento reproductivo.
4. El concepto biológico de especie falla cuando la reproducción involucra poco o mucho intercambio sexual. Las plantas que se reproducen en forma asexual o que forman híbridos fértiles con otras especies y las bacterias, con su variedad de formas de intercambio genético, no se ajustan a esta definición.
5. Las subespecies son poblaciones de una misma especie, que presentan diferencias genéticas, comportamentales o morfológicas. Si logran desarrollar mecanismos de aislamiento reproductivo, pueden llegar a constituir especies biológicas verdaderas.

La clasificación jerárquica

6. La historia de la clasificación de los seres vivos comienza con Aristóteles, que los dividió, entre otros criterios, por sus características morfológicas y sus formas de reproducción. En 1813, Augustin-Pyramus de Candolle acuñó la palabra taxonomía para designar el área del conocimiento que establece las reglas de una clasificación. Las características particulares de los seres vivos condujeron a que las clasificaciones más tempranas tuvieran una estructura definida y jerárquica.
7. En el siglo XVIII, Linneo adoptó una jerarquía de siete niveles: imperio, reino, clase, orden, género, especie y variedad. También diseñó el sistema binomial, un sistema de nomenclatura que asigna a cada especie un nombre que consta de dos partes: el nombre genérico y un epíteto específico. Muchos biólogos reconocen una categoría por encima del reino: el dominio.
8. Los taxónomos contemporáneos coinciden en que una clasificación objetiva debe ser única y representar la historia evolutiva de los organismos que viven y han vivido en este planeta.

Sistemática y evolución

9. Después de la publicación de *El Origen de las Especies*, las estructuras similares presentes en distintos organismos fueron interpretadas desde una perspectiva biológica y muchas evidenciaron un origen ancestral común. Tales estructuras, similares y heredadas, se denominan homologías.
10. Las analogías u homoplasias son las características presentes en dos o más especies que no tienen un antecesor común que la posea. Incluyen convergencias (similitudes surgidas entre grupos con ancestros diferentes), paralelismos (estructuras morfológicas similares, adquiridas de manera independiente entre grupos de parentesco cercano) y reversiones (de un determinado carácter a otro ancestral).

En síntesis *(Cont.)*

11. La distinción entre analogías y homologías es clave para una clasificación basada en el parentesco entre organismos. Si se pudiera agrupar toda la diversidad de los organismos vivientes y extinguidos por medio de similitudes homólogas, la clasificación representaría la historia evolutiva de los seres vivos que habitan o han habitado este planeta.

El cladismo y el ideal monofilético

12. Darwin propuso que todos los organismos vivos descienden de un único antecesor común y pertenecen a un mismo árbol genealógico. Durante años, los taxónomos se resistieron a aceptar esta idea.
13. En la década de 1950, W. Hennig comenzó a elaborar una nueva propuesta para la clasificación. En su forma actual, sus ideas se conocen como sistemática filogenética o cladismo.
14. El cladismo propone la construcción de grupos sistemáticos a través del reconocimiento de sinapomorfías, nombre que reciben las características exclusivas y derivadas. Estas características permiten identificar a todos los miembros de un grupo y a su ancestro inmediato. Las simplesiomorfías, en cambio, son características primitivas que se mantienen presentes desde tiempos remotos y que no podrían usarse para generar grupos descendientes.
15. La sistemática filogenética o cladística estudia la distribución de los caracteres homólogos, tanto primitivos como derivados, y propone la formación de grupos taxonómicos que constituyen árboles filogenéticos o cladogramas.
16. Mediante el análisis de múltiples caracteres, los biólogos construyen hipótesis de relaciones de parentesco que pueden dar origen a diversos cladogramas. En tales casos, se escoge el más parsimonioso. Cada punto de ramificación contiene las características de un ancestro hipotético e indica un evento cladogenético (separación de dos linajes evolutivos). Cada nodo, junto con las especies derivadas de esa ramificación, es una unidad histórica y constituye un grupo monofilético.
17. Los taxa parafiléticos incluyen al ancestro común de todos los organismos que posee el taxón, pero excluye a uno o más de sus descendientes; los polifiléticos agrupan a especies descendientes de distintos ancestros. Los cladistas no consideran válidos estos tipos de taxa, ya que no representan unidades históricas.

Otras escuelas sistemáticas

18. La escuela feneticista argumenta que una clasificación es tanto más informativa cuanto mejor refleja la similitud global de un grupo de especies. Representa sus hipótesis de clasificación por medio de fenogramas, que no necesariamente coinciden con la filogenia de un grupo. Desarrollaron una gran cantidad de metodologías que constituyen la taxonomía numérica.
19. La escuela evolucionista sostuvo durante años que una clasificación debe considerar tanto las relaciones de parentesco como la similitud fenotípica global, evitando los agrupamientos polifiléticos pero aceptando tanto grupos monofiléticos como parafiléticos. Sostiene que la divergencia morfológica de un linaje como consecuencia de la conquista de un nuevo nicho ecológico debe estar reflejada en la clasificación.
20. La escuela cladista es la más aceptada por los biólogos. Sin embargo, aunque sus clasificaciones presentan una consistencia lógica más robusta y menos subjetiva que las otras escuelas, es importante recordar que sus clasificaciones son hipótesis históricas perfectibles, realizadas sobre un conocimiento incompleto del mundo natural.

La sistemática molecular

21. La electroforesis y la secuenciación de proteínas aportaron las primeras soluciones en la búsqueda de marcadores universales del cambio evolutivo. La aparición de los métodos de secuenciación de los ácidos nucleicos, hibridación del DNA y análisis de los polimorfismos de fragmentos de restricción permitieron buscar homologías en el nivel de los ácidos nucleicos.
22. Los neutralistas propusieron usar la acumulación de cambios en las secuencias de aminoácidos de ciertas proteínas como un reloj molecular de la evolución. Usando la cantidad de diferencias acumuladas en la secuencia de aminoácidos de ciertas proteínas, este método permitió estimar el tiempo de divergencia entre un par de especies. La velocidad del cambio estimado por el reloj molecular varía de acuerdo con la importancia de cada proteína en el organismo y también en relación con la funcionalidad de sus diferentes partes. Posteriormente, el método del reloj molecular se aplicó a los cambios en las secuencias de DNA y RNA.
23. El desarrollo de técnicas robotizadas de secuenciación condujo a la acumulación masiva de secuencias biológicas en bases de datos de genes, proteínas y genomas completos. En la actualidad, la secuenciación de genomas de organismos procariontes se realiza de rutina. En respuesta a la enorme masa de información generada surgió la bioinformática, un enfoque multidisciplinario que combina elementos de la biología, la química, la matemática, la física, la ingeniería y la computación.
24. Dentro de la bioinformática, la genómica comparada, la filogenómica (la utilización de herramientas filogenéticas para analizar la información contenida en los genomas) y la proteómica (estudio comparativo de conjuntos de proteínas) se están transformando en respuestas eficientes para problemas sistemáticos de difícil solución.

La clasificación de los reinos y los dominios

25. Cuando Linneo implementó su sistema de clasificación, se aceptaba la existencia de sólo dos reinos: el de los animales y el de las plantas. A fines del siglo XIX, Ernst Haeckel propuso la construcción de un tercer reino constituido por microorganismos. En 1956, Herbert Copeland propuso la creación de un reino para las bacterias, y en 1959, Robert Whittaker propuso un reino para los hongos.
26. La clasificación actual abarca cinco reinos: Monera (bacterias), Protoctista o Protista (algas, protozoos, mohos del limo y otros organismos acuáticos y parásitos menos conocidos), Fungi (líquenes y hongos), Animalia (vertebrados e invertebrados) y Plantae (musgos, helechos, coníferas y plantas con flor).
27. En 1977, Carl Woese propuso los tres dominios Bacteria, Archaea y Eukarya. Los dos primeros resaltan las diferencias entre procariontes, pero no todos los taxónomos aceptan este principio clasificatorio.

Cuestionario

1. Durante mucho tiempo, los tres grandes grupos de simios (orangutanes, chimpancés y gorilas) se clasificaron en función de sus características morfológicas generales. De esta forma, los simios asiáticos y los simios africanos eran incluidos en una misma familia, la de los Póngidos, y los humanos eran los únicos integrantes de la familia de los Homínidos. Sin embargo, estudios genéticos posteriores revelaron que el ancestro común de los humanos y los simios africanos es mucho más reciente que el de estos últimos y los simios asiáticos.
   a. ¿Qué tipo de grupo forman entonces los simios africanos y los asiáticos?
   b. ¿Cómo se debería armar el grupo para que sea monofilético?

2. "En sus remotas páginas está escrito que los animales se dividen en (a) pertenecientes al Emperador, (b) embalsamados, (c) amaestrados, (d) lechones, (e) sirenas, (f) fabulosos, (g) perros sueltos, (h) incluidos en esta clasificación, (i) que se agitan como locos, (j) innumerables, (k) dibujados con un pincel finísimo de pelo de camello, (l) etcétera, (m) que acaban de romper el jarrón, (n) que de lejos parecen moscas". Esta clasificación de los animales, atribuida a una enciclopedia china titulada *Emporio celestial de conocimientos benévolos*, es mencionada por Jorge Luis Borges en su ensayo *El idioma analítico de John Wilkins* (1952). ¿Cómo se puede relacionar este párrafo con la problemática planteada en este capítulo?

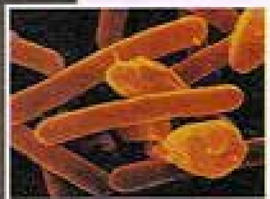
3. Los taxa generados por los estudios cladísticos, ¿son meras construcciones mentales o representan unidades históricas en el mundo de los seres vivos? ¿Por qué?

4. El método del reloj molecular es una herramienta poderosa para estimar los tiempos de divergencia de las especies. Sin embargo, como todo modelo, presenta algunas limitaciones. ¿Cuáles?

5. Los biólogos han propuesto distintas definiciones de especie que por lo general se ajustan a las necesidades impuestas por sus respectivas áreas de estudio. Por ejemplo, la definición ecologista considera a la especie un linaje que ocupa una zona adaptativa mínima, diferente de la ocupada por otros linajes en su rango y que evoluciona separadamente de todos los linajes fuera de su rango (Leigh Van Valen, 1976). La definición evolutiva, en cambio, la define como un linaje que evoluciona separadamente de otros y que posee una tendencia y un papel evolutivo unitario propios (Georges G. Simpson, 1961). Plantee algunas críticas a estas definiciones.

Sección 5 / Situación problemática 1
Determinación de especímenes

Capítulo 24



Bacteria y Archaea: los procariontes

Hoy vivimos en la "edad de las bacterias". Nuestro planeta ha estado siempre en la "edad de las bacterias" desde que los primeros fósiles –de bacterias, por supuesto– fueron sepultados en rocas hace más de 3.500 millones de años. Bajo cualquier criterio posible, razonable u honesto, las bacterias son, y han sido siempre, la forma de vida dominante sobre la Tierra.

STEPHEN J. GOULD

Los procariontes no sólo son los organismos más antiguos, sino también los más abundantes. En el agua y en el suelo se cuentan en millones por gramo. Colonizan todos los ambientes del planeta y cumplen una función clave en los ciclos biogeoquímicos de los elementos (véase cap. 49, Los movimientos de sustancias inorgánicas: los ciclos biogeoquímicos). Aunque presentan una morfología y una organización celular uniforme, los procariontes conforman un grupo con amplia diversidad estructural y metabólica, por lo que incluye dos dominios diferentes, Bacteria y Archaea (fig. 24-1). A lo largo de este capítulo analizaremos las principales características celulares y fisiológicas del grupo.

Los dueños del planeta

Como vimos en el capítulo 1, muy temprano en la historia de la Tierra, diversas macromoléculas, algunas de las cuales tenían capacidad de autoduplicación, se organizaron formando sistemas que tras un largo proceso de complejización dieron origen a las primeras células sencillas. Según los registros fósiles, esto ocurrió hace unos 3.800 millones de años, cuando las condiciones del planeta eran muy diferentes de las actuales. En un ambiente cálido y reductor, con una atmósfera sin O_2 y compuesta de CO_2, nitrógeno, hidrógeno y vapor de agua, es probable que esos primeros microorganismos hayan sido termófilos (amantes del calor), anaerobios obligados, fotosintetizadores y/o fermentadores, como las actuales bacterias fotosintéticas anoxigénicas, las metanogénicas y las reductoras de sulfatos que describiremos más adelante. Recién 1.500 millones de años después se originaron las cianobacterias, cuyo sistema de fotosíntesis libera O_2. Y tras otros 1.000 millones de años evolucionaron los primeros eucariontes a partir de procesos de endosimbiosis de distintos procariontes. Esto significa que dos tercios de la historia de la vida sobre la Tierra estuvo dominada exclusivamente por los procariontes. Durante ese período, los microorganismos cambiaron radicalmente las condiciones ambientales de la superficie del planeta, mediante dos consecuencias del proceso de fotosíntesis: absorbieron CO_2 de la

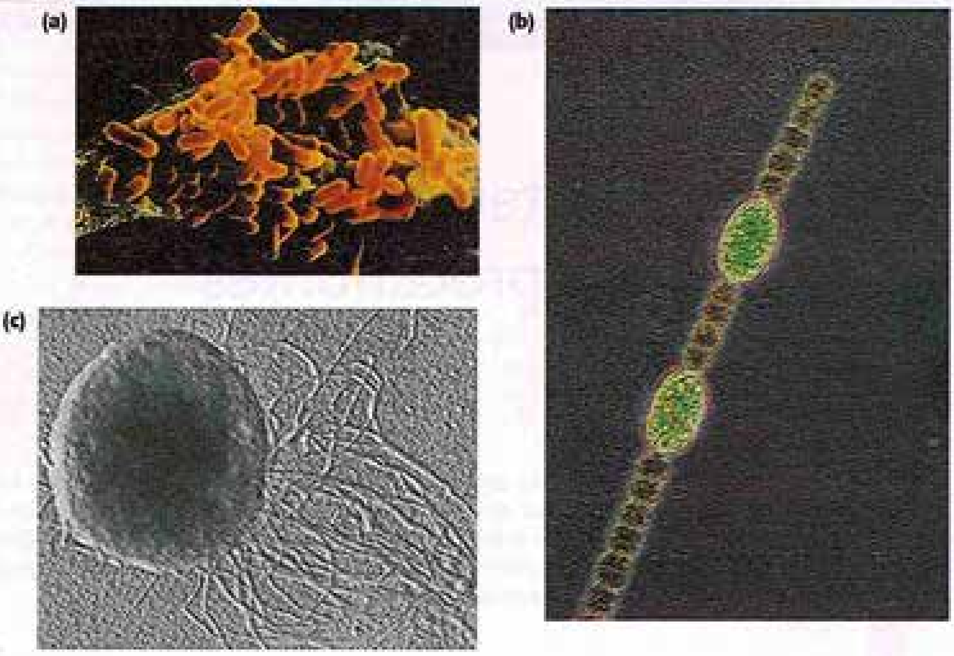


FIG. 24-1. GALERÍA DE BACTERIAS. ***(a)*** Rickettsia prowazekii *(cocobacilos de aproximadamente 0,5 - 3 µm) que causa el tifus epidémico. Es transmitida a través de los piojos de los seres humanos y, en condiciones de hacinamiento, un gran número de personas pueden infectarse rápidamente. Se han perdido más vidas humanas por esta enfermedad que por cualquier otra infección, con excepción de la malaria. En las dos guerras mundiales, el tifus mató o causó padecimientos a cientos de miles de personas.* ***(b)*** *Filamentos de células de una cianobacteria de agua dulce del género* Anabaena. *Cuando la concentración de nitratos es muy pequeña, ciertas células, como las dos más grandes del filamento, se diferencian y se especializan en células fijadoras de nitrógeno que no realizan fotosíntesis.* ***(c)*** Methanococcus jannischii, *integrante del grupo de las Archaea.*

atmósfera, lo que permitió reducir la temperatura por disminución del efecto invernadero (véase cap. 49, ensayo 49-3) y produjeron suficiente O_2 como para oxidar la corteza mineral y elevar la concentración atmosférica del O_2, hasta alcanzar el 21% actual. En tantos millones de años y a través de tan profundo cambio ambiental, los procariontes se diversificaron enormemente hasta alcanzar la sorprendente variedad de metabolismos que presentan en la actualidad, lo cual les permitió colonizar todo tipo de ambientes, aun los más extremos. Los océanos cubren las tres cuartas partes del planeta con una profundidad media de 4.000 m. Cada litro de agua de mar contiene alrededor de mil millones de bacterias. Un suelo fértil contiene hasta 1.000 millones de bacterias por gramo. En el tubo digestivo humano se pueden encontrar más bacterias que el total de seres humanos que habitaron la Tierra.

Un lugar en la historia natural

Como vimos, la clasificación de los seres vivos se remonta al siglo IV a. C., a la época de Aristóteles, en la que los organismos se agrupaban en sólo dos categorías: plantas y animales. Esta clasificación fue cambiando lentamente a lo largo de los siglos y sólo incorporó a los microorganismos mucho tiempo después, naturalmente, cuando estos seres hasta entonces invisibles se observaron y caracterizaron. En el siglo XVII, Antonie van Leeuwenhoek, con la ayuda de un microscopio construido por él mismo (véase cap. 2, ensayo 2-1), observó gotas de agua de lluvia y muestras de saliva tomadas de su boca y describió protozoos y bacterias bajo el nombre de "animálculos" (diminutivo de animal).

Durante el siglo XVIII, con la incorporación de las clasificaciones de Linneo y sus discípulos, los para entonces abundantes "animales microscópicos" descubiertos comenzaron a ordenarse en forma más sistemática (fig. 24-2). Estudios cada vez más detallados permitieron diferenciar unos grupos de otros con creciente precisión. A mediados del siglo XIX, las bacterias se ubicaron en un nuevo reino. Como vimos en el capítulo 23, Haeckel, en 1866, construyó una clasificación basada en tres reinos: el reino Protista, constituido por microorganismos con núcleo (algas, protozoos y hongos) y organismos sin núcleo (bacterias), el reino Plantae y el reino Animalia.

Más tarde, en 1937, el biólogo marino francés Edouard Chatton (1883-1947) propuso distinguir dos grandes reinos: estableció el reino Procarionte para diferenciar a los protistas sin núcleo (bacterias y cianobacterias) de todos aquellos organismos cuyas células tenían núcleo, a los que llamó Eucariontes.

En 1956, H. Copeland propuso un sistema de clasificación que comprendía cuatro reinos: plantas, animales, protistas y los procariontes, estos últimos agrupados en el reino Monera. Posteriormente, en 1969, R. Whittaker, separó los hongos de las plantas y los ubicó en un quinto reino: Fungi.

Ensayo 24-1

En la búsqueda de agentes causales de enfermedad

La búsqueda de una relación entre los microorganismos y las enfermedades se remonta al siglo XIII, cuando el filósofo inglés Roger Bacon (1214-1292) postuló que la enfermedad era producida por "criaturas invisibles". Recién cuatro siglos después, Antonie van Leeuwenhoek observó y describió los primeros "animálculos" con el microscopio que él mismo había diseñado. Como vimos en el capítulo 1, el advenimiento de la microscopía llevó a que se reavivara con fuerza la creencia en la generación espontánea de los microorganismos simples. Fue entonces cuando, con los experimentos del naturalista italiano Lazaro Spallanzani (1729-1799), y posteriormente con los trabajos del químico francés Louis Pasteur (1822-1895), se pudo refutar definitivamente esta idea. Pasteur demostró además el papel de los microorganismos (levaduras y bacterias) en los fenómenos de fermentación y desarrolló las primeras vacunas contra el ántrax y la rabia. El médico y bacteriólogo alemán Robert Koch (1843-1910) identificó el papel del *Bacillus anthracis* en el carbunco o ántrax y aisló el bacilo de la tuberculosis (*Mycobacterium tuberculosis*); pero además desarrolló los métodos de cultivo in vitro y los postulados de la microbiología clínica que permiten comprender los procesos básicos involucrados en las enfermedades infecciosas.

La clasificación de los procariontes

La clasificación taxonómica de los procariontes, denominados corrientemente bacterias (del griego *baktérion*, "pequeño palo"), sigue el sistema binomial de Linneo y hasta hace poco tiempo su desarrollo estuvo limitado por cuestiones técnicas relacionadas con su tamaño.

Las ramas principales de la clasificación se fundaron sobre caracteres fenotípicos generales como la morfología y algunas características relacionadas con la respuesta frente a ciertas técnicas de tinción, como la coloración de Gram, que describiremos más adelante en este capítulo. Más tarde se incorporaron sus capacidades bioquímicas y metabólicas como criterios clasificatorios. Así, se estructuraron árboles de asociaciones entre microorganismos de acuerdo con sus vías de obtención de energía y tipos de nutrición (fotótrofos, quimiolitótrofos, quimioheterótrofos), condiciones fisicoquímicas de vida (aerobiosis, anaerobiosis, pH, etc.), capacidades para utilizar diferentes fuentes de carbono, nitrógeno y azufre por oxidación o fermentación. Durante décadas, toda esa información se condensó en un manual de sistemática bacteriológica (*Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*), la publicación de referencia en taxonomía bacteriana (ensayo 24-1, *En la búsqueda de agentes causales de enfermedad*).

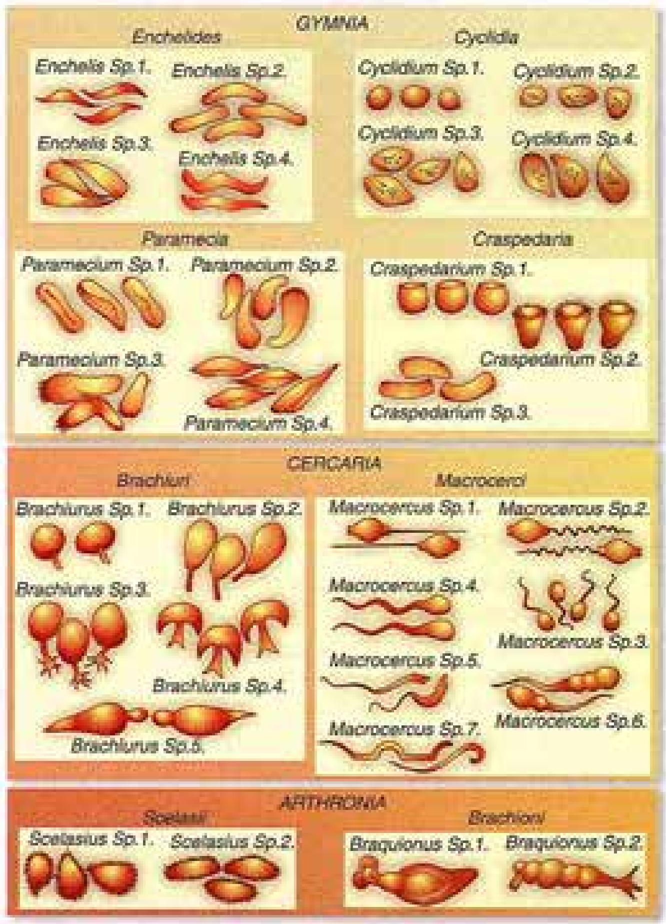


FIG. 24-2. ANIMÁLCULOS CLASIFICADOS POR PRIMERA VEZ EN 1752, SEGÚN LA SISTEMÁTICA DE LINNEO.

La aplicación de técnicas moleculares, como el aislamiento, la amplificación y la secuenciación de ácidos nucleicos de muestras ambientales, produjeron cambios radicales en la manera de estudiar los microorganismos y entender sus relaciones filogenéticas. Carl R. Woese y sus colaboradores utilizaron las similitudes y las diferencias entre secuencias del rRNA 16S (RNA ribosómico de la subunidad pequeña) de los microorganismos como una medida de la distancia evolutiva entre diferentes grupos taxonómicos. Estos estudios mostraron resultados sorprendentes. Entre las bacterias había grupos de organismos tan alejados entre sí desde el punto de vista filogenético como de los eucariontes (ensayo 24-2, *La tercera forma de vida*).

Tras millones de años de evolución y selección natural, cada grupo ha acumulado muchas diferencias. En la actualidad ya no se concibe a los procariontes como un grupo monofilético. En 1990, Woese propuso que existen tres linajes evolutivos –o dominios– diferentes: *Archaea*, *Bacteria* y *Eukarya* (fig. 24-3a).

Sólo uno de estos linajes, Eukarya, es eucarionte y contiene a todos los organismos con células con núcleo: protistas, hongos, plantas y animales. A pesar de que Archaea y Bacteria son estructuralmente procariontes, en el aspecto molecular son tan diferentes uno de otro como cada uno lo es de Eukarya.

Las relaciones filogenéticas entre estos tres dominios están sujetas a discusiones. Las ideas más aceptadas sobre la base de estudios bioquímicos y genéticos sostienen que la línea de los eucariontes surgió por unión simbiótica de dos o más células procariontes y que la línea de Archaea es-

ENSAYO 24-2
La tercera forma de vida

En la década de 1970, Carl Woese, al analizar la distancia filogenética entre grupos bacterianos mediante la técnica de comparación de fracciones 16S de rRNA, solicitó a R. Wolfe, líder del grupo que estudiaba bacterias metanogénicas en la Universidad de Illinois, uno de sus cultivos para incluirlo en sus estudios. Después del primer intento de extracción y análisis del rRNA, Woese llamó a Wolfe y le explicó que debería repetir el experimento porque, por algún error durante el proceso, la muestra se había contaminado con un RNA de "algo desconocido", no bacteriano. Después del segundo análisis, Woese volvió a llamar a Wolfe y le comentó que la noticia era aún peor que la anterior. Esta vez habían hecho el ensayo con mucho cuidado y el resultado era el mismo. Para Woese, los organismos que contenían los cultivos definitivamente no eran bacterias. Con el tiempo se comprobó que se trataba de una forma de procariontes diferente y evolutivamente distante del grupo de las bacterias. Así nació la división en dos grandes dominios, originalmente denominados Eubacteria y Archaeobacteria, cuyos nombres luego se simplificaron a Bacteria y Archaea, porque la presencia del término "bacteria" en ambos era confuso. Este hallazgo trascendió los ámbitos científicos y poco tiempo después Woese debió brindar una conferencia de prensa. Allí, para dar una idea sencilla y comprensible de su descubrimiento, dijo que había encontrado una "tercera forma de vida".

El árbol de la diversidad de la vida basado en el análisis de las fracciones 16S de rRNA permite concluir que dos tercios de la diversidad corresponde a los procariontes.

El evolucionista Ernst Mayr planteó que la diversidad fenotípica de los procariontes palidece frente a la de los eucariontes que incluye organismos tan disímiles como "medusas, mariposas, dinosaurios, colibríes, levaduras, algas marinas gigantes y secuoyas gigantes". Por lo tanto, deberían pertenecer a un mismo grupo. Carl Woese respondió a esta apreciación haciendo notar que la enorme diversidad microbiana es metabólica y funcional más que morfológica, lo que les permite aprovechar variados hábitats y recursos. ¿Pueden acaso los eucariontes utilizar sulfuro o un pesticida como fuente de alimento, fijar nitrógeno, o crecer en agua hirviendo? Claramente no. La diversidad metabólica procarionte resume la historia de la evolución de la vida sobre la Tierra y en sus estructuras moleculares encierra los pasos seguidos en ese camino.

tá más ligada a la de Eukarya que a la de Bacteria. En el cuadro 24-1 se resaltan las diferencias entre *Archaea*, *Eukarya* y *Bacteria*.

La diversidad de los procariontes

El dominio Bacteria

Este dominio está dividido en doce grandes linajes. Los más antiguos incluyen organismos hipertermófilos (que pueden vivir a altas temperaturas) y anaerobios y los más modernos están integrados por bacterias grampositivas (véase Pared celular, en este capítulo), cianobacterias y proteobacterias (o bacterias rojas) que presentan la mayor diversificación fisiológica (cuadro 24-2) (fig. 24-3b).

Como vimos, la clasificación taxonómica de Bacteria se realizó sobre caracteres fenotípicos.

Si bien en general se ha mantenido la nomenclatura histórica, en la actualidad los organismos se han reagrupado de acuerdo con la afinidad entre las secuencias de sus RNA ribosómicos. Esta herramienta permite utilizar un criterio filogenético o evolutivo para separar especies con características fenotípicas similares que carecen de un antecesor común o agrupar organismos de tamaño o morfología diferentes pero con afinidad molecular.

El dominio Archaea

Se conocen dos grandes grupos de Archaea: Crenarqueota, formado principalmente por hipertermófilos, y Euriarqueota, formado por bacterias productoras de metano (metanogénicas) y por bacterias que pueden vivir en concentraciones salinas altas (halófilas). Se ha propuesto un tercer grupo, Korarqueota, pero sus integrantes nunca se han cultivado y se conocen sólo por secuencias 16S de rRNA obtenidas de muestras ambientales.

El dominio Archaea es de reciente creación y se organizó con la agrupación de organismos con similitudes en el aspecto molecular, que a su vez presentan grandes diferencias con los integrantes del dominio Bacteria.

Se supone que no conforman un grupo monofilético y su organización es dificultosa pues siguen apareciendo integrantes nuevos y diversos, de manera que la sistemática del dominio continúa en discusión (cuadro 24-3) (fig. 24-4).

El hábitat de los procariontes

Las formas aerobias y anaerobias de Bacteria han colonizado una inmensa diversidad de hábitats: aguas dulces y salobres, zonas calientes y frías, terrenos fangosos, fisuras de rocas y sedimentos marinos. Algunas incluso han conquistado el aire. Muchas de ellas conviven con otros organismos en el tubo digestivo de insectos, moluscos o mamíferos, en la cavidad oral, las vías urogenitales y respiratorias de mamíferos o en la sangre de vertebrados. También se alojan como comensales, parásitos o simbiontes en órganos luminiscentes de peces y persisten por tiempos prolongados asociadas con raíces y tallos de plantas, con hongos (líquenes) y protozoos. Los procariontes del dominio Bacteria también se encuentran como contaminantes en alimentos como leche, carne, huevos, mariscos refrigerados y alimentos crudos, entre muchos otros.

(a)

(b)

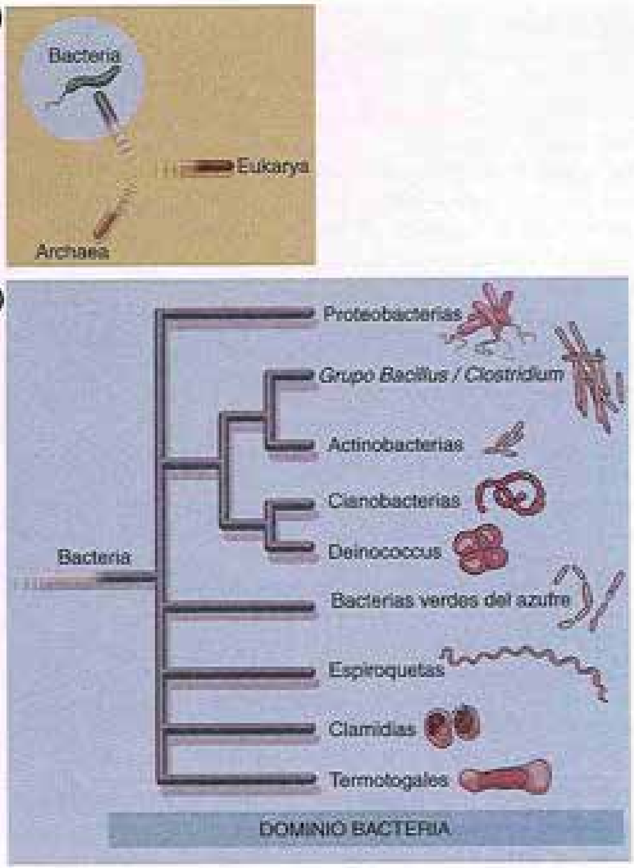


Figura interactiva

FIG. 24-3. RELACIONES FILOGENÉTICAS HIPOTÉTICAS ENTRE LOS GRUPOS DE BACTERIA. ***(a)*** *Relaciones filogenéticas generales entre Bacteria y los demás seres vivos.* ***(b)*** *Relaciones filogenéticas hipotéticas entre algunos grupos de Bacteria. Éste es uno de los posibles árboles que surgen como resultado de análisis moleculares.*

Cuadro 24-1. *La clasificación de los seres vivos en tres dominios*

Bacteria	Células procariontes. Los fosfolípidos de la membrana están formados por ácidos grasos lineales unidos al glicerol por uniones de tipo éster. El RNA ribosómico de la subunidad pequeña de los ribosomas (16S-rRNA) posee un bucle entre las posiciones 500-545 Los ribosomas, compuestos de dos subunidades, tienen un valor de sedimentación de 70S; son similares a los eucariontes pero más pequeños
Archaea	Células procariontes. Los fosfolípidos de la membrana están formados por hidrocarburos largos y ramificados unidos al glicerol por uniones de tipo éter El RNA ribosómico de la subunidad pequeña de los ribosomas (16S-rRNA) tiene una estructura única entre las posiciones 180-197 o 405-498. Los ribosomas, compuestos de dos subunidades, tienen un valor de sedimentación de 70S. Su forma es variable, diferente de la de los ribosomas de bacterias o eucariontes
Eukarya	Células eucariontes. Los fosfolípidos de la membrana están formados por ácidos grasos lineales unidos al glicerol por uniones de tipo éster. El RNA ribosómico de la subunidad pequeña de los ribosomas (18rRNA) difiere de los procariontes entre las posiciones 585-656 Los ribosomas, compuestos de dos subunidades, tienen un valor de sedimentación de 80S

Por su parte, las Archaea tienen adaptaciones que les permiten habitar ambientes con condiciones extremas. Pueden tolerar temperaturas superiores a 100 °C o inferiores a 0 °C, concentraciones salinas muy superiores a las del agua del mar y pH extremos. Se pueden aislar Archaea de aguas surgentes cálidas sulfurosas submarinas, de aguas que rodean zonas de actividad volcánica (hipertermófilos), de lagos salados como el Mar Muerto (halobacterias) y también de aguas muy frías (psicrófilos) (recuadro 24-1, *El interés por las Archaea*). No obstante, viven también en ambientes moderados. Pueden ser aerobias o anaerobias, estrictas o facultativas. Se pueden aislar organismos metanogénicos de sedimentos marinos, de agua dulce y de pantanos (fig. 24-5).

Características de Bacteria y Archaea

Bacteria y Archaea comparten características de tamaño y organización celular: son muy pequeños, unicelulares libres o agregados, sin núcleo definido ni organelas. Como ya se mencionó, las diferencias entre estos dos dominios se centra en la composición molecular de algunas de sus estructuras y en la bioquímica de sus vías metabólicas. A continuación veremos características comunes y diferencias de estos dominios.

El tamaño celular

La célula procarionte es muy pequeña. Si bien varía entre unas décimas y varias centenas de micrómetros de longitud (véase Apéndice 3), en promedio mide de 1 a 30 μm y su volumen es menor de un micrómetro cúbico. Debido a su pequeño tamaño, la célula procarionte puede funcionar con una organización muy simple. La alta relación superficie-volumen favorece un intercambio fluido de nutrientes y productos de excreción entre el citoplasma y el medio que rodea a la célula, a través de la membrana. Ello le permite un desarrollo adecuado de sus funciones aun en ausencia de organelas específicas. Actividades fisiológicas como la respiración y la

Cuadro 24-2. *Algunas características de los grupos más familiares de Bacteria*

Grupo	Ejemplo	Características
Proteobacterias ε	*Helicobacter pylori*	Típicamente infectan células secretoras de moco del intestino de mamíferos y provocan úlceras. En los tejidos tienen forma curva y en los cultivos tienen forma de bacilo
δ	*Desulfovibrio desulfuricans*	Viven en agua de mar, sedimentos marinos y en el suelo. Son importantes en el ciclo del azufre ya que reducen el sulfato a ácido sulfhídrico. Son anaerobios estrictos y tienen forma de bacilos ligeramente curvos
α	*Rhizobium leguminosarum*	Forman nódulos en las raíces de las plantas leguminosas en los que fijan nitrógeno atmosférico. Tienen forma de bacilos
β	*Nitrosomonas europaea*	Viven en el suelo, agua dulce, sobre las superficie de paredes y monumentos, especialmente en áreas con mucha polución. Nitrifican el suelo, oxidando el amonio a nitrito. Tienen forma irregular
γ	*Escherichia coli*	Se encuentran en la flora intestinal de mamíferos y en alimentos. Tienen un papel importante en la nutrición de su hospedador, ya que sintetizan algunas vitaminas. Algunos tipos son patógenos. Se diseminan por medio de los alimentos. Tienen forma de bastón
Grupo *Bacillus* /*Clostridium*	*Bacillus anthracis*	Habitan el tubo digestivo de animales herbívoros (bovinos especialmente) en los que entran en forma de esporas por la vía digestiva, cutánea o respiratoria. Una vez dentro del organismo, la bacteria sale de su estado de letargo y se multiplica, liberando toxinas. Ingresan en el ser humano, en general en medios agrícolas, a través de la piel o por inhalación. Son bacilos rectos que se encuentran aislados o de a pares
Actinobacterias	*Mycobacterium tuberculosis*	Son los agentes causantes de la tuberculosis en el ser humano. La pared celular es muy gruesa y difiere de otros organismos Gram+ y Gram–, aunque regularmente se consideran Gram+. Son bacilos aerobios delgados, rectos o ligeramente curvos
Cianobacterias	*Anabaena variabilis*	Son fotosintéticos, fijadores de nitrógeno. Establecen asociaciones simbióticas con plantas y hongos. Tienen un ciclo de vida complejo y forman filamentos
Deinococcus	*Deinococcus radiodurans*	Son en extremo resistentes a la desecación, a agentes químicos, al daño oxidativo y a las radiaciones, ya que tienen un sistema muy eficaz de reparación de sus cromosomas. Son aerobios, se encuentran dispersos en el aire, aguas dulces y fuentes de aguas calientes. Tienen forma de cocos asociados en tétradas
Bacterias verdes del azufre	*Chlorobium vibrioforme*	Son anaerobios; utilizan el azufre como dador de electrones. Viven en lodos, aguas dulces y salobres, bajo capas de otros organismos fotótrofos, en sedimentos marinos. Forman filamentos espiralados
Espiroquetas	*Treponema pallidum*	Causan la sífilis, enfermedad estrictamente humana. Son bacterias largas con forma espiral que no se tiñen con la coloración de Gram
Clamidias	*Chlamydia pneumoniae*	Parásitos intracelulares obligados de mamíferos y aves. Tienen forma de cocos
Termotogales	*Thermotoga maritima*	Viven en medios marinos, en fuentes hidrotermales o en medios terrestres. Soportan temperaturas cercanas a los 80°C. Tienen forma de bastones rodeados por una túnica

fotosíntesis tienen lugar sobre la membrana plasmática o sobre sus invaginaciones.

Morfología celular

Las Bacteria exhiben cierta diversidad de formas celulares, entre las que se pueden mencionar **cocos** (pequeñas esferas) como *Streptococcus* o *Staphylococcus*, **cocobacilos**, de forma ovoide, **bacilos** (cilindros rectos) como *Escherichia* o *Pseudomonas*, que pueden presentar una longitud y un espesor variables (redondeados, romos, bifurcados), **espirilos** y **espiroquetas**, dos formas diferentes de células espirales alargadas, **vibriones** (bastones curvos con forma de coma) como *Vibrio*; filamentosos como *Beggiatoa*, cianobacterias o actinomicetos. Algunos organismos, como *Mycoplasma*, pueden cambiar su forma pues carecen de pared celular (fig. 24-6).

Las formas más frecuentes de Archaea son los bacilos, que pueden ser rectos, curvos, helicoidales o con bifurcaciones, y los cocos que

Recuadro 24-1

El interés por las Archaea

El descubrimiento de vida en ambientes extremos generó un enorme interés en microbiólogos y bioquímicos que se abocaron a descifrar el metabolismo de los fascinantes microorganismos *extremófilos* que, contra toda expectativa, ocurre en condiciones extremas de temperatura, salinidad, acidez o presión. Parte del interés en estos organismos radica en las posibles aplicaciones tecnológicas de sus enzimas –las extremozimas–, que pueden funcionar en condiciones en las que cualquier otra proteína se desnaturalizaría. Una de las aplicaciones más generalizadas es el uso de la DNA polimerasa *Taq polimerasa*, obtenida del termófilo *Thermus aquaticus*. Con el uso de esta enzima termorresistente se pudo desarrollar la técnica de reacción en cadena de la polimerasa (PCR) (véase cap. 9, fig. 9-15), que implica ciclos sucesivos de copiado de DNA y separación de las cadenas por calentamiento.

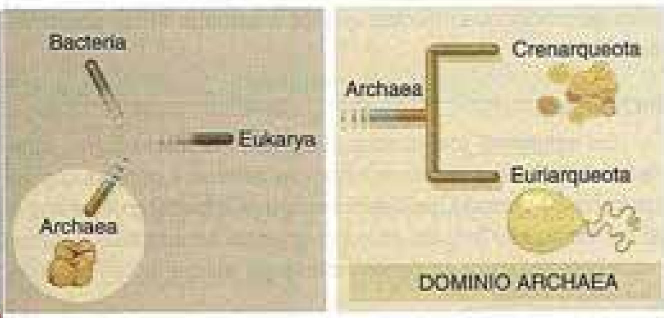


FIG. 24-4. RELACIONES FILOGENÉTICAS HIPOTÉTICAS ENTRE LOS GRUPOS DE ARCHAEA. (a) *Relaciones filogenéticas generales entre Archaea y los demás seres vivos.* ***(b)*** *Relaciones filogenéticas hipotéticas entre los principales grupos de Archaea.*



FIG. 24-5. BACTERIAS TERMÓFILAS. *Viven a 92 °C, temperatura próxima al punto de ebullición del agua. En la fotografía se muestra una fuente termal hirviente, la "Grand Prismatic Spring", en el Parque Nacional de Yellowstone, en Wyoming, Estados Unidos. Los pigmentos carotenoides de las bacterias termófilas y cianobacterias, que aquí crecen densamente, tiñen los canales de escape con un color anaranjado parduzco.*

pueden ser esferas regulares o irregulares, lobuladas o no. Algunas especies crecen agrupadas en tétradas o colonias.

Organización celular

En la célula procarionte se pueden diferenciar:

- El medio interno o citoplasma, una solución acuosa que contiene, entre otros componentes, el material genético (DNA), los ribosomas e inclusiones.
- Una envoltura, formada por la membrana plasmática, la pared celular y la cápsula.
- Apéndices externos, como los flagelos, las fimbrias y los pili.

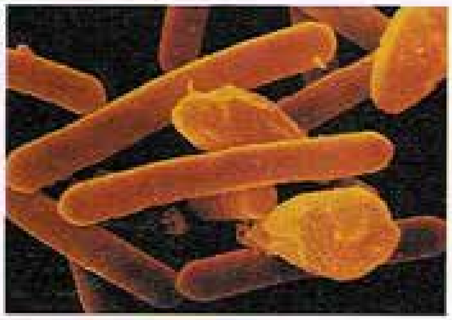
Material genético

Como vimos, una característica distintiva de la célula procarionte es la ausencia de un núcleo diferenciado que contenga el material genético. El genoma procarionte está formado por una única molécula circular de DNA de doble cadena, libre en el citoplasma, que constituye un cromosoma único. El DNA se encuentra superenrollado y forma el nucleoide (véase cap. 1, fig. 1-12) y puede observarse con algunas tinciones o por microscopia electrónica. Además del cromosoma, puede haber una o más moléculas pequeñas de DNA circular, los plásmidos (véase cap. 13, Los plásmidos y la conjugación). Bacteria y Archaea muestran pequeñas diferencias en la estructura y funcionamiento de su material genético, de sus RNA polimerasas y de sus procesos de síntesis de proteínas (véase cap. 10).

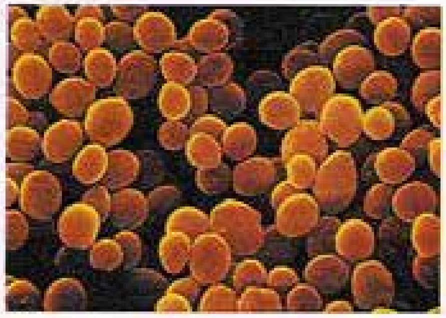
Cuadro 24-3. *Algunas características de los dos grandes grupos de Archaea*

Grupo	Ejemplos	Características
Euriarqueota	*Methanopyrus kandleri* *Pyrococcus abyssi* *Methanococcus jannaschii* *Thermoplasma acidophilum* *Halobacterium halobium*	Presentan un espectro de metabolismos muy diferentes y están adaptadas a medios muy variados: las hay termófilas, termófilas extremas, mesófilas y halófilas. Habitan fuentes hidrotermales profundas, sedimentos acuáticos, suelos, estiércol, tubo digestivo de animales, conservas de alimentos salados, etc.
Crenarqueota	*Thermoproteus tenax* *Pyrodictium abyssi* *Sulfolobus solfataricus*	Viven en aguas geotermales calientes, ricas en azufre, fuentes calientes ácidas y también en suelos con azufre. La mayoría son termófilas extremas, anaerobias estrictas. Muchas son acidófilas

(a)



(b)



(c)

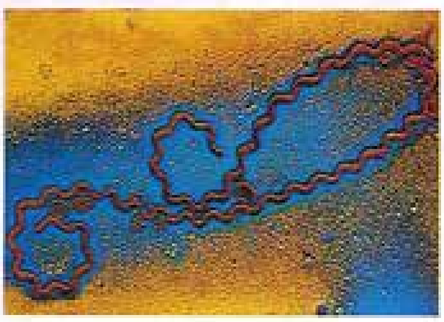


FIG. 24-6. DIVERSIDAD DE FORMAS DEL DOMINIO BACTERIA. ***(a)*** *Los bacilos de* Clostridium botulinum*, causante de intoxicaciones alimentarias graves, secretan una toxina mortal. Las formas abultadas que se observan son estructuras de resistencia que le permiten sobrevivir en condiciones adversas. También tienen forma de bacilos las bacterias que causan difteria (*Corynebacterium diphtheriae*) y tuberculosis (*Mycobacterium tuberculosis*), así como la familiar* E. coli*.* ***(b)*** *Las minúsculas células de* Micrococcus luteus*, que se muestran aquí, como muchas otras bacterias, tienen forma de cocos. Entre ellas se incluye* Streptococcus pneumoniae*, uno de los agentes responsables de neumonía bacteriana;* Streptococcus lactis*, que se usa en la producción comercial de queso, y* Nitrosococcus*, bacteria del suelo que oxida amoníaco a nitrato.* ***(c)*** *Las espiroquetas del género* Leptospira *infectan a muchos animales salvajes y pueden transmitirse al hombre a través de las ratas y causar leptospirosis. Esta espiroqueta mide 500 micrómetros de largo, un tamaño enorme para un procarionte.* Treponema pallidum*, otra espiroqueta, es el agente causante de la sífilis. Los espirilos enrollados helicoidalmente son menos comunes que los cocos y los bacilos. La forma de las células es característica de cada especie bacteriana, con la excepción de algunas especies que pueden variarla.*

Ribosomas

Una célula bacteriana puede tener 10.000 ribosomas que se agrupan en polirribosomas a lo largo de moléculas de mRNA y le dan al citoplasma un aspecto granular (véase cap. 10, fig. 10-14). Cada ribosoma pesa 70S (S por unidades Svedberg de sedimentación en la ultracentrífuga) y está formado por dos partículas, una de 30S y otra de 50S. La menor contiene una fracción de rRNA de 16S y 21 proteínas, mientras que la mayor tiene dos fracciones de rRNA, una de 23S y otra de 5S y 34 proteínas (véase cap. 10, fig. 10-11).

Existen algunas diferencias entre los ribosomas de Bacteria y Archaea. Los de Bacteria no son sensibles a la toxina diftérica, mientras que los de Archaea muestran formas variables. La diferencia más importante que sustenta la separación de estos grupos en dominios distintos está en la secuencia de bases nitrogenadas de sus fracciones 16S del rRNA (véase cuadro 24-1).

Uno de los fundamentos de la teoría endosimbiótica, que considera a las mitocondrias y a los cloroplastos como simbiontes de la célula eucarionte, es que estas organelas tienen ribosomas propios de 70S, típicos de procariontes, mientras que los eucariontes tienen ribosomas de 80S.

Inclusiones

Las inclusiones son gránulos que pueden ocupar una gran parte de la célula. Algunos contienen sustancias de reserva como glucógeno (polímero de glucosa), polibetahidroxibutirato (lípidos), polifosfatos o azufre elemental. También poseen pigmentos fotosintéticos. Algunos procariontes acuáticos contienen vesículas de gas que actúan como órganos de flotación.

Membrana plasmática

En el dominio Bacteria, la membrana plasmática es similar a la de los eucariontes (véase cap. 2, Los límites de la célula). Tiene una doble capa lipídica, compuesta por fosfolípidos de ácidos grasos lineales unidos al glicerol por uniones de tipo éster (fig. 24-7). La diferencia con la membrana de la célula eucarionte es que las membranas de Bacteria no contienen colesterol ni otros esteroides.

En el dominio Archaea, los lípidos polares están formados por hidrocarburos largos y ramificados de tipo isoprenoide, unidos al glicerol por uniones de tipo éter (fig. 24-8). La membrana puede consistir en una bicapa, si los lípidos se unen a un solo glicerol, o en una monocapa más rígida, si los lípidos se unen a un glicerol por cada extremo. Esta composición permite a las Archaea habitar ambientes extremos (hipertermofilia). Al igual que en el caso de Bacteria, la membrana de Archaea tampoco contiene colesterol.

Pared celular

Como vimos en el capítulo 3, la mayor concentración de moléculas o solutos en el citoplasma genera un desequilibrio osmótico permanente, que impulsa el ingreso continuo de agua en las células.

En los procariontes, la pared celular que rodea a la membrana plasmática impide el aumento de volumen. El ingreso de agua produce un aumento de la presión interna, conocido como presión de turgencia. La pared celular proporciona contención externa a la membrana plasmática y le da la forma y la rigidez a la célula.

En el dominio Bacteria, la pared está constituida por peptidoglucano o mureína, una sustancia exclusiva de los procariontes (fig. 24-9).

La estructura y el grosor de la pared define dos grupos de microorganismos que se diferencian por su respuesta a la *coloración de Gram* (recuadro 24-2, *Bacterias patógenas*). Las Bacteria grampositivas tienen una pared más gruesa con ácidos teicoicos en el exterior (fig. 24-10). Las gramnegativas tienen una pared más delgada y

Recuadro 24-2

Bacterias patógenas

Los procariontes patógenos representan una pequeña proporción de las bacterias. Algunos producen toxinas que pueden ser de dos tipos: endotoxinas y exotoxinas. Las endotoxinas son lipopolisacáridos asociados con la membrana externa de bacterias gramnegativas. Cuando la bacteria muere y se lisa, las toxinas liberadas se unen a las células del sistema inmunitario del hospedador y causan fiebres, vómitos y diarreas, como ocurre en las infecciones producidas por especies de *Salmonella*, *Shigella* o *Escherichia*. Las exotoxinas son proteínas secretadas por la bacterias grampositivas. Son muy tóxicas pero no causan fiebre. Entre las bacterias que producen exotoxinas se encuentran las responsables del tétanos (*Clostridium tetani*), el botulismo (*Clostridium botulinum*) y el cólera (*Vibrio cholerae*). Algunas enfermedades son el resultado de la reacción del cuerpo contra el patógeno. En la neumonía provocada por *Streptococcus pneumoniae* la infección ocasiona una sobreproducción de líquido y de células en los sacos aéreos de los pulmones que interfiere el proceso respiratorio.

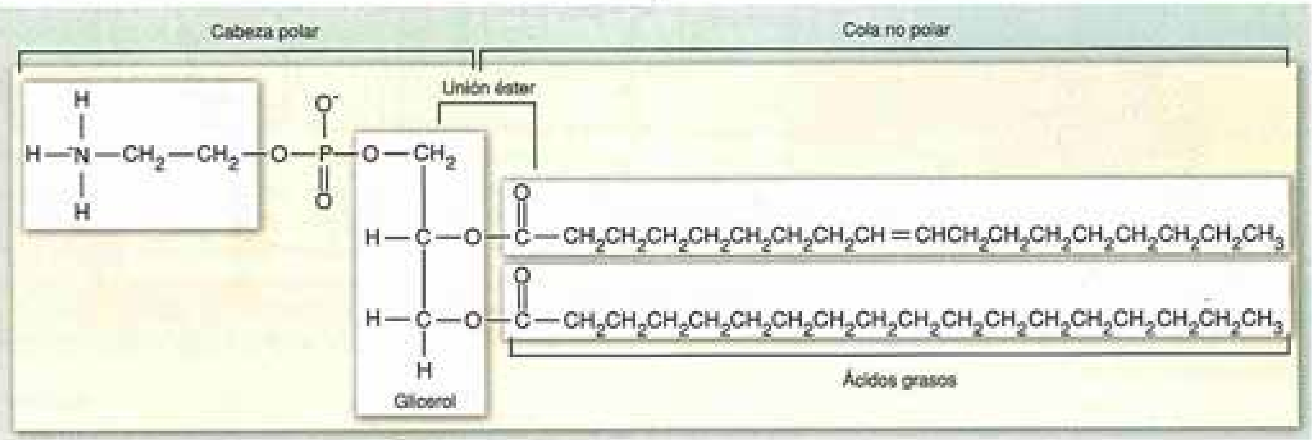


FIG. 24-7. ESQUEMA DE MEMBRANA DE BACTERIA. *Los ácidos grasos se unen al glicerol por unión de tipo éster.*

Galería de imágenes

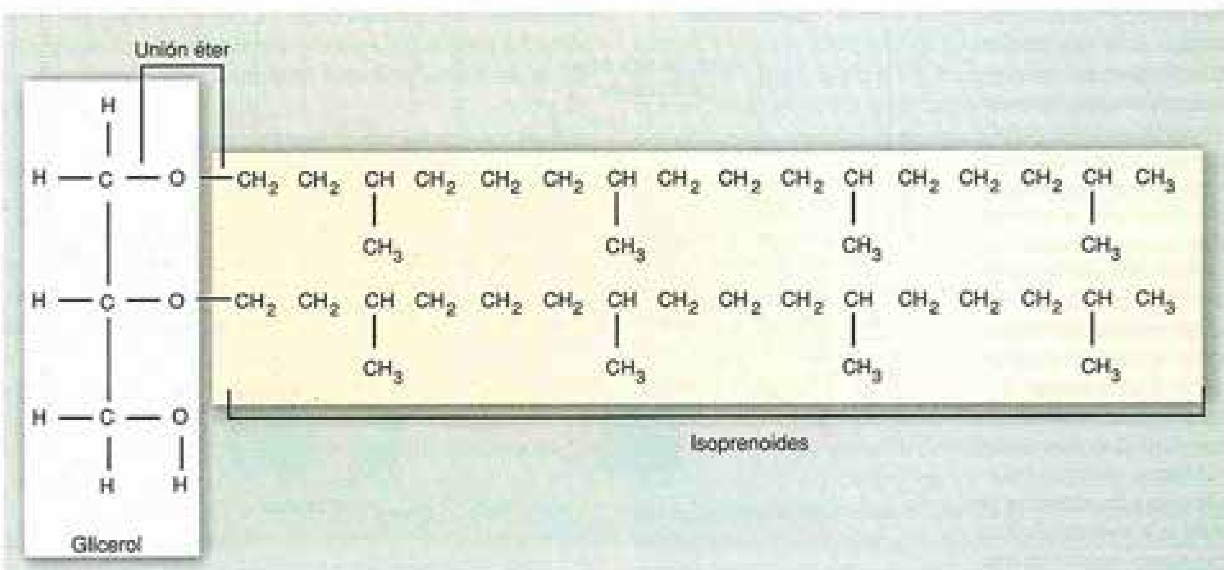


FIG. 24-8. ESQUEMA DE MEMBRANA DE ARCHAEA. *Los isoprenoides se unen al glicerol por unión de tipo éter.*

Galería de imágenes

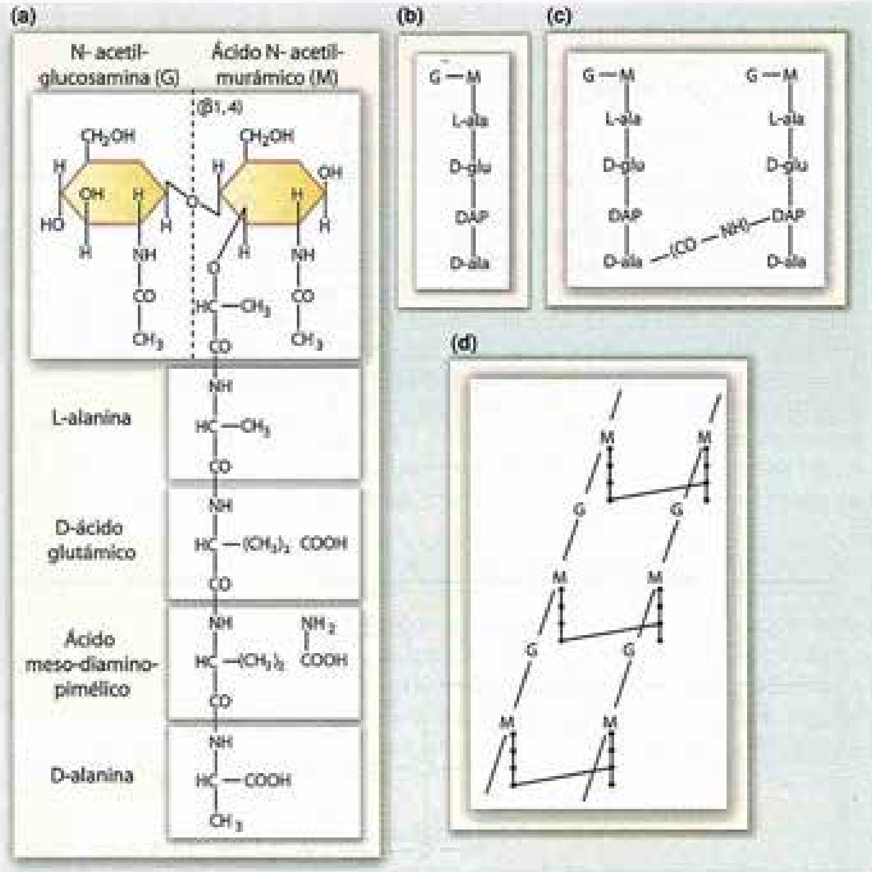
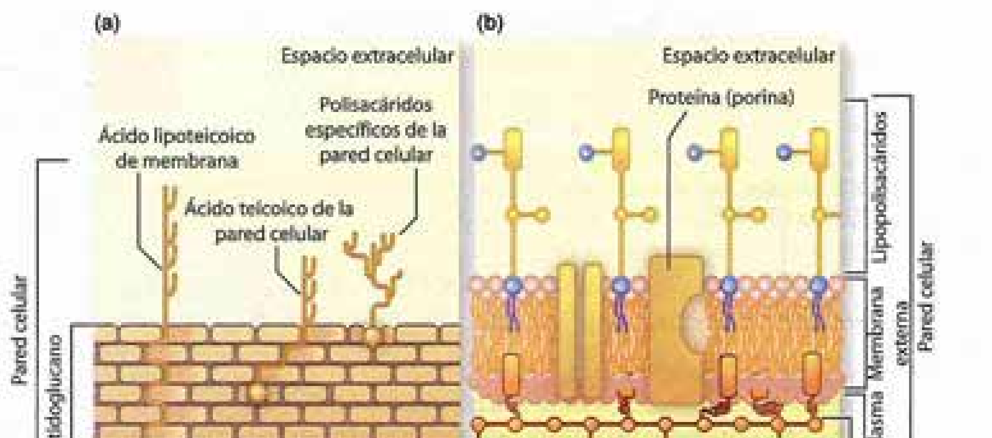


FIG. 24-9. ESQUEMA DE COMPOSICIÓN DE PARED DE BACTERIA. *El peptidoglucano o mureína es una sustancia compuesta por unidades repetitivas de dos derivados de azúcares, N-acetilglucosamina y ácido N-acetilmurámico (glucan), unidos por puentes de cuatro aminoácidos (péptido).* ***(a)*** *Representa la unidad de peptidoglucano. En la parte superior se encuentran los dos derivados de azúcares que forman el glucan.* ***(b)*** *Cadena peptídica.* ***(c)*** *Unión peptídica entre cadenas de unidades adyacentes y* ***(d)*** *una línea de uniones que forman la pared.*



Galería de imágenes

FIG. 24-10. COLORACIÓN DE GRAM. *Las paredes celulares de las bacterias se presentan en dos configuraciones diferentes, fácilmente distinguibles por su capacidad para combinarse firmemente con ciertos colorantes. Esta técnica lleva el nombre del microbiólogo danés Hans Christian Gram (1853-1938) quien, al tratar un preparado microscópico sucesivamente con un colorante violeta, un fijador, alcohol y un colorante de contraste rosado o rojo, descubrió que algunas bacterias aparecían de color violeta y otras de color rosado. Las células que retienen el primer colorante y se tiñen de violeta se llaman grampositivas (G+); las de aspecto rosado, que se tiñen con el segundo colorante –pues el violeta es lavado por el alcohol– se conocen como gramnegativas (G–). Los resultados obtenidos mediante la técnica de coloración de Gram dependen básicamente del espesor de la pared, el tamaño de los poros y las propiedades de permeabilidad de la envoltura celular. La estructura de la pared celular se relaciona también con la susceptibilidad a antibióticos, lo que resulta muy útil en el momento de tratar una infección.* ***(a)*** *La pared de las G+ está formada por una capa homogénea y espesa de peptidoglucano y polisacáridos.* ***(b)*** *En las G–, la pared tiene una capa delgada de peptidoglucano y una capa exterior, la membrana externa, similar a la membrana celular, con lipoproteínas y lipopolisacáridos. El espacio comprendido entre la membrana celular y la membrana externa contiene abundantes enzimas y se llama periplasma.*

por fuera presentan una segunda bicapa lipídica, formada por lipopolisacáridos, que cumple varias funciones. En ella residen las endotoxinas de muchas bacterias patógenas intestinales, los antígenos que permiten identificar esos patógenos y algunas enzimas que actúan sobre los sustratos fuera de la célula. El espacio entre ambas membranas, que contiene a la pared, se llama periplasma y allí se cumplen algunas funciones enzimáticas de hidrólisis y digestión.

Los micoplasmas, que son patógenos intracelulares obligados, carecen de pared.

Las Archaea presentan diversos tipos de pared celular. Algunas contienen seudopeptidoglucano, un polisacárido similar al peptidoglucano de Bacteria, con otros componentes. Otras poseen paredes de proteínas o glucoproteínas, por lo general formando una capa cristalina (capa S) de simetría hexagonal. Como en el caso de las membranas, estas variaciones en la composición química son adaptaciones relacionadas con la resistencia a condiciones ambientales extremas. Las Archaea también pueden presentar, por fuera de la pared, una capa de proteínas y glucoproteínas. Los termoplasmas son un grupo de Archaea que carecen de pared.

Cápsula

Muchos procariontes pueden secretar una capa mucilaginosa de polisacáridos. Cuando es gruesa y rígida se denomina cápsula y cuando es fina y flexible, se llama capa mucosa. También recibe el nombre de glucocáliz. La principal función del glucocáliz sería de adherencia, aunque también se le atribuye importancia en la resistencia a la fagocitosis por parte de otros organismos y de células del sistema inmunitario. Al mismo tiempo se supone que cumple un papel importante en la función de conservar agua y evitar la desecación.

Apéndices

Los *flagelos* son estructuras filamentosas proteicas de 20 nm de diámetro, que le dan movimiento natatorio a la célula. Están compuestos por un cuerpo basal, un gancho o codo y un filamento. El cuerpo basal, formado por varios anillos, está incluido en la membrana plasmática y constituye un verdadero motor rotativo impulsado por la fuerza motriz de protones. El gancho transmite el movimiento rotatorio al filamento helicoidal (fig. 24-11). El flagelo puede girar en ambos sentidos. Sólo tienen flagelos las bacterias móviles. Algunas los tienen en un extremo (flagelos polares) y otras en toda la superficie celular (flagelos perítricos).

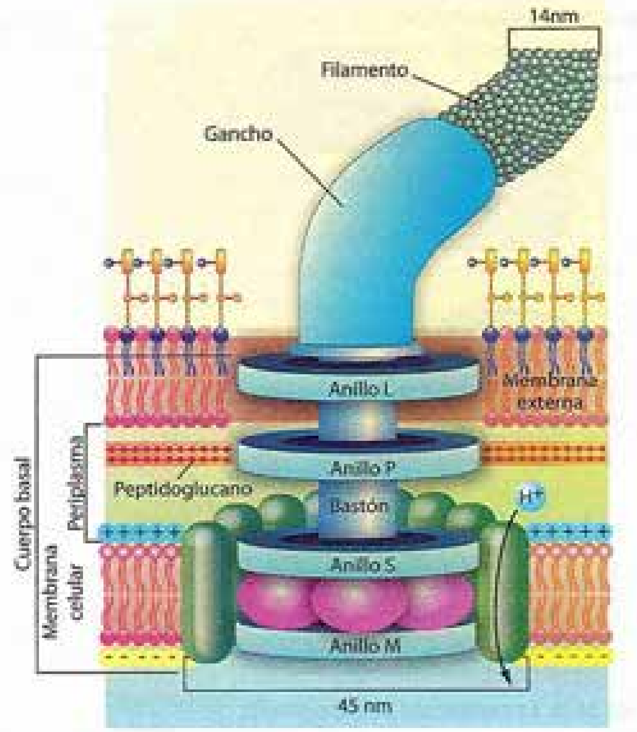


FIG. 24-11. DIAGRAMA DE LA ULTRAESTRUCTURA DE UN FLAGELO. *El cuerpo basal, que amarra el flagelo, está formado por dos pares de anillos que rodean un bastón. Los anillos M, S, P y L están integrados en la membrana celular, el espacio periplasmático, el peptidoglucano y los lipopolisacáridos de la membrana externa. En las bacterias grampositivas sólo existen los anillos M y P. El filamento está constituido por subfibrillas de flagelina que forman una hélice con un centro hueco.*

Las *fimbrias* son estructuras proteicas semejantes a los flagelos, pero mucho más numerosas, más cortas y de menor diámetro. Su función no es la movilidad, sino la adherencia de la célula a superficies inertes y a otras células. Son muy comunes en bacterias gramnegativas, pero también están presentes en algunas grampositivas y en Archaea. Las fimbrias permiten la adhesión a los tejidos, lo que favorece la virulencia en ciertos grupos como *Neisseria gonorrhoeae*, *E. coli* enterotoxigénica o *Streptococcus pyogenes*.

Los *pili* son estructuras similares a las fimbrias, pero más largos y menos numerosos. Su función se relaciona con la conducción del material genético de una célula a otra durante el proceso de conjugación (véase cap. 13, Los plásmidos y la conjugación).

Formación de endosporas

Cuando las condiciones ambientales son desfavorables, algunas especies de Bacteria producen estructuras especiales de resistencia, llamadas **endosporas**. Las endosporas presentan una extraordinaria resistencia al calor, a la desecación, a las radiaciones, a ácidos y a otros agentes químicos. Pueden permanecer muchos años con un metabolismo casi nulo, pero continúan siendo viables y cuando las condiciones se vuelven favorables, se reactivan.

Las endosporas tienen una estructura de varias capas concéntricas. La más externa, el exosporio, es de naturaleza proteica, luego le sigue el córtex o corteza de peptidoglucano y dentro están la pared celular y la membrana plasmática. En el centro de la espora se encuentra el DNA deshidratado y retenido en un gel de ácido dipicolínico asociado con calcio, lo que le otorga gran resistencia al calor. El gel contiene también un tipo especial de proteínas solubles en ácido que protegen el DNA de la radiación UV.

La formación de esporas incrementa la capacidad de supervivencia de las células procariontes. Las esporas de bacterias del género *Clostridium*, causantes del botulismo, la gangrena y el tétanos, no se destruyen al ser hervidas durante varias horas. Lo mismo ocurre con las esporas de *Bacillus anthracis*, agente etiológico del carbunco. Ambos son bacilos grampositivos. La formación de las esporas –la *esporulación*– es uno de los procesos de diferenciación celular más complejos que ocurren en las bacterias (fig. 24-12). El descubrimiento de estas estructuras de resistencia al calor fue de gran importancia para la microbiología porque permitió el desarrollo de métodos adecuados de esterilización que son eficaces para eliminar microorganismos y matar esporas, a una temperatura de 120 °C durante 15-20 minutos.

No se conocen formas de Archaea que formen esporas.

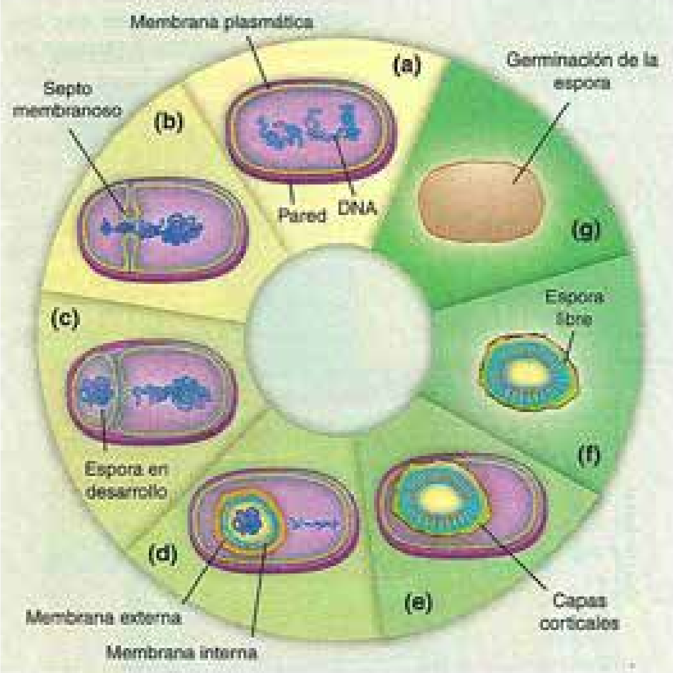


FIG. 24-12. LA FORMACIÓN DE ENDOSPORAS. *Cuando en un cultivo de células vegetativas se agota un nutriente esencial, se inicia la esporulación.* ***(a)*** *Los dos cromosomas resultantes de la duplicación se encuentran condensados dentro de la célula vegetativa;* ***(b)*** *comienza a formarse el septo membranoso;* ***(c)*** *comienza a formarse la espora;* ***(d)*** *la célula vegetativa engloba a la espora incipiente hasta rodearla de una segunda membrana que secreta la corteza hacia el interior.* ***(e)*** *La espora madura: expulsa agua y en la corteza se acumula dipicolinato de calcio, se unen proteínas específicas al DNA y lo estabilizan; se forma la cubierta de la espora por acumulación de proteínas sintetizadas por la célula vegetativa.* ***(f)*** *Se lisa la célula y se libera la espora madura; con un 10–30% menos de agua y un pH más bajo, las enzimas están inactivos.* ***(g)*** *Cuando la espora madura y encuentra un medio adecuado, se produce la germinación.*

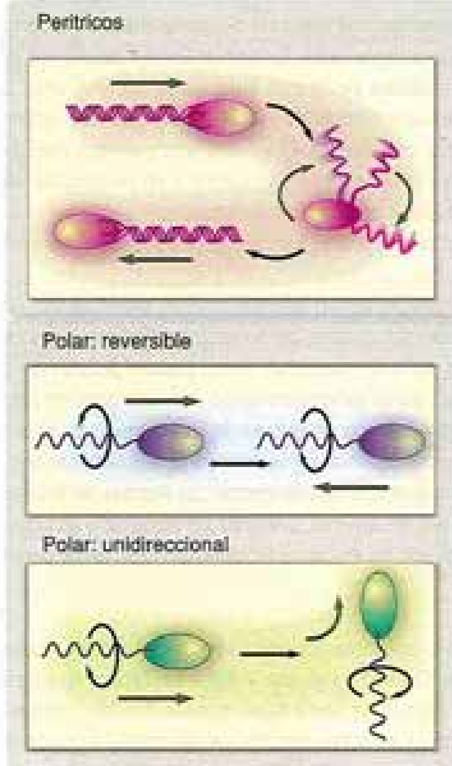


FIG. 24-13. MOVIMIENTO POR FLAGELOS PERITRICOS Y POLARES.

Movilidad

Los procariontes presentan varios medios de desplazamiento. Las bacterias flageladas se mueven por una sucesión de "carreras" y "paradas". Durante cada parada, la bacteria se reorienta y en su siguiente carrera parte en una nueva dirección. La frecuencia y la longitud de las paradas controla la dirección general del movimiento. La célula se desplaza en una dirección u otra, según el sentido de rotación del flagelo cuando éste es polar. Cuando los flagelos son peritricos, al rotar en un sentido, forman un penacho que impulsa a la célula en la dirección de su eje (fig. 24-13). Cuando giran en sentido contrario, no se coordinan y la célula cambia de dirección. Las espiroquetas se mueven por medio de un filamento axial que está en posición paralela a la célula y bajo una túnica. Este arreglo les permite el desplazamiento tanto en líquidos como en medios viscosos como el humus o el lodo. Las cianobacterias y *Beggiatoa* se mueven por deslizamiento sobre superficies sólidas por un mecanismo que no está del todo claro. Algunas cianobacterias, bacterias púrpuras y verdes y algunas Archaea se desplazan por flotación mediante vesículas de gas.

Mecanismos de orientación

Las bacterias pueden dirigir su movimiento para acercarse a sustancias nutritivas, a fuentes luminosas o para alejarse de sustancias tóxicas. Si el organismo no puede detectar la dirección desde donde proviene el estímulo, comienza un camino al azar y mantiene la dirección mientras la intensidad del estímulo aumenta y, en el caso de un estímulo positivo, sólo la cambia si la intensidad de la señal disminuye. Este mecanismo de orientación se denomina **cinesis**. Cuando el organismo reconoce la dirección de donde proviene el estímulo, buscará mantenerse orientado siempre hacia el estímulo o en el sentido opuesto. Este mecanismo se denomina **taxis**. Cuando el estímulo es químico se denomina *quimiotaxis* y si es lumínico, *fototaxis*. Ciertos espirilos de agua dulce microaerófilos contienen diminutos cuerpos de magnetita llamados *magnetosomas*. Por la interacción entre el campo magnético de la Tierra y su imán interno, las bacterias se orientan hacia los sedimentos debido a su afinidad con las concentraciones bajas de O_2.

Reproducción y variabilidad genética

Los procariontes se reproducen por división celular simple o fisión binaria (véase cap. 7, fig. 7-2). Por este mecanismo, una célula duplica su material genético y celular que se reparte en forma equitativa para dar lugar a dos células "hijas" genéticamente idénticas a la original. Se

trata de una reproducción asexual o vegetativa. En este caso, los genes se transfieren *verticalmente*, de generación en generación, de la célula madre a las células hijas.

Durante este proceso se producen mutaciones espontáneas inducidas por radiaciones naturales o como resultado de errores de copiado, que constituyen la mayor fuente de variabilidad genética de los procariontes. Un cultivo de *E. coli*, después de haber crecido en fase exponencial por 18 horas, contiene entre 100 y 1.000 millones de células por mL y entre ellas hay una frecuencia de 1 a 10 mutantes por mL. Además, como los procariontes son haploides (véase cap. 7), las mutaciones se expresan más rápido y se pueden seleccionar. Esto explica por qué las bacterias son herramientas de trabajo ideales para los genetistas. Las mutaciones y el corto tiempo de generación de los procariontes son, en gran medida, los factores responsables de su extraordinaria capacidad de adaptación y diversidad.

Otras fuentes adicionales de variabilidad genética en los procariontes son la *conjugación*, la *transformación* y la *transducción* (véase cap. 13). Aunque estos mecanismos difieren de los implicados en la reproducción sexual de los eucariontes, todos permiten la transferencia de material genético entre células y la recombinación génica.

Los tres mecanismos mencionados implican una transferencia *horizontal* (también llamada lateral) de genes, que habitualmente se produce entre organismos de una misma especie. Aunque en los procariontes existen barreras (como enzimas de restricción, receptores y otras estructuras específicas de membrana) para la entrada de DNA exógeno y su recombinación con el DNA propio, en algunos casos se producen fallas que permiten intercambios genéticos interespecíficos. Estas recombinaciones pueden acarrear serias dificultades y confusiones cuando se trata de establecer el origen filogenético de algún taxón. Una consecuencia de estos mecanismos de recombinación, indeseable para los humanos, es el incremento constante de bacterias con resistencia a los antibióticos detectadas en poblaciones bacterianas naturales. Este fenómeno se origina, entre otras causas, por la continua liberación al medio ambiente de cepas con alto grado de resistencia que se desarrollan en centros hospitalarios y por el uso indiscriminado de antibióticos (📖 ensayo 24-3, *El uso de antibióticos*).

Energía y nutrición

Todos los organismos necesitan obtener energía para sus procesos metabólicos y nutrientes para construir sus moléculas estructurales y funcionales (véanse caps. 4, 5 y 6).

De acuerdo con la fuente de energía utilizada, se establecen dos grandes grupos de organismos: los que obtienen energía de la luz, denominados **fotótrofos**, y los que obtienen la energía a partir de fuentes químicas, llamados **quimiótrofos**.

Como fuente de carbono para la nutrición, ciertos organismos pueden utilizar carbono inorgánico (CO_2) y se denominan autótrofos o **litótrofos**. Los que se nutren de compuestos orgánicos se denominan **organótrofos** o heterótrofos.

Todas las plantas utilizan la energía de la luz (y agua como fuente de poder reductor, dador de electrones) y fijan carbono inorgánico como vía de nutrición, por lo que se denominan **fotoautótrofos** o **fotolitótrofos**.

Los animales consumen compuestos orgánicos. Obtienen energía de su oxidación enzimática en presencia de O_2, por lo que se denominan **quimioheterótrofos** o **quimioorganótrofos** (cuadro 24-4).

Los procariontes, además de estos metabolismos, presentan alternativas energéticas y nutricionales que les permiten aprovechar recursos que no pueden usar otras formas de vida.

Algunos fotótrofos utilizan sulfuro de hidrógeno o materia orgánica como fuentes de poder reductor, en lugar del agua. Algunos son **fotoorganótrofos**, realizan fotosíntesis y se nutren de materia orgánica.

Algunos quimiótrofos pueden obtener energía de la oxidación de compuestos inorgánicos y se nutren de carbono inorgánico. Éste es un metabolismo exclusivo de procariontes que se denominan **quimioautótrofos** o **quimiolitótrofos**.

Entre los quimioheterótrofos o quimioorganótrofos hay grupos que respiran en ausencia de O_2, utilizando compuestos inorgánicos como aceptores alternativos al final de la cadena de transporte de electrones. Otros producen fermentaciones, procesos de oxidorreducción anaeróbicos, en el que las moléculas orgánicas ceden o aceptan electrones y así el organismo obtiene energía.

Los procariontes metanogénicos, pertenecientes al dominio Archaea, producen metano por medio de dos metabolismos ancestrales que se asemejan a la respiración anaeróbica y a la fermentación.

A continuación recorreremos brevemente estas variantes metabólicas de los procariontes.

Procariontes fotótrofos

Los procariontes presentan dos tipos de mecanismos fotosintéticos principales, *oxigénico* y *anoxigénico*.

Cuadro 24-4. *Fuentes de energía y de carbono de las bacterias*

Tipo de organismo	Fuente de energía	Fuente de carbono	Dadores de electrones
Fotolitótrofos Bacterias púrpuras y verdes del azufre, cianobaterias	Luz	CO_2	H_2S, S^0, H_2O
Fotoorganótrofos Bacterias púrpuras y verdes no sulfúreas	Luz	Compuestos orgánicos (y CO_2)	Compuestos orgánicos (alcoholes, ácidos grasos, etc.)
Quimiolitótrofos Archaea hipertermófilas del azufre, metanógenas, bacterias del hidrógeno, del hierro, nitrificantes, carboxibacterias	Química Reacciones de oxidación aeróbica	CO_2	Compuestos inorgánicos H_2, NH_3, NO_2, H_2S, S^0, S_2O_3, Fe^{2+}, CO, CH_4
Quimioorganótrofos La mayor parte de las bacterias	Química Reacciones de oxidación aeróbica, anaeróbica y oxidorreducción	Compuestos orgánicos	Compuestos orgánicos

Ensayo 24-3

El uso de antibióticos

La eficacia de los antibióticos y otros quimioterapéuticos se sustenta en su capacidad de interferir algún proceso esencial del patógeno, sin afectar a las células del hospedador debido, por ejemplo, a las diferencias existentes entre las células procariontes (las bacterias) y eucariontes (el hospedador). Existen varios modos de acción de los antibióticos: inhibición de la síntesis de la pared bacteriana (penicilina G, cefalosporinas, etc.), inhibición de la síntesis proteica (estreptomicina, gentamicina, neomicina, tetraciclinas, etc.) o inhibición de la síntesis de los ácidos nucleicos (rifampicina, sulfamidas, trimetroprima, nitroimidazoles).

El primer antibiótico conocido fue la penicilina, una sustancia sintetizada por el hongo *Penicillium*. Fue hallada en 1928 por el médico inglés Alexander Fleming (1881-1955), quien ya había encontrado la lisozima, una sustancia capaz de inhibir el crecimiento de bacterias que se encuentra en las lágrimas, las secreciones nasales y otros líquidos corporales de animales muy diversos.

Fleming trabajaba en la elaboración y producción comercial de vacunas en un laboratorio de Londres. Cuenta la historia que un día de septiembre de 1928, Fleming constató la presencia de algunas colonias de moho en un cultivo de estafilococos que había dejado sin protección durante algunos días. En torno de cada una de las colonias del moho, las bacterias parecían haberse "disuelto": habían muerto. Fleming aisló el moho y, luego de cierto tiempo, lo identificó como *Penicillium notatum*. Ese moho liberaba un compuesto que, de alguna manera, inhibía el crecimiento bacteriano. Fleming probó esa sustancia en varios tipos de bacterias y halló que algunas se veían afectadas y otras no.

Ciertos historiadores de la ciencia señalan que no puede afirmarse que Fleming haya "descubierto" la penicilina. Las evidencias muestran que ni él ni ningún otro investigador del laboratorio manifestó interés en el uso terapéutico de esa sustancia; sólo les interesaba como medio para liberar a sus cultivos de bacterias no deseadas, con el propósito de hacer más eficaz la producción de vacunas que, de alguna manera, aseguraban el financiamiento del laboratorio. Recién diez años más tarde, otros investigadores de la Universidad de Oxford, entre ellos el alemán Ernst Chain (1906-1979) y el australiano Howard Florey (1889-1968), prosiguieron estos estudios y lograron aislar la penicilina y usarla como antibiótico. Fleming, Chain y Florey compartieron el Premio Nobel, otorgado en 1945.

Ciertos campos de batalla de la Segunda Guerra Mundial fueron los terrenos de prueba de la penicilina y de otros antibióticos. Varios de ellos, incluida la penicilina, pueden sintetizarse en el laboratorio. Luego del "descubrimiento" del uso de la penicilina como antibiótico y después de aislarse otros antibacterianos, se creyó que finalmente se habían desarrollado las herramientas para vencer a las bacterias que causan enfermedades. Sin embargo, surgieron cepas de bacterias resistentes. Por ejemplo, algunas cepas de *Staphylococcus aureus*, principal agente infeccioso hospitalario en Inglaterra, rápidamente presentaron resistencia a la penicilina. Otros antibióticos, como la estreptomicina, el cloranfenicol y la tetraciclina, desarrollados posteriormente, también encontraron resistencia en *Staphylococcus aureus* y otras bacterias. Desde la década de 1940 hasta la actualidad, sistemáticamente, fueron apareciendo cepas de bacterias resistentes a los nuevos fármacos que se incorporaban a la terapéutica.

Una bacteria es resistente cuando presenta mecanismos que impiden o dificultan el encuentro del fármaco con su blanco (estructura química con la que el fármaco se debe unir para ejercer su efecto). En las bacterias, esta unión puede verse afectada de diversas maneras: por degradación enzimática del antibiótico o por su expulsión fuera de las células; por modificación del blanco sobre el que actúa el antibiótico –que, en consecuencia, queda insensible a su acción– o por sustitución del blanco por otra molécula no vulnerable al antibiótico. La resistencia se debe a las mutaciones espontáneas y a la recombinación de los genes. El proceso de selección natural opera sobre la variabilidad existente: cuando las bacterias se desarrollan en medios que contienen un determinado antibacteriano, sólo crecen aquellas que por mutación o recombinación génica posean genes de resistencia a ellos, lo cual da por resultado un incremento de la frecuencia de aquellas formas bacterianas portadoras de mecanismos de resistencia (véanse caps. 17 y 18).

El aumento de la resistencia impulsó la inversión económica en investigaciones destinadas a la búsqueda de nuevos fármacos. Pero el desarrollo de resistencia es más rápido que la capacidad de la industria para producirlos. Al mismo tiempo, se postula que el abuso de las sustancias antibacterianas contribuyó a aumentar la presión de selección de bacterias resistentes. Abonan esto la automedicación, la prescripción (médica o veterinaria) indiscriminada, el uso masivo como aditivos en los alimentos (para ciertos animales como medida curativa, preventivas o para aumentar su peso). También los productos de la ingeniería genética podrían contribuir al desarrollo de resistencia ya que, para identificar, por ejemplo, plásmidos de interés, como "marcadores genéticos" se utilizan genes de resistencia a antibióticos.

Parece entonces que existe una "escalada" de medidas ofensivas y defensivas por parte de uno y otro bando: los científicos deben estar en lo cierto al postular que los seres humanos y los organismos infecciosos evolucionan en forma conjunta.



Los hallazgos de Alexander Fleming son los casos más utilizados en la historia de la ciencia como ejemplos de descubrimientos casuales. Se le atribuye también haber descubierto la lisozima por casualidad, cuando al estar resfriado, algunas gotas nasales cayeron sobre sus placas de cultivo. Sin embargo, algunos historiadores de la ciencia sostienen que Fleming estaba buscando una sustancia capaz de detener el cultivo de bacterias y que realizó varios ensayos. Algunos autores han encontrado evidencias de que la placa que corresponde al hallazgo de la lisozima fue realizada cuando su resfrío estaba llegando a la fase final, cuando era muy probable que alguna sustancia corporal estuviera actuando en la detención del crecimiento de las bacterias (sustancia bacteriostática). Estas evidencias demuestran que su hallazgo no fue producto de una casualidad, sino que se debió a la realización de un experimento planeado en un marco de investigación.

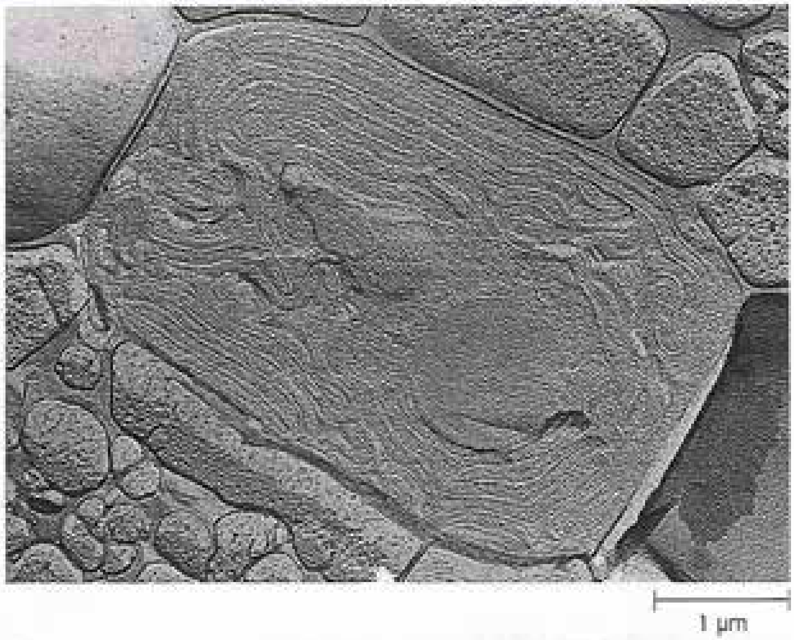


FIG. 24-14. MICROFOTOGRAFÍA ELECTRÓNICA DE LA CIANOBACTERIA ANABAENA CYLINDRICA. *Las cianobacterias poseen un sistema de membranas único en los procariontes. La fotosíntesis tiene lugar en esas membranas, semejantes a tilacoides, que contienen los pigmentos fotosintéticos. El aspecto tridimensional de esta microfotografía electrónica se debe a la técnica de criofractura.*

Fotosíntesis oxigénica

Este metabolismo, semejante al de las plantas, está presente en las cianobacterias, procariontes clasificados anteriormente como algas. El aparato fotosintético se ubica en un sistema de membranas lamelar interno, que suele ser muy complejo (fig. 24-14). Contienen clorofila *a* como pigmento fotosintético y ficobilinas como pigmentos accesorios.

Las cianobacterias se encuentran entre los organismos con requerimientos nutritivos más simples, pues sólo necesitan nitrógeno y CO_2 –siempre presentes en la atmósfera–, unos pocos minerales y agua.

Algunas especies producen células libres y otras forman colonias esféricas o filamentosas. Muchas especies coloniales producen células especializadas, los *heterocistos*, que fijan nitrógeno molecular. Los heterocistos están distribuidos a lo largo o al final del filamento y no presentan aparato fotosintético.

Hay especies de cianobacterias que viven como simbiontes de otros organismos. Un ejemplo clásico son los líquenes (véase cap. 26, Pluricelularidad incipiente y avanzada). Otro ejemplo es la planta acuática *Azolla*, conocida como helecho de agua, que contiene una especie de la cianobacteria *Anabaena* como simbionte, que le aporta nitrógeno. En el sudeste asiático se favorece el desarrollo de *Azolla* en los sembrados de arroz, con lo que se obtiene un suplemento de nitrógeno para el terreno sin necesidad de agregar fertilizantes artificiales. Las cianobacterias viven principalmente en ambientes de agua dulce, pero también se encuentran en el suelo. Dada su independencia nutritiva, son capaces de colonizar áreas de roca desnuda. Normalmente, son los pioneros en los procesos de colonización de tierras emergidas luego de eventos volcánicos y son los únicos productores primarios que habitan en ambientes extremos de salinidad y de temperatura (casquetes polares y volcanes).

Los proclorofitos, *Prochlorococcus* y *Synechococcus*, son géneros de cianobacterias que se diferencian por contener clorofila *a* y *b*, pero sin ficobilinas. Sus células miden 1 µm de diámetro y viven en forma individual o de a pares en los océanos entre los 40° N y los 40° S. Son los fotótrofos oxigénicos más pequeños que se conocen y, sin embargo, al tener un papel fundamental en el ciclo del carbono, son los responsables del 30% al 80% de la producción primaria de las aguas con limitación de nutrientes. Presentan una distribución vertical muy extendida en la columna de agua. Una combinación especial de pigmentos les permite realizar fotosíntesis tanto con intensidades de luz altas como con muy bajas. *Prochlorococcus* es estrictamente marino, mientras que *Sinecococcus* tiene especies de agua dulce.

Fotosíntesis anoxigénica

Los organismos que realizan este tipo de fotosíntesis tienen bacterioclorofilas con un solo fotosistema que realiza fotofosforilación cíclica (véase cap. 6, Flujo cíclico de electrones). Pueden utilizar H_2S, S°, H_2 o materia orgánica como poder reductor, en lugar de H_2O. Como consecuencia, no se libera O_2 como subproducto, de ahí su nombre. El sistema fotosintético anoxigénico es inhibido por la presencia de O_2, es un metabolismo anaeróbico estricto.

Los fotótrofos anoxigénicos viven en ambientes acuáticos en condiciones de anoxia y luz tenue o en fondos de agua somera donde la superficie de los sedimentos está iluminada.

Se reconocen cuatro grupos de fotótrofos anoxigénicos:

- *Bacterias rojas o púrpura del azufre*: normalmente, para la fotosíntesis utilizan H_2S como poder reductor y acumulan el producto, azufre (S°), dentro o fuera de la célula (fig. 24-15). Cuando se agota el H_2S, utilizan el S° como dador de electrones (poder reductor) y lo oxidan a ion sulfato ($SO_4^{=}$). En general, utilizan CO_2 como fuente de carbono (fotoautotrofía), pero muchos pueden nutrirse de compuestos orgánicos (fotoheterotrofía). El género tipo es *Chromatium*.

- *Bacterias rojas o púrpura no sulfúreas*: son organismos de metabolismo muy versátil. Cuando crecen con luz y en anaerobiosis, para la fotosíntesis utilizan compuestos orgánicos y eventualmente H_2 como dadores de electrones. Pero también pueden crecer como heterótrofos en oscuridad y anaerobiosis por metabolismo fermentativo, y en oscuridad y en presencia de O_2 por respiración aeróbica. El género tipo es *Rhodopseudomonas*.
- *Bacterias verdes del azufre*: son fotótrofos obligados y anaerobios estrictos. No poseen metabolismos respiratorios ni fermentativos. Sólo

(a)

(b)

(c)

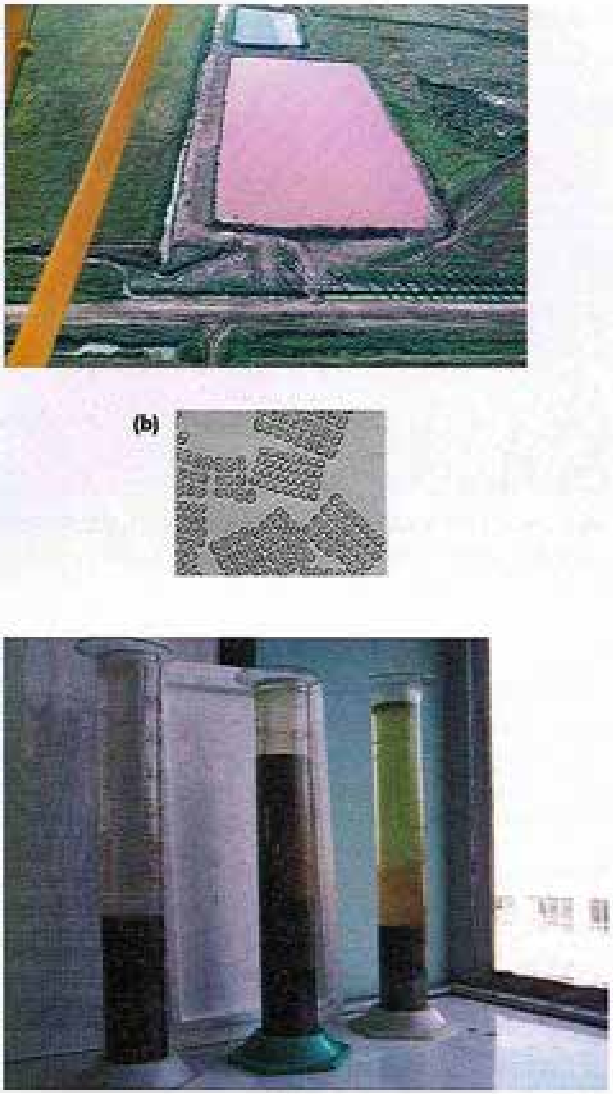


FIG. 24-15. BACTERIAS PÚRPURAS. ***(a)*** *Foto aérea de una laguna de tratamiento de efluentes con un desarrollo masivo de una población de bacterias fotosintéticas púrpuras del azufre* Thiopedia rosea. ***(b)*** *Microfotografía de una colonia típica de* Thiopedia rosea *que muestra su desarrollo en láminas de 8 a 64 células.* ***(c)*** *Foto de una columna de Winogradsky montada en una probeta, que muestra el crecimiento de poblaciones de bacterias fotosintéticas púrpuras y verdes del azufre superpuestas.*

realizan fotosíntesis anoxigénica. Pueden asimilar algunos compuestos orgánicos del ambiente como suplemento nutricional pero necesitan azufre reducido (H_2S o S^o) como fuente de poder reductor en el medio. El género tipo es *Chlorobium*.

- *Bacterias verdes no sulfúreas*: el género *Chloroflexus* fotosintetiza en forma organótrofa, para lo cual utiliza variados compuestos orgánicos (azúcares, ácidos orgánicos) como dadores de electrones (fotoorganótrofo). No obstante, también puede usar compuestos reducidos de azufre (fotoautótrofo) y puede crecer en oscuridad y anaerobiosis sobre compuestos orgánicos (heterótrofo).

No se conocen Archaea fotosintéticas pero el género *Halobacterium*, una Archaea halófila extrema, puede sintetizar ATP mediante el uso de la energía de la luz. El proceso no involucra clorofilas, sino una proteína de membrana, la *bacteriorrodopsina* que, por efecto de la luz, expulsa protones de la célula y crea una fuerza protón motriz que luego utiliza para generar ATP.

Procariontes quimiolitótrofos

Estos organismos obtienen energía por oxidación de una variedad de compuestos inorgánicos en presencia de O_2. Por ello, son aerobios obligados. Pueden utilizar H_2, NH_3, NO_2, H_2S, S^o, S_2O_3, Fe^{2+}, CH_4 como dadores de electrones, que ingresan en una cadena de transporte semejante a la cadena respiratoria (véase cap. 5, Panorama general de la oxidación de la glucosa) ubicada en la membrana. La fuente de carbono es el CO_2.

Según el compuesto inorgánico que utilicen como fuente de energía, se agrupan en: oxidadores de hidrógeno, de nitrógeno, de azufre, de hierro y de metano o compuestos metilados.

- *Oxidadores de H_2*: la mayoría son quimiolitótrofos facultativos, o sea que también pueden oxidar compuestos orgánicos.

Realizan la oxidación:

$$H_2 + \frac{1}{2} O_2 \rightarrow H_2O$$

Esta reacción de oxidación del hidrógeno es muy exotérmica (véase cap. 4, Transformaciones energéticas durante las reacciones químicas), de manera que cuando estos reactivos (H_2 y O_2) están disponibles en el medio, estos organismos utilizan esta vía metabólica. Una enzima hidrogenasa ligada a la membrana citoplasmática entrega los electrones a la cadena de transporte.

- *Oxidadores de nitrógeno o bacterias nitrificantes*: son quimiolitótrofos aerobios obligados. Oxidan el amoníaco a nitrato, reacción que se produce en dos pasos sucesivos, cada uno realizado por un grupo de microorganismos diferente:

El primero, cuyo género tipo es *Nitrosomonas*, realiza la oxidación:

$$\underset{\text{Amoníaco}}{2NH_3} + 3O_2 \rightarrow \underset{\text{Nitrito}}{2NO_2^-} + 2H_2O + 2H^+$$

El otro, cuyo género tipo es *Nitrobacter*, completa la reacción:

$$\underset{\text{Nitrito}}{2NO_2^-} + O_2 \rightarrow \underset{\text{Nitrato}}{2NO_3^-}$$

La ganancia energética de estas reacciones, en particular de la segunda, es muy pequeña. Por eso estos microorganismos crecen muy lentamente. Son muy comunes en suelos y aguas naturales, ya que oxidan el amoníaco que se libera de la degradación de materia orgánica. Su metabolismo produce acidez (protones) que limita su actividad y funciona como un mecanismo de autorregulación.

Son muy importantes en relación con la fertilidad de los suelos. El producto de su actividad, los nitratos, son muy solubles y migran con el agua a través del terreno hacia el subsuelo. Por este proceso se pierde

nitrógeno de los horizontes superficiales y se contaminan los acuíferos con nitratos.

- *Oxidadores de azufre*: un grupo muy variado de procariontes puede utilizar compuestos reducidos de azufre (H_2S, S^0, S_2O_3) como dadores de electrones, cuyo producto final es el ion sulfato ($SO_4^{=}$).

En general, la oxidación ocurre en etapas: primero se produce la oxidación de sulfuro de hidrógeno a azufre elemental, que se acumula dentro o fuera de la célula (fig. 24-16).

$$HS^- + {}^1/_2\,O_2 + H^+ \rightarrow S^0 + H_2O$$

Sulfuro de hidrógeno — Azufre

Cuando la concentración de sulfuro de hidrógeno disminuye, el S^0 es oxidado a sulfato ($SO_4^{=}$).

$$S^0 + H_2O + 1{}^1/_2\,O_2 \rightarrow SO_4^{2-} + 2\,H^+$$

Azufre — Sulfato

Esto ocurre en géneros como *Beggiatoa* que crecen en pH neutro.

Algunas especies del género *Thiobacillus* (*T. thiooxidans*) realizan la oxidación completa en un solo paso:

$$HS^- + 2O_2 \rightarrow SO_4^{2-} + H^+$$

Son acidófilos, con adaptaciones de sus membranas que les permiten soportar un ambiente ácido.

La actividad de estos microorganismos sobre depósitos de mineral con sulfuros, hidratados por la humedad atmosférica, produce grandes cantidades de sulfato que, ionizado, se transforma en ácido sulfúrico. Esas corrientes de agua con pH entre 1 y 2 que deterioran ríos y lagos conforman un problema de polución ambiental conocido como *drenajes ácidos de minas*.

Sulfolobus es una archaea hipertermófila que puede crecer aeróbicamente con H_2, S^0 o Fe^{2+} como dadores de electrones.

- *Oxidadores de hierro*: la oxidación de hierro ferroso (Fe^{2+}) a férrico (Fe^{3+}) genera muy poca energía.

$$4Fe^{2+} + O_2 + 4H^+ \rightarrow 4Fe^{3+} + 2H_2O$$

Los organismos que utilizan esta vía crecen lentamente. No obstante, el hierro es un elemento muy abundante en el suelo y en sedimentos. El Fe^{2+} se oxida en forma espontánea en presencia de O_2 a pH neutro, pero es estable a pH ácido. Algunos acidófilos, como *Thiobacillus ferrooxidans*, viven de este metabolismo en ambientes con pH = 2. Otros más neutrófilos, como *Gallionella* y *Sphaerotilus*, viven en la interfase agua-sedimento de ambientes acuáticos donde confluyen condiciones aeróbicas y anaeróbicas.

- *Oxidadores de metano (metanótrofos)*: un grupo variado de procariontes puede obtener energía y nutrición a partir de la oxidación de metano con O_2.



FIG. 24-16. COLUMNA DE WINOGRADSKY MONTADA EN UNA PROBETA. *Se observa el crecimiento de una población de bacterias oxidadoras de sulfuros no fotosintéticos.*

$$CH_4 + 2O_2 \rightarrow CO_2 + 2H_2O$$

Metano

Están ampliamente distribuidos en suelos y ambientes acuáticos. Son aerobios obligados, pero viven en zonas de bajo contenido de O_2 donde se cruzan los gradientes de concentración de metano (anaerobiosis) y O_2 (aerobiosis). Son de suma importancia ecológica porque evitan que el gas metano (de importante efecto invernadero) producido por los fondos oceánicos salga a la atmósfera al convertirlo en carbono orgánico y CO_2 que queda en el agua.

Muchos heterótrofos pueden crecer quimiolitotróficamente sobre compuestos de un solo carbono diferentes del metano, como metanol, metilamina o formiato. Se denominan metilótrofos.

Procariontes quimioheterótrofos

Los quimioheterótrofos o quimioorganótrofos obtienen la energía y los nutrientes por oxidación de compuestos orgánicos. Las moléculas orgánicas actúan como dadores de electrones y sus elementos constitutivos, como nutrientes.

Como vimos en el capítulo 5, la oxidación completa de un compuesto orgánico a CO_2 mediada por una cadena de transporte de electrones y un aceptor final se denomina respiración. Cuando el aceptor final de electrones es el O_2, se denomina respiración aeróbica (eucariontes y muchos procariontes). Cuando se utiliza un aceptor final de electrones alternativo, como NO_3^-, Fe^{3+}, SO_4^{2-} y CO_2, se denomina respiración anaeróbica. Muchos microorganismos pueden usar estas vías metabólicas en forma facultativa (NO_3^- y Fe^{3+}) y otros en forma obligada (SO_4^{2-} y CO_2). El uso de aceptores alternativos implica una ganancia menor de energía en el proceso respiratorio, de manera que en los organismos aerobios hay una preferencia por el O_2 si éste se encuentra en el medio y, en segunda instancia, por el nitrato y el hierro.

Entre los organismos que respiran se puede hacer una clasificación sobre la base de los aceptores finales de electrones que utilizan.

- *Reductores de O_2 (respiración aeróbica)*: utilizan O_2 como aceptor final de electrones. Es el único aceptor para los aerobios obligados. Un gran

número de procariontes, principalmente Bacteria, pueden obtener energía y nutrición de compuestos orgánicos según la siguiente reacción:

$$[CH_2O] + O2 \rightarrow CO_2 + H_2O$$

Algunos son aerobios estrictos (*Pseudomonas*), pero la mayoría son aerobios-anaerobios facultativos, es decir, tienen alguna vía metabólica alternativa, como la fermentación o la reducción de nitratos, que les permite vivir en anaerobiosis. No obstante, como la respiración aeróbica es el proceso que proporciona mayor ganancia de energía, cuando hay oxígeno disponible siempre utilizan esta vía metabólica.

- *Reductores de nitratos o desnitrificantes*: muchos microorganismos aerobios pueden utilizar nitratos como aceptor alternativo de electrones. Algunos realizan sólo la reducción de nitrato a nitrito. Otros reducen el nitrato hasta N_2 en un proceso denominado desnitrificación (véase cap. 49, El ciclo del nitrógeno). Los productos principales son el N_2O, el NO y el N_2.

$$5[CH_2O] + 4NO_3^- + 4H^+ \rightarrow 5CO_2 + 2N_2 + 7H_2O$$

- *Reductores de hierro férrico*: se ha demostrado que miembros del género *Shewanella* pueden crecer sobre sustratos orgánicos utilizando hierro férrico como aceptor de electrones.

- *Reductores de sulfato*: utilizan el sulfato como aceptor final de electrones. Son anaerobios estrictos y para muchos de ellos el O_2 es letal. Sólo pueden metabolizar compuestos orgánicos de bajo peso molecular, como lactato, piruvato, etanol (*Desulfovibrio*) o acetato (*Desulfobacter*).

$$2H^+ + \underset{\text{Acetato}}{CH_3COO^-} + SO_4^{2-} \rightarrow 2CO_2 + 2H_2O + HS^-$$

- *Reductores de CO_2*: se conocen dos grupos de microorganismos que utilizan CO_2 como aceptor alternativo de electrones. Algunos realizan el proceso:

$$CO_2 + 4H_2 \rightarrow CH_4 + 2H_2O$$

que es una de las vías metabólicas por las que se produce gas metano.

Otros realizan la siguiente transformación:

$$2CO_2 + 8H_2 \rightarrow \underset{\text{Acetato}}{CH_3COOH} + 2H_2O$$

Los primeros se denominan metanógenos y los últimos homoacetógenos. Ambas reacciones se consideran como un tipo de respiración anaeróbica. Los microorganismos involucrados son anaerobios obligados y mediante estos metabolismos crecen autotróficamente.

Fermentadores

La fermentación es otro proceso de nutrición quimioheterótrofo, pero que no requiere un aceptor de electrones externo. Como vimos, algunas moléculas orgánicas son oxidadas y otras reducidas, lo que deja una ganancia neta de energía para el microorganismo. No interviene una cadena de transporte de electrones en la membrana celular y la fosforilación se hace a nivel de sustrato (véase cap. 5, La etapa final: el transporte de electrones).

En ausencia de oxígeno molecular y otros aceptores de electrones, las únicas vías metabólicas que permiten utilizar la materia orgánica como fuente de energía y nutrientes son los procesos de fermentación.

Hay una gran diversidad de vías fermentativas, de las cuales cada microorganismo tiene sólo algunas. Por estos mecanismos, los procariontes pueden metabolizar todo tipo de azúcares, alcoholes, aminoácidos y bases nitrogenadas. Normalmente, las fermentaciones se nombran por su producto final, que suelen ser alcoholes (etanol) o ácidos grasos volátiles (butirato, propionato, acetato). En la industria de la alimentación, química y farmacéutica se utilizan ampliamente las fermentaciones microbianas para aprovechar sus productos finales. En la naturaleza, los procesos de fermentación cumplen un papel muy importante. En condiciones de anaerobiosis, la materia orgánica residual acumulada (restos de animales y plantas) sólo puede ser mineralizada mediante la actividad acoplada de microorganismos fermentadores y otros grupos de bacterias anaerobias como los reductores de sulfatos y metanogénicos (recuadro 24-3, *Trabajo en conjunto: sintrofia*).

Organismos metanogénicos

Todos los procariontes que producen metano pertenecen al dominio Archaea. Hay dos grupos que tienen vías metabólicas diferentes.

- La metanogénesis acetoclástica por la que se produce la reacción:

$$\underset{\text{Acetato}}{CH_3COOH} \rightarrow CO_2 + CH_4$$

Este proceso se asemeja a una fermentación, ya que algunos carbonos del acetato se oxidan y otros se reducen sin intervención de aceptores de electrones externos (un ejemplo de organismo que realiza este tipo de reacción es *Methanosarcina*).

- La oxidación anaeróbica de hidrógeno o reducción de CO_2:

$$CO_2 + 4H_2 \rightarrow CH_4 + 2H_2O$$

Esta reacción se parece más a un proceso respiratorio anaeróbico, pero no se ha podido demostrar la existencia de una verdadera cadena de transporte de electrones (un ejemplo de organismo en el que se produce este tipo de reacción es *Methanobacterium*) (ensayo 24-4, *Dinosaurios microbianos*).

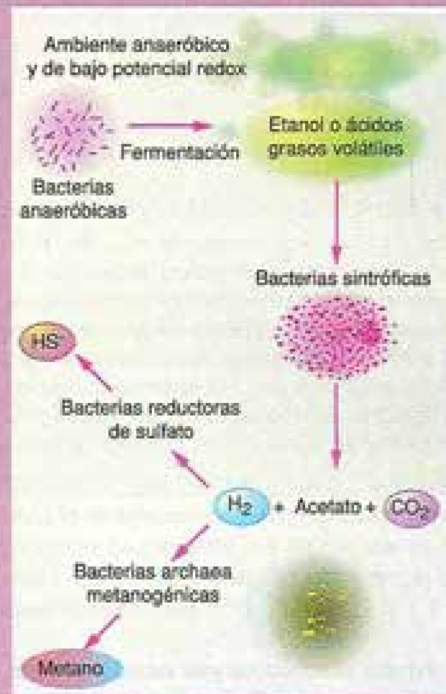
Recuadro 24-3

Trabajo en conjunto: sintrofia

La fermentación es un proceso metabólico que ocurre en ambientes anaeróbicos y de bajo potencial redox (véase cap. 4.) Se produce en un grupo muy heterogéneo de bacterias anaerobias facultativas y los productos de estas reacciones pueden ser alcoholes (etanol) o ácidos grasos volátiles (butírico, succínico, propiónico, láctico). Cuando estos compuestos se acumulan en el ambiente, su concentración inhibe el proceso fermentativo. En esos ambientes anaeróbicos suele existir otro grupo de bacterias que consumen estos compuestos y los transforman a través de otro paso fermentativo que da por resultado la formación de acetato, H_2 y CO_2. Este grupo corresponde a las bacterias sintróficas (*Syntrophomonas*). Pero las bacterias sintróficas sólo pueden fermentar los compuestos liberados por el primer grupo de bacterias si en el ambiente se mantiene una concentración muy baja de H_2. Aquí interviene un tercer grupo de microorganismos: las archaea metanogénicas que consumen H_2 con el cual se reduce el CO_2, que funciona como aceptor alternativo de electrones; así producen metano. También integran este grupo las bacterias reductoras de sulfatos que oxidan el acetato con SO_4^{2-} como aceptor de electrones y el H_2 participa en esta reacción reduciendo el azufre. Este tercer grupo de bacterias anaerobias estrictas consumen ávidamente el H_2 y mantienen su concentración en niveles indetectables.

De esta manera, los tres metabolismos están ligados en un proceso de sintrofia, denominado *transferencia interespecífica de hidrógeno*. En este proceso, ningún grupo puede funcionar por separado. Las bacterias fermentativas producen compuestos que utilizan las sintróficas y éstas proporcionan el H_2 que incorporan las anaerobias estrictas. A su vez, los dos primeros grupos requieren que otro grupo consuma sus productos para poder continuar con su actividad metabólica.

Éstos son los mecanismos bioquímicos por los que la materia orgánica finalmente se mineraliza en condiciones anaeróbicas. En el ambiente marino, donde hay sulfatos en abundancia, domina la reducción de sulfatos, mientras que en los ambientes de agua dulce, la mineralización se produce mayoritariamente por metanogénesis.



Esquema que representa la relación entre los tres grupos de bacterias.

Ecología microbiana en los océanos

Los océanos conforman el volumen de agua más importante de la biosfera (1,5 × 10⁹ km³). La mayor parte de estas masas de agua son frías (4 °C), oscuras y muy pobres en elementos nutrientes. Las formas de vida de toda la columna de agua, de unos 4 km de profundidad en promedio, se alimentan del carbono orgánico que se produce por fotosíntesis en el estrato iluminado superficial, de unos 30-50 m de profundidad. Por esta razón, los océanos, y muchas aguas continentales, son ambientes muy diluidos, donde los nutrientes son factores limitantes para el crecimiento de microorganismos.

Las algas unicelulares, que conforman el fitoplancton, fijan carbono inorgánico y liberan al agua carbono orgánico disuelto y particulado (restos celulares). Las cadenas de consumidores se alimentan de esta producción.

Las bacterias incorporan y digieren el material disuelto, producen una nueva biomasa bacteriana y reciclan nutrientes elementales que retroalimentan a las poblaciones de algas.

Hasta 1970, las poblaciones de bacterias de los ambientes acuáticos se estudiaban con técnicas que subestimaban notablemente sus números. Por entonces se reconocía el papel de las bacterias como mineralizadores, pero el valor cuantitativo de su biomasa en las cadenas tróficas se consideraba despreciable.

Las técnicas de microscopia de fluorescencia y de microscopia electrónica (véase cap. 2, ensayo 2-1) permitieron realizar recuentos fehacientes, medir las células y calcular su biomasa. Las técnicas de incorporación de sustratos marcados con radioisótopos permitieron estimar la productividad secundaria bacteriana y la magnitud del flujo de energía que circula por el nivel trófico microbiano (véase cap. 49).

Una década después, en 1980, se sabía que las aguas naturales no contaminadas (continentales y marinas) contienen una comunidad bacteriana compuesta por 10^5 - 5×10^6 bacterias/mL, con una biomasa y una productividad semejante y a veces superior a la del fitoplancton.

El ciclo microbiano

En 1983, con la búsqueda de una explicación a las relaciones de alimentación y control de las poblaciones bacterianas, se comenzó a utilizar el concepto de *ciclo microbiano*, que consiste en una microrred alimentaria o trófica compuesta por bacterias, eucariontes unicelulares y algas.

Esa microcomunidad vive en una masa de agua que contiene una reserva de carbono orgánico disuelto y particulado, conformado por la

ENSAYO 24-4

Dinosaurios microbianos

Cuando se analiza la amplia diversidad metabólica microbiana y la gran ventaja energética de los procesos oxidativos, es válido plantearse por qué siguen existiendo microorganismos fermentativos y anaerobios estrictos, cuyos metabolismos liberan poca energía y apenas permiten un crecimiento muy lento. ¿Por qué, en un ambiente que contiene gran cantidad de oxígeno como la biosfera actual no se extinguieron estos relictos metabólicos ancestrales que podrían considerarse "dinosaurios microbianos"? Buena parte de la materia orgánica macroscópica (biomasa de animales y vegetales) y microscópica (algunos protistas y plancton) termina depositándose en el suelo y principalmente en los sedimentos de ambientes acuáticos. El oxígeno atmosférico (21%) es poco soluble en el agua (7-10 mg/L) y además se difunde muy lentamente entre las partículas del suelo y los sedimentos. En el seno de la masa de agua, las células bacterianas están expuestas a una serie de fuerzas de atracción y repulsión que contribuyen a que el desarrollo microbiano muestre una tendencia a la aglutinación. Sobre las partículas en suspensión se concentran sustancias nutritivas y se desarrollan microcolonias que se alimentan de ellas. Dentro de las partículas, por agotamiento del oxígeno disuelto, se crean rápidamente condiciones de anaerobiosis y de bajo potencial redox (véase cap. 4, recuadro 4-1), semejantes a los existentes en la biosfera primitiva. Lo mismo ocurre en el suelo y los sedimentos acuáticos. Sin la posibilidad de utilizar las vías aeróbicas de oxidación, proliferan microorganismos anaerobios facultativos u obligados que, por medio de fermentaciones y respiración anaeróbica, pueden mineralizar los compuestos orgánicos a sus formas inorgánicas elementales reducidas. Éstas se difunden en el medio y cuando acceden a condiciones de aerobiosis son oxidadas y quedan a disposición de los productores primarios (fotosíntesis) y así ingresan nuevamente en el ciclo de la materia. Estos procesos, que ocurren continuamente en enormes extensiones de los fondos oceánicos y en las profundidades del suelo, permiten la continua selección de los microorganismos ancestrales con capacidad para aprovechar una fuente de energía que en esas condiciones ambientales no puede ser utilizada por otras formas de vida. Su reducido tamaño les permite utilizar un recurso disperso como la materia orgánica soluble o finamente particulada. Su diversidad metabólica les permite aprovecharlo aun en condiciones altamente reductoras, sin necesidad de oxígeno disuelto. Al recuperar los elementos que de otra forma quedarían atrapados en sus estructuras orgánicas indefinidamente, los microorganismos tienen un papel fundamental en el mantenimiento de las condiciones de la biosfera.

producción primaria, las estructuras y las excreciones de los propios organismos. Los flagelados y los ciliados pequeños (véase cap. 25) se alimentan de bacterias y controlan su número (fig. 24-17).

El estudio de las redes tróficas microbianas puso de manifiesto la importancia del nanoplancton (organismos de 30 a 5 μm) y del picoplancton (organismos de menos de 5 μm), que en muchos ambientes representa una biomasa mayor que el microplancton (mayor de 30 μm, antes considerado el principal productor en aguas abiertas oceánicas). La producción primaria del nanoplancton es la que alimenta realmente gran parte de las aguas con limitación de nutrientes (océanos y lagos) del mundo. Además, el hallazgo de transferencias de energía horizontales (entre individuos del mismo nivel trófico), numerosos casos de mixotrofia (metabolismo autotrófico y heterotrófico en el mismo individuo) y relaciones simbióticas de eucariontes unicelulares con bacterias anaerobias, planteó la necesidad de revisar algunos conceptos de ecología.

La presencia generalizada de bacteriófagos (véase cap. 9, Los experimentos con bacteriófagos: la reivindicación del DNA) en muestras de agua también está relacionada con el funcionamiento del ciclo microbiano. Los datos de estudios realizados en ambientes muy diversos permiten concluir que en las aguas naturales hay unos 10 virus por cada célula bacteriana (10^7 bacteriófagos/mL).

El 1% a 3% de las bacterias del agua presentan viriones completos (o sus cápsides) en su interior. Si se tiene en cuenta la duración del ciclo, se puede inferir que entre el 20% y el 30% de las bacterias están infectadas y en proceso de ciclo lítico (véase cap. 13, Los virus como vectores). Por cada bacteria lisada se liberan en promedio unos 50 virus. No obstante, en el agua, los virus pierden muy pronto su capacidad infectiva y se desintegran si no encuentran rápidamente una célula blanco.

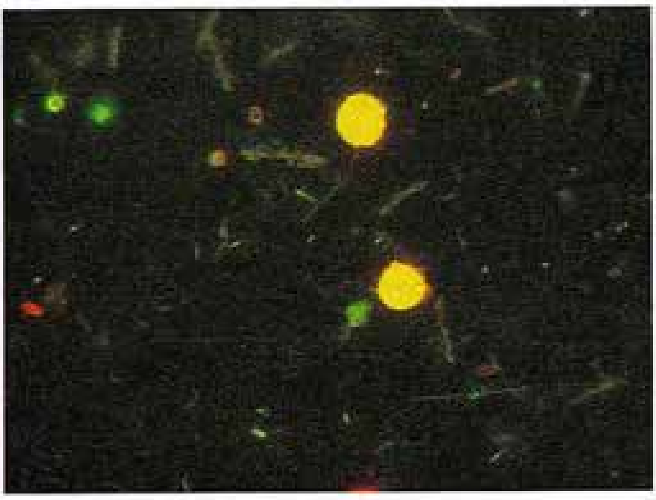
La mayoría de los virus son atenuados. Tienen tendencia a incluirse en el DNA y a hacerse lisogénicos (véase cap. 13). No está claro si las bacterias que presentan síntomas de ciclo lítico (cápsides en su interior) son células que están sufriendo el proceso posterior a ser infectadas por virus activos o si se trata de un porcentaje de las poblaciones normales lisogénicas que continuamente entra en estado lítico. Las bacterias infectadas que llevan un virus en estado lisogénico (incluido en su DNA) no son infectadas por ese mismo virus.

El control de las poblaciones de bacterias

Existen dos mecanismos biológicos de control de las poblaciones bacterianas. En el caso de que sean consumidas por eucariontes flagelados, una parte de su biomasa se incorpora a un nivel trófico superior (microcrustáceos) y el resto se recicla como material disuelto. Si son infectadas por virus que cumplen su ciclo lítico, las células se desintegran y toda su biomasa se recicla como materia orgánica soluble que, junto con los productos de excreción de la comunidad, se suman al acervo de nutrientes disueltos. Este material es reincorporado por las bacterias que vuelven a producir biomasa y liberan compuestos inorgánicos de carbono, nitrógeno y fósforo, que utilizan las algas.

Desde el punto de vista ecológico y de la transferencia de energía dentro del sistema, la regulación poblacional por eucariontes flagelados difiere de la regulación por virus. Es probable que tanto las poblaciones del fitoplancton como las de bacterias sean reguladas por depredación en condiciones de crecimiento normales y por virosis cuando se produ-

(a)



(b)

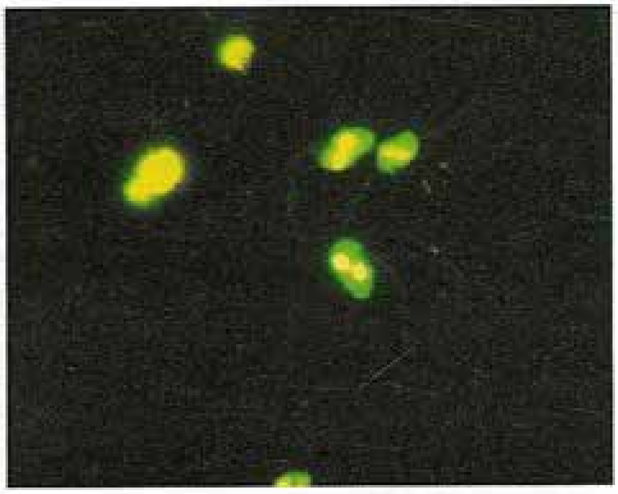


FIG. 24-17. FLAGELADOS Y BACTERIAS EN EL MICROSCOPIO DE FLUORESCENCIA. ***(a)*** *Comunidad acuática enriquecida en un cultivo de laboratorio. Se observan bacterias de diversas formas y tamaños y en color naranja organismos flagelados (teñido con naranja de acridina). Aumento: 1.250 ×.* ***(b)*** *Comunidad acuática natural. Los flagelados (células grandes con núcleos y flagelos) se alimentan de las bacterias (manchas pequeñas) y controlan su crecimiento y su número. Teñido con naranja de acridina (aumento: 1.250 ×). Las bacterias del ambiente natural son muy pequeñas porque el alimento es muy escaso (está muy diluido respecto de un cultivo).*

cen desarrollos demográficos explosivos que escapan de la velocidad de crecimiento de sus depredadores. Estas condiciones de superpoblación permiten que los virus específicos puedan encontrar con alta eficiencia a su célula objetivo y controlar su desarrollo.

Así, el estudio de la relaciones ecológicas de los microorganismos en los océanos pone de manifiesto una vez más que las bacterias, estos organismos ubicuos y abundantes, han sido y son las formas de vida "dominantes" sobre la Tierra.

En síntesis

Los dueños del planeta

1. Las primeras células aparecieron en la Tierra hace unos 3.800 millones de años. El ambiente era cálido y reductor, la atmósfera no tenía O_2 y estaba compuesta por CO_2, nitrógeno, hidrógeno y vapor de agua. Los primeros microorganismos deben haber sido termófilos, anaerobios obligados, fotosintetizadores y/o fermentadores.
2. Al cabo de 1.500 millones de años, aparecieron las cianobacterias, que mediante la fotosíntesis enriquecieron en O_2 la atmósfera del planeta. Mil millones de años más tarde aparecieron los primeros eucariontes.
3. Como consecuencia de la fotosíntesis, las condiciones ambientales cambiaron: la absorción del CO_2 atmosférico disminuyó el efecto invernadero y el O_2 liberado oxidó la corteza mineral y elevó la concentración atmosférica de ese gas al 21% actual. Los procariontes se diversificaron enormemente y colonizaron todo tipo de ambientes, aun los más extremos.

Un lugar en la historia natural

4. En el siglo XVII, Antonie van Leeuwenhoek observó y describió por primera vez protozoos y bacterias. A mediados del siglo XIX, las bacterias y los microorganismos con núcleo fueron ubicados por Ernest Haeckel en un nuevo reino, el de los Protistas. En 1956, Herbert Copeland propuso un sistema de clasificación que comprendía cuatro reinos: plantas, animales, protistas y los procariontes, agrupados en el reino Monera.

La clasificación de los procariontes

5. En un primer momento, la clasificación de los procariontes se basó en la utilización de caracteres fenotípicos generales y características de tinción. Luego se obtuvieron árboles de asociaciones entre microorganismos, para lo cual se usaron las capacidades bioquímicas y metabólicas. Para construir estos árboles se tenían en cuenta las vías de obtención de energía y los tipos de nutrición, las condiciones fisicoquímicas de vida y las capacidades pa-

En síntesis (Cont.)

ra utilizar diferentes fuentes de carbono, nitrógeno y azufre mediante procesos de oxidación o de fermentación.

6. Carl R. Woese utilizó las similitudes y las diferencias entre secuencias del rRNA 16S para medir la distancia evolutiva entre diferentes grupos de bacterias. De esa manera se pudo establecer, desde el punto de vista filogenético, la existencia de tres dominios: Archaea, Bacteria y Eukarya. Archaea y Bacteria son procariontes, pero en el aspecto molecular son tan diferentes uno de otro como lo son de Eukarya. Las ideas más aceptadas sostienen que los eucariontes surgieron por unión simbiótica de dos o más células procariontes y que la línea de Archaea está más ligada a la de Eukarya que a la de Bacteria.

La diversidad de los procariontes

7. El dominio Bacteria se ha dividido en doce grandes linajes, agrupados de acuerdo con la afinidad entre las secuencias de sus RNA ribosómicos. Los más antiguos incluyen organismos hipertermófilos y anaerobios; los más modernos están integrados por las bacterias grampositivas, las cianobacterias y las proteobacterias.
8. El dominio Archaea se ha dividido en dos grandes grupos: Crenarqueota y Euriarqueota. El primero está formado por hipertermófilos; el segundo, por bacterias metanogénicas halófilas. Se ha propuesto un tercer grupo, Korarqueota, cuyos integrantes se conocen sólo a partir de secuencias de RNA 16S obtenidas de muestras ambientales. No se consideran un grupo monofilético.

El hábitat de los procariontes

9. Los representantes del dominio Bacteria han colonizado hábitats muy diversos: aguas dulces y salobres, zonas calientes y frías, terrenos fangosos, fisuras de rocas, sedimentos marinos y el aire. Algunos se alojan como comensales, parásitos o simbiontes en distintos órganos de animales muy diversos, o persisten asociados con raíces y tallos de plantas, con hongos (líquenes) y protozoos.
10. Los integrantes de Archaea pueden habitar ambientes con condiciones extremas o moderadas. Algunos toleran temperaturas superiores a 100 °C (hipertermófilos) o inferiores a 0 °C (psicrófilos), concentraciones salinas muy superiores a las del agua del mar (halobacterias) y pH extremos. Pueden ser aerobios o anaerobios, estrictos o facultativos. Algunos son metanogénicos y habitan sedimentos marinos, de agua dulce y de pantanos.

Características de Bacteria y Archaea

11. La longitud de las células procariontes varía de unas décimas a varias centenas de micrómetros; su volumen es menor al micrómetro cúbico. La alta relación superficie-volumen favorece el intercambio de nutrientes y productos de excreción entre el citoplasma y el medio que rodea a la célula. La respiración y la fotosíntesis tienen lugar sobre la membrana plasmática o sobre sus invaginaciones.
12. Las formas celulares de los integrantes de Bacteria son diversas: esferas pequeñas (cocos), ovoides (cocobacilos), cilindros rectos (bacilos), espiraladas y alargadas (espirilos y espiroquetas), bastones curvos (vibriones) y filamentos. Las formas más frecuentes de los representantes de Archaea son los bacilos y los cocos.
13. En la célula procarionte se puede diferenciar el citoplasma, la envoltura y los apéndices externos. El citoplasma contiene el material genético (DNA), los ribosomas e inclusiones. La envoltura está formada por la membrana plasmática, la pared celular y la cápsula. Son apéndices externos los flagelos, las fimbrias y los pili.
14. Los procariontes poseen un cromosoma formado por una única molécula circular de DNA de doble cadena, que se encuentra libre en el citoplasma. Puede haber además una o más moléculas pequeñas de DNA, también circular (plásmidos).
15. Una célula procarionte puede tener 10.000 ribosomas agrupados en polirribosomas a lo largo de moléculas de mRNA. La diferencia más importante entre los ribosomas de Bacteria y Archaea, que sustenta su separación en dos dominios diferentes, se encuentra en la secuencia de bases nitrogenadas de sus fracciones de RNA 16S.
16. Las inclusiones son gránulos formados por glucógeno, lípidos, polifosfatos, azufre o pigmentos fotosintéticos.
17. La membrana plasmática de los miembros de Bacteria es similar a la de los eucariontes, pero no posee colesterol ni otros esteroides. En los integrantes de Archaea, la membrana puede ser una bicapa si los lípidos se unen a un solo glicerol, o una monocapa más rígida si se unen a un glicerol por cada extremo. En ningún caso poseen colesterol.
18. La pared celular de los miembros de Bacteria está constituida por peptidoglucanos o mureína. Debido a su respuesta a la coloración de Gram, la estructura y el grosor de la pared define dos grupos: grampositivo y gramnegativo. Los micoplasmas son patógenos intracelulares obligados y carecen de pared. Los miembros de Archaea presentan paredes celulares que pueden tener seudopeptidoglucano, proteínas o glucoproteínas. Estas variaciones son adaptaciones relacionadas con la resistencia a condiciones ambientales extremas. También pueden presentar, por fuera de la pared, una capa de proteínas y glucoproteínas.
19. Muchos procariontes secretan una capa mucilaginosa de polisacáridos (glucocáliz). Sus funciones parecen estar relacionadas con la adherencia y la conservación de agua, evitar la desecación y constituir un obstáculo a la fagocitosis y al ataque por parte de células del sistema inmunitario de los hospedadores.
20. Los flagelos otorgan movilidad a las bacterias. Las fimbrias permiten la adherencia a otras células o a superficies inertes. Los pili intervienen en el mecanismo de conjugación y en el intercambio de material genético.
21. Las endosporas son estructuras de resistencia producidas por algunos integrantes de Bacteria cuando las condiciones ambientales son desfavorables. Presentan una extraordinaria resistencia al calor, a la desecación, a las radiaciones, a los ácidos y a otros agentes químicos. Pueden permanecer muchos años con un metabolismo casi nulo, pero continúan siendo viables y se reactivan en condiciones favorables. No se conocen Archaea que formen estructuras similares.
22. Las bacterias flageladas se mueven por una sucesión de "carreras" y "paradas", en una dirección u otra, según el sentido de rotación del flagelo. Las espiroquetas poseen un filamento axial que

En síntesis *(Cont.)*

les permite desplazarse en medios líquidos y viscosos (humus y lodo). Algunas cianobacterias, bacterias púrpuras y verdes y algunas Archaea se desplazan por flotación mediante vesículas de gas.

23. Las bacterias realizan movimientos de cinesis y taxis. La cinesis es una combinación de movimiento al azar y conservación de la dirección mientras aumenta la intensidad de un estímulo. La taxis, en cambio, es el movimiento orientado hacia la fuente del estímulo. Ciertos espirilos contienen cuerpos diminutos de magnetita que les permiten orientarse al interactuar con el campo magnético de la Tierra.
24. Los procariontes se reproducen por fisión binaria. Durante este proceso ocurren mutaciones que, debido a la condición haploide de estos organismos, se expresan rápidamente y pueden ser seleccionadas o no por las fuerzas selectivas presentes. Esta característica, sumada a sus cortos tiempos generacionales, son los responsables de su gran adaptabilidad y diversidad. La conjugación, la transformación y la transducción son fuentes adicionales de variabilidad genética en los procariontes.

Energía y nutrición

25. Los procariontes presentan dos tipos principales de fotosíntesis: oxigénica y anoxigénica. La fotosíntesis oxigénica es semejante a la de las plantas y se encuentra presente en las cianobacterias. Los organismos anoxigénicos tienen bacterioclorofilas con un solo fotosistema que realiza fotofosforilación cíclica. Pueden utilizar ácido sulfhídrico, azufre, hidrógeno o materia orgánica como poder reductor, razón por la cual no liberan O_2 (su presencia inhibe al sistema). No se conocen Archaea fotosintéticas.
26. Los procariontes quimiolitótrofos obtienen energía por oxidación de compuestos inorgánicos en presencia de O_2. Los electrones cedidos por estas sustancias ingresan en una cadena de transporte semejante a la cadena respiratoria. La fuente de carbono es el CO_2. Se agrupan en oxidadores de hidrógeno, nitrógeno, azufre, hierro y metano o compuestos metilados.
27. Los quimioheterótrofos o quimioorganótrofos obtienen la energía y los nutrientes por oxidación de compuestos orgánicos. Las moléculas orgánicas actúan como dadores de electrones y sus elementos constitutivos, como nutrientes. Según cuál sea el aceptor final de electrones en la respiración, los organismos se pueden clasificar de la siguiente manera: respiradores aeróbicos, reductores de nitratos, de hierro férrico, de sulfato o de CO_2. En ambientes con abundante materia orgánica pero que carecen de aceptores de electrones, los microorganismos realizan fermentación.

Ecología microbiana en los océanos

28. Las aguas naturales no contaminadas (continentales y marinas) contienen una comunidad bacteriana cuya biomasa y productividad son semejantes y a veces superiores a las del fitoplancton. Esto se pudo establecer a partir del estudio del ciclo microbiano, que consiste en una microrred trófica compuesta por bacterias, eucariontes unicelulares y algas.
29. El control biológico de las poblaciones bacterianas se produce a través de eucariontes flagelados y virus. Los eucariontes flagelados actúan en condiciones de crecimiento normal de las poblaciones. El control viral ocurre en casos de desarrollos demográficos explosivos, que permiten que los virus encuentren con alta eficiencia a su célula objetivo y controlen su desarrollo.

Cuestionario

1. **a.** ¿Las esporas se pueden considerar como estructuras de supervivencia?
   b. ¿En qué casos las esporas constituyen un problema para el ser humano?
2. Se dice que los procariontes son más primitivos que los eucariontes. ¿Esto significa que son idénticos a las formas de vida que existieron antes de que surgieran los eucariontes?
3. En su libro *Las fronteras de la vida* (1994), John Postgate sostiene que "Colectivamente, los microbios abarcan todos los procesos que las células son capaces de realizar. Se trata de una gama de capacidades enormemente más amplia que la que encontramos en los organismos superiores; en cierto sentido, definen los límites bioquímicos de la vida terrestre". Discuta la validez esta afirmación.
4. Al analizar la gran ventaja energética de los procesos oxidativos, surge una pregunta: ¿por qué siguen existiendo microorganismos fermentativos y anaerobios estrictos, cuyos metabolismos liberan poca energía y permiten un crecimiento muy lento? ¿Cuál es la respuesta a esta pregunta?
5. Las nanobacterias son formas esféricas u ovaladas que miden entre 20 y 150 nanómetros. Fueron descubiertas en la década de 1980 por el geólogo estadounidense Robert Folk cuando estudiaba una muestra de piedra caliza proveniente de Viterbo (Italia). Desde entonces se han hallado en numerosos lugares, incluidos cálculos renales y calcificaciones formadas en vasos sanguíneos humanos. Se ha conseguido cultivarlas en condiciones de laboratorio y parecen capaces de formar cristales minerales (fenómeno conocido como biomineralización). Sin embargo, aún

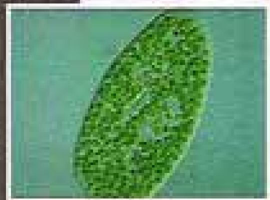
Cuestionario *(Cont.)*

se discute si se trata de seres vivos o si son meros cristales. Las bacterias más pequeñas que se conocen son los micoplasmas, que miden unos 200 nanómetros de diámetro. Un grupo de expertos reunido en 1999 por el *National Research Council* elaboró un informe en el que se afirma que no pueden existir seres vivos por debajo de ese tamaño.

a. ¿Por qué?

b. ¿Qué tipo de evidencia representaría una prueba decisiva a favor de la existencia de las nanobacterias?

Capítulo 25



Eukarya I: los protistas, eucariontes heterogéneos

Sección 5
La diversidad de la vida

Plantas, hongos, animales (y seres humanos)... somos todos, más allá de nuestras diferencias superficiales, comunidades de bacterias... un paisaje puntillista compuesto de minúsculos seres vivientes.

LYNN MARGULIS

¿Cómo surgieron los eucariontes? Esta pregunta ha intrigado a los biólogos evolutivos desde que reconocieron la existencia de los dos grandes tipos de células, procariontes y eucariontes. El paso de uno a otro fue, sin duda, una de las transiciones evolutivas más significativas, sólo precedida en orden de importancia por el origen de la vida. Las notables diferencias fenotípicas, así como las menos conspicuas similitudes en el aspecto molecular que existen entre eucariontes y procariontes, han generado una multiplicidad de hipótesis explicativas, muchas de ellas contradictorias.

Una pregunta no menos intrigante, si bien más sencilla de responder, es cuándo se produjo este salto en tamaño y complejidad. El registro microfósil indica que los primeros eucariontes habrían aparecido hace alrededor de 1.500 millones de años. Como vimos en el capítulo 1, las células eucariontes se distinguen de las procariontes principalmente por tener el material genético separado del citoplasma mediante una envoltura nuclear, por poseer organelas complejas, entre las cuales se encuentran los cloroplastos y las mitocondrias, y por su mayor tamaño. En el capítulo 1 se podrán revisar las diferencias entre células procariontes y eucariontes y en el capítulo 24, las semejanzas y las diferencias dentro de los dos dominios de procariontes (Archaea y Bacteria) y entre ellos y el de los eucariontes (Eukarya).

Una de las explicaciones más interesantes acerca del origen de las células eucariontes es la que propone la "teoría endosimbiótica", que postula que los eucariontes son en realidad la unión de dos o más organismos que conviven en mutua dependencia desde hace millones de años. Según esta teoría, las células eucariontes se habrían formado cuando ciertos procariontes invadieron otras células procariontes de mayor tamaño, dentro de las cuales permanecieron de manera estable como simbiontes internos (véase cap. 1, El origen de algunas organelas clave) y originaron, entre otras organelas, a las mitocondrias y los cloroplastos. La mayoría de los unicelulares eucariontes modernos probablemente se parecen poco a los primeros eucariontes; dado que son el producto de millones de años de evolución, han sufrido una enorme diversificación. Sin embargo, algunos, como las amebas, han sobrevivido durante largos períodos de tiempo geológico sin experimentar gran-

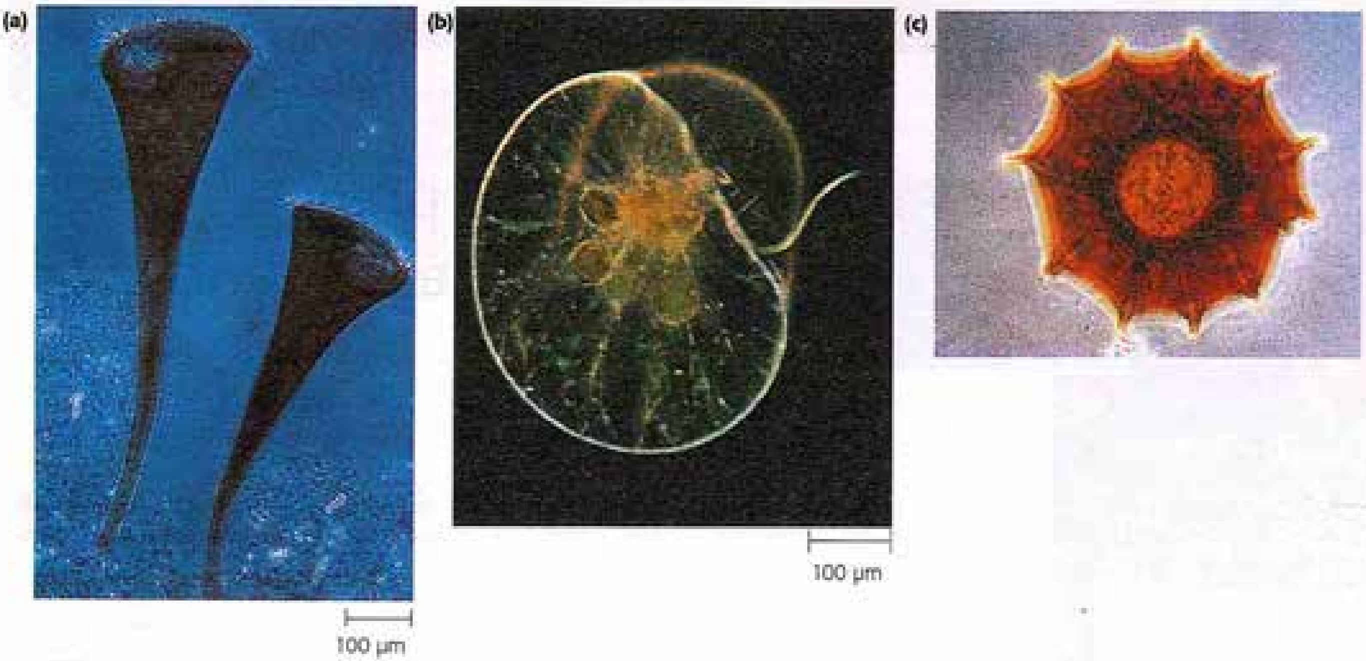


FIG. 25-1. DIVERSIDAD DE PROTISTAS. ***(a)*** *Stentor, un eucarionte ciliado. Cuando se encuentra extendido, se ve como una trompeta. Tiene membranelas que baten rítmicamente y crean una corriente que atrae a las partículas comestibles hacia el surco oral en forma de embudo que lleva a la cavidad bucal ("boca" o citostoma).* ***(b)*** *Noctiluca scintillans, un dinoflagelado marino bioluminiscente. Dentro de la célula pueden verse las diatomeas pardo-amarillas que este Noctiluca ingirió.* ***(c)*** *La teca brillantemente coloreada de Arcella dentata consiste en un material proteico secretado por el organismo.*

des cambios, probablemente porque sus principales características constituyen adaptaciones eficientes para el ambiente relativamente estable en el que viven.

Historia de una clasificación conflictiva

Muchos de los organismos que mencionaremos en este capítulo fueron tradicionalmente incluidos dentro del grupo de los protistas, correspondiente a la clasificación de la vida en cinco reinos (véase cap. 23). En este grupo coexisten organismos tan diversos como las diatomeas, las colonias de *Volvox* y los tripanosomas. Su heterogeneidad resultó tan conflictiva que en determinado momento se decidió definir a los protistas como "todos aquellos eucariontes que no son vegetales, ni animales, ni hongos" (fig. 25-1).

En el pasado era común considerar a los eucariontes unicelulares y fotosintéticos como "plantas inferiores" o algas (recuadro 25-1, *Las llamadas algas*) y a los heterótrofos unicelulares como "animales inferiores" o protozoos. Análogamente, los mohos mucilaginosos y los mohos acuáticos se consideraban "hongos inferiores". Posteriormente se comprobó que, exceptuando el caso de las algas verdes, que hoy sabemos que dieron origen a las plantas (véase cap. 26), los protistas actuales representan linajes que no están íntimamente relacionados con plantas, hongos o animales. Se redefinió así la clasificación y se creó el reino Protoctista (véase cap. 23, La clasificación de los reinos y los dominios) para incluir a "todas las criaturas inferiores, o seres orgánicos más primitivos, tanto de naturaleza similar a la de las plantas como a la de los animales". Sin embargo, esta denominación, en la práctica, se utilizó muy poco.

Si la denominación del grupo fue conflictiva, la clasificación de sus integrantes no lo fue menos. A medida que la microscopia electrónica y las técnicas genéticas, moleculares y bioquímicas aportaron nueva información acerca de los protistas, su clasificación se fue reestructurando. Por ejemplo, los biólogos sistemáticos postularon que algunos protistas autótrofos se asemejaban más a los hongos acuáticos que a otros protistas, o que los protistas heterótrofos que causan la malaria podían tener un antecesor autótrofo. Todas esas hipótesis siguen sufriendo nuevos cuestionamientos. En la actualidad, los sistemáticos cladistas buscan un nuevo camino basado en la construcción de grupos monofiléticos, pero se enfrentan con la limitación de que aún no se conocen con profundidad las relaciones de ancestralidad y descendencia de los diferentes taxa que constituyen el grupo tradicionalmente llamado protistas.

Como se mencionó, una de las mayores dificultades a la hora de clasificar a los organismos comúnmente denominados protistas radica en que éstos no constituyen un grupo monofilético, es decir, este grupo no reúne a un ancestro y a todos sus descendientes, sino sólo a algunos de ellos. Es probable, además, que haya más de un ancestro común para este grupo (véase cap. 23, El cladismo y el ideal monofilético).

En la figura 25-2 se muestra un árbol filogenético que representa una hipótesis de las relaciones filogenéticas entre los protistas. Junto a él se incluye la clasificación tradicional en cinco reinos. Una comparación entre estas clasificaciones evidencia las diferencias que existen en-

Recuadro 25-1

Las llamadas algas

Las algas son organismos fotosintéticos de importancia fundamental en la producción energética global. Tienen una estructura relativamente simple: pueden ser unicelulares, formar un filamento, una lámina de células o un cuerpo sólido similar a una planta, pero de menor complejidad y sin vascularización.

Las algas unicelulares se encuentran habitualmente flotando o fijas a sustratos vegetales o a rocas cerca de la superficie de océanos y aguas continentales, donde abunda la luz. Junto con pequeños invertebrados y larvas de animales de mayor tamaño constituyen el *plancton* (del griego *planktos*, vagabundo), el *perifiton* (*peri*, alrededor; *phyton*, vegetal) y el *fitobentos* (*benthos*, fondo). Otras habitan suelos fértiles, desérticos o helados, cortezas y oquedades de los árboles e incluso la superficie de rocas desnudas. Además, en algunas formas endosimbióticas viven dentro de otros organismos. Cada alga, ya sea una única célula o un grupo de células, constituye un individuo que sólo requiere luz, CO_2 y minerales para sobrevivir y reproducirse.

El plancton contribuye con un 40% de la producción primaria de materia orgánica del planeta y aporta casi el 100% de la producción primaria de los sistemas marinos, que suministra cantidades enormes de O_2 a la atmósfera (véase cap. 49, Primer nivel trófico: los productores). La contribución del perifiton y el fitobentos cobra importancia en ambientes lóticos (ríos, arroyos) y en la plataforma continental marina.

La mayoría de las algas multicelulares presentan adaptaciones que les permiten vivir en aguas poco profundas a lo largo de las costas, donde habitualmente se acumulan muchos nutrientes, pero donde las condiciones de vida son difíciles. En una costa rocosa, por ejemplo, las algas multicelulares marinas están sujetas a grandes fluctuaciones de humedad, temperatura, salinidad y luz, soportan el golpe del oleaje y la acción abrasiva de las partículas de arena. Muchas de ellas son el soporte de una gran cantidad de algas más pequeñas que son el alimento de crustáceos, moluscos y peces.

Las algas varían mucho en sus características bioquímicas, en especial en la pigmentación, el tipo de reservas alimenticias, el número y la posición de sus flagelos, cuando los tienen, y las características de la pared celular. Típicamente, las paredes de las algas contienen celulosa, pero algunas tienen otros polisacáridos que les dan una consistencia mucilaginosa. Esta característica particular hace que muchas de ellas, como las algas rojas y pardas, se utilicen en las industrias de la alimentación y farmacéutica.

En un principio, los nombres de algunas algas derivaban de los colores de los pigmentos dominantes, que enmascaran al verde brillante de las clorofilas (véase cap. 6, La absorción de la luz: los pigmentos y las antenas) y les permiten vivir realizando fotosíntesis a profundidades mayores, donde la luz llega muy atenuada y con un espectro diferente del que llega a la superficie.

tre ambas y permite comprender los problemas con los que se enfrentan los biólogos sistemáticos al intentar ordenar este grupo (fig. 25-2).

Pareciera que los tradicionalmente llamados protistas comparten muchas características. Sin embargo, un análisis detallado revela que ninguna característica es común a la totalidad de los grupos, excepto la de ser eucariontes. Tomemos como ejemplo el hábitat; algunos habitan en aguas marinas, otros en agua dulce, algunos en ambos ambientes o incluso en ambientes terrestres. Su morfología externa también es muy diversa: las superficies de sus células están rodeadas de estructuras rígidas o están desnudas. En cuanto a la locomoción, algunos se mueven por cilios, otros por flagelos y otros aun emitiendo prolongaciones de la superficie celular, con los que realizan movimientos ameboides. Algunos incluso son inmóviles.

La endosimbiosis es una característica relevante de este grupo, que se da con gran frecuencia en la actualidad (fig. 25-3). Se postula que evolutivamente no sólo se produjeron simbiosis primarias (como las descritas al comienzo del capítulo), con probabilidad de modo independiente en varios grupos, sino que los eucariontes que surgieron por este proceso habrían sufrido eventos de **endosimbiosis secundaria** e incluso **terciaria** cuando incorporaron a otros eucariontes unicelulares. Las sucesivas simbiosis permitirían explicar la aparición secuencial de distintas organelas y al mismo tiempo interpretar por qué algunos grupos tienen cloroplastos con dos, tres o cuatro membranas que rodean y conforman la organela. Las algas rojas poseen cloroplastos con sólo dos membranas, lo que indicaría que su origen se debe a la adquisición de bacterias del tipo de las cianobacterias. Otros grupos como los stramenopilos tienen plástidos que se habrían originado por endosimbiosis secundaria con organismos eucariontes similares a las algas rojas (aunque no deriven de ellas). Finalmente, hay grupos, como los dinoflagelados, que habrían adquirido sus plástidos por endosimbiosis terciaria (ensayo 25-1, *Endosimbiosis secundaria y terciaria*). Algunos dinoflagelados en la actualidad realizan simbiosis con cnidarios (véase cap. 28, Simetría radial: cnidarios y ctenóforos), asociación que recibe el nombre de zooxantelas y es común en zonas de arrecifes.

Las formas de nutrición también son desconcertantemente variadas: los eucariontes pueden ser autótrofos, heterótrofos o ambas cosas a la vez. La reproducción puede ser tanto sexual como asexual y en algunos organismos pueden coexistir ambas formas de reproducción. Muchos alternan entre generaciones haploides y diploides durante su ciclo de vida y en otros hay una generación predominante (véase cap. 7).

A continuación intentaremos describir los rasgos más significativos de esta diversidad, que parecería que es inabarcable, con un recorrido rama por rama por nuestro árbol hipotético.

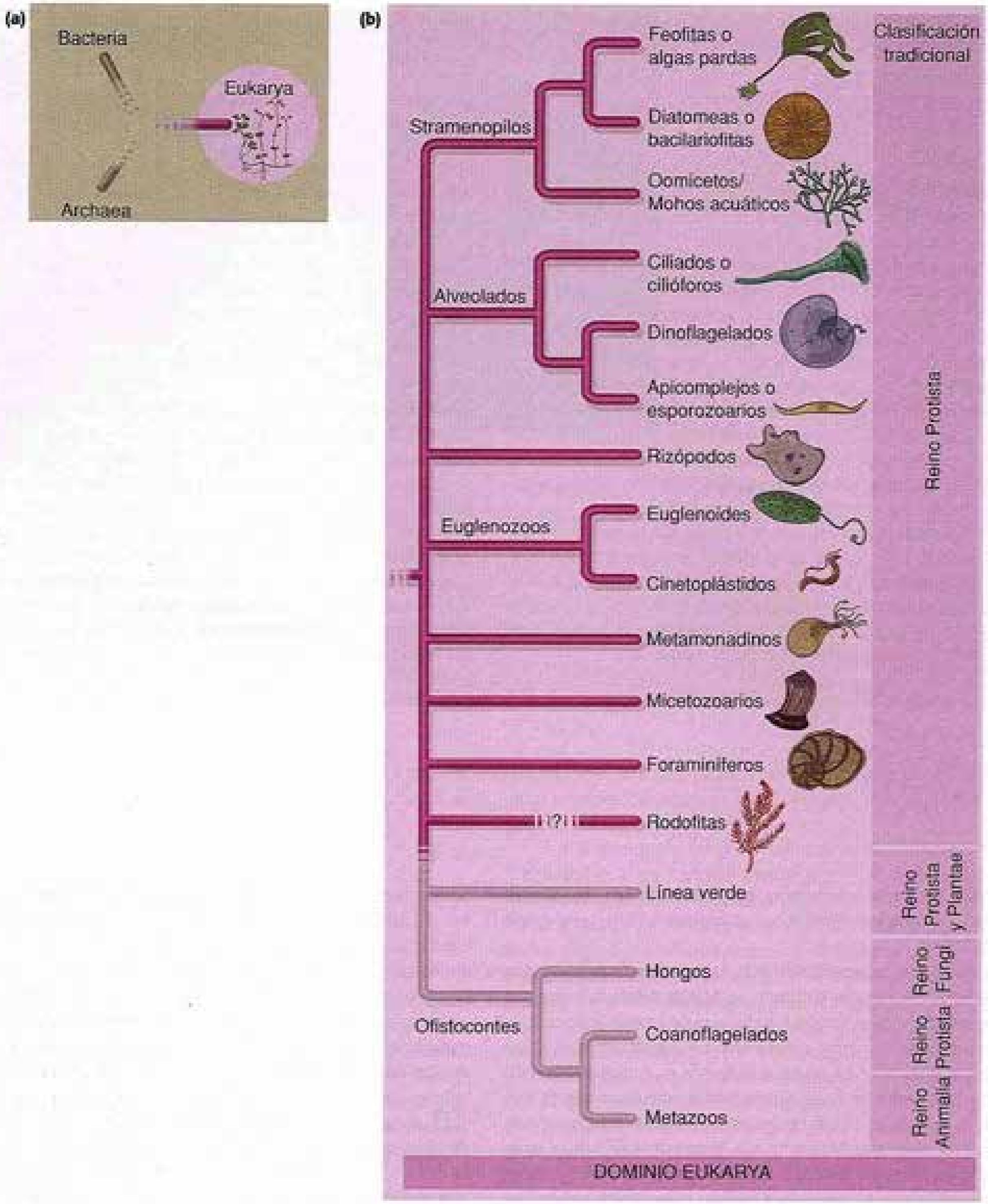


Figura interactiva

FIG. 25-2. RELACIONES FILOGENÉTICAS HIPOTÉTICAS. ***(a)*** *Relaciones filogenéticas entre los eucariontes y los otros dos dominios, Bacteria y Archaea.* ***(b)*** *Relaciones hipotéticas entre algunos de los organismos tradicionalmente ubicados en el reino protista. Las ramas coloreadas, en la parte superior del árbol, indican la ubicación filogenética de los grupos que se tratan en este capítulo. Los nombres en el extremo de cada rama, al lado de los pequeños esquemas de los organismos representativos de cada grupo, no señalan categorías taxonómicas, sino la denominación común de ese grupo de organismos. A la derecha del árbol se indica la clasificación tradicional que se corresponde con la clasificación en cinco reinos. Este árbol filogenético es sólo uno entre varios árboles posibles. Tal vez en este mismo momento, mientras usted lo transita, nuevos análisis estén modificando las relaciones entre los grupos.*

Mechones de pelos: stramenopilos



La denominación Stramenopila deriva del latín (*stramen*, paja, y *pilus*, pelo). En la actualidad, dentro de los stramenopilos se incluye a varios grupos de organismos fotosintéticos como las feofitas y las diatomeas, entre otros, que antes se clasificaban dentro de los protistas autótrofos, y a los oomicetos, que formaban parte del grupo de los hongos.

La característica derivada más destacada de los stramenopilos es, como sugiere su nombre, la presencia en algún momento de su ciclo biológico de mechones de pelos huecos, que se ubican sobre los flagelos. Los flagelos de una misma célula difieren en su forma y orientación.

Durante el proceso evolutivo, muchos stramenopilos perdieron secundariamente los mechones de pelos y los flagelos característicos, lo que complica bastante la clasificación. Algunos autores incluyen a este grupo dentro de los organismos que contienen pigmentos pardos, llamado "línea parda", de la cual se derivarían también las *haptofitas* que, además de los flagelos, tienen un apéndice filamentoso. También se incluyen dentro de la línea parda las *crisofitas* (algas pardo-doradas) y las *xantofitas* (algas verde-amarillas).

Los stramenopilos también se han designado como chromista, que significa coloreado, aunque sólo presentan color los grupos fotosintéticos que tienen clorofila *a* y *c* y crisolaminarina como sustancia de reserva. Estas características, entre otras, los diferencia de la línea verde cuyos pigmentos fotosintéticos son clorofila *a* y *b* y el almidón es la sustancia de reserva.

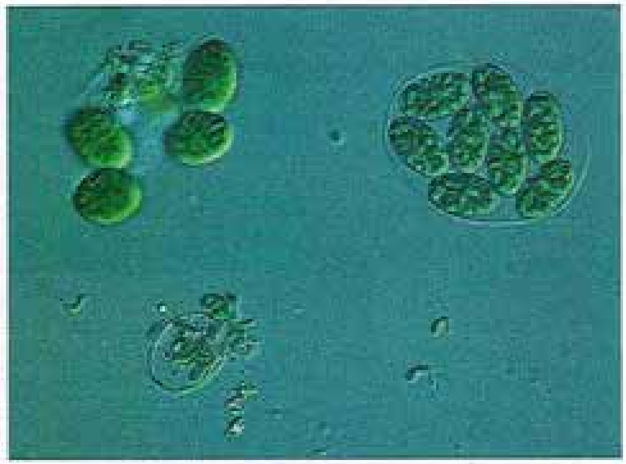
Muchas especies de stramenopilos forman parte del fitoplancton marino y de agua dulce.

Feofitas o algas pardas

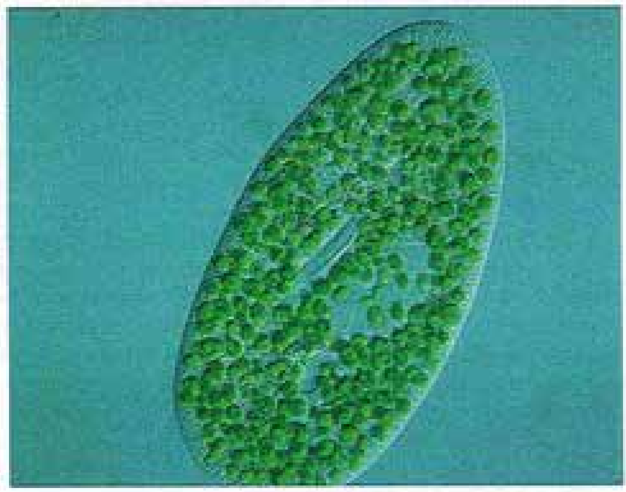


LAMINARIA, *UN ALGA PARDA.*

(a)



(b)



(c)

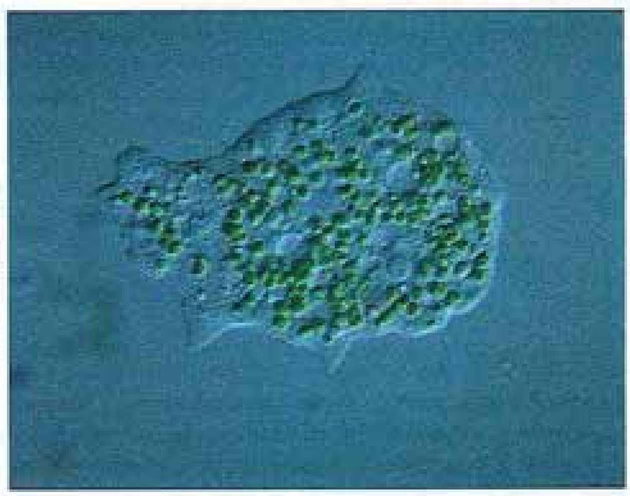


FIG. 25-3. ALGUNOS ENDOSIMBIONTES ACTUALES. *En **(a)** y **(b)** se observan especies de Chlorella, un integrante de la línea verde emparentado con los ancestros del grupo de las plantas, conviviendo endosimbióticamente con dos protistas: un rizópodo **(a)** (Mayorella viridis) y un alveolado **(b)** (Paramecium bursaria). En **(c)** se observa uno de los eslabones en la línea evolutiva de los rodofitas (Glaucocystis) originado a partir de la endosimbiosis entre un eucarionte heterótrofo y un procarionte autótrofo similar a las cianobacterias. La endosimbiosis existió y existe en la actualidad y les ha posibilitado a los organismos de ambientes cambiantes sobrevivir en esas condiciones. El reconocimiento de su existencia permite comprender relaciones evolutivas que hasta hace relativamente poco tiempo parecían inexplicables.*

Ensayo 25-1

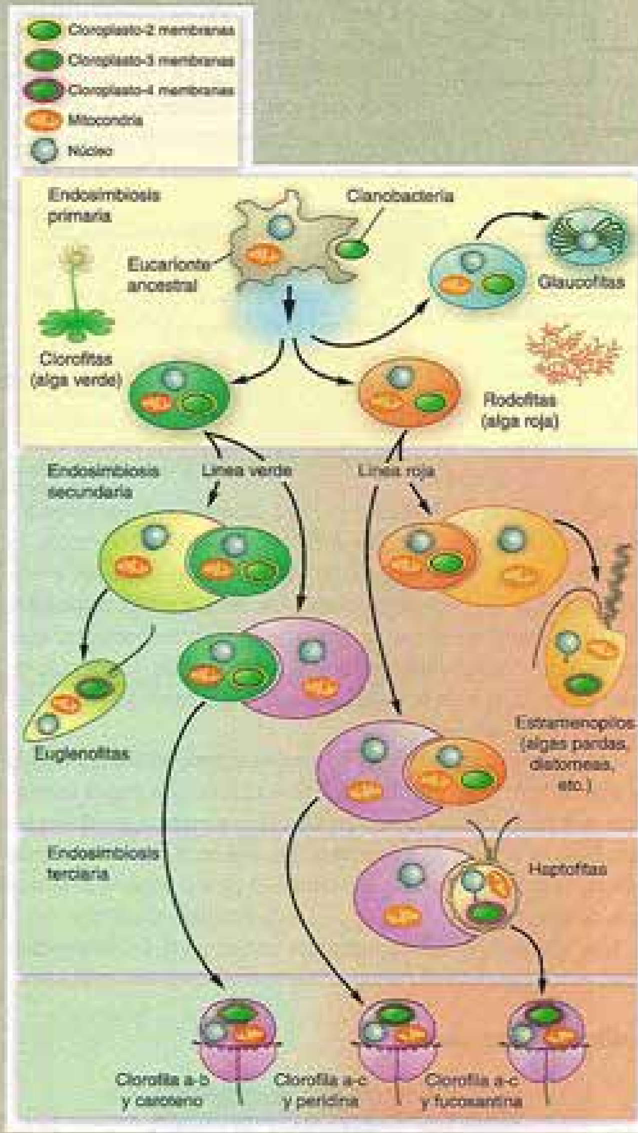
Endosimbiosis secundaria y terciaria

En la historia evolutiva temprana de los eucariontes se habrían producido múltiples eventos de endosimbiosis que dieron origen a diversos linajes. El evento de endosimbiosis inicial en el origen del linaje de los eucariontes habría sido la fagocitosis de una cianobacteria por una célula ancestral portadora de un núcleo y citoplasma.

En la figura se representan algunos de los principales eventos que habrían definido las características clave de algunos grupos de protistas. Sin embargo, los procesos de endosimbiosis no parecen haber sido lineales, ya que diversos grupos de organismos pueden haber experimentado procesos secuenciales, recurrentes o cruzados de simbiosis. Ello hace que se hable de un proceso "promiscuo" de endosimbiosis, cuyo resultado es que diversos caracteres aparecen distribuidos en "mosaico" en los distintos grupos. Este tipo de procesos sustenta la hipótesis del origen polifilético de los protistas, lo cual explica que resulte imposible aplicar criterios cladísticos estrictos en la clasificación de este linaje. Si bien se plantea que el evento que originó al eucarionte simbiótico ancestral habría sido único, esto es difícil de aceptar si se observan la recurrencia y la multiplicidad de este tipo de eventos en la historia evolutiva del linaje.

La presencia de tres o más membranas es indicativa del número de simbiosis ocurridas. Sin embargo, dado que en algunos casos se postula que alguna de estas membranas podrían haberse reabsorbido, su número sólo sería indicativo de la mínima cantidad de eventos de simbiosis acontecidos. Por otro lado, la presencia de nucleomorfos (o núcleos relictuales) hallados en los cloroplastos de algunos organismos permiten detectar el fenómeno de endosimbiosis, así como su antigüedad. Las endosimbiosis más antiguas sólo dejan como rastro, además de las membranas, restos de DNA, ya que el nucleomorfo tiende a desaparecer. Es interesante considerar casos como el de los apicomplejos en los que se conserva el apicoplasto, un cloroplasto relictual. El cloroplasto se habría perdido cuando estos organismos se transformaron en parásitos durante todo su ciclo de vida. Algo similar ocurre con los cinetoplástidos, dado que conservan genes que explican un pasado autotrófico.

Otro aspecto destacable es que durante la historia evolutiva de los eucariontes se han producido múltiples intercambios de genes entre los organismos simbiontes, de modo que el genoma nuclear de los eucariontes es un mosaico de genes que revela la complejidad de esta trama evolutiva cuyas novedades incluyeron no sólo el origen de nuevas variantes por mutación sino, fundamentalmente, procesos como la fagocitosis de organismos que dio lugar a asociaciones estables y a un intercambio horizontal activo de genes. De ese modo, las plantas actuales presentan algunos genes sin función en la fotosíntesis, pero que las asocian a las cianobacterias. Últimamente algunos autores interpretan los fenómenos de endosimbiosis como el "paradigma de la muñeca rusa", ya que cada episodio de endosimbiosis conduce a una transferencia de genes a gran escala que "rediseñaría" el genoma nuclear del organismo que inició la fagocitosis.



Esquema que representa los posibles eventos de endosimbiosis.

Viven tanto en mares de aguas templadas como en las costas rocosas de las regiones más frías del mundo; algunas incluso son dulceacuícolas.

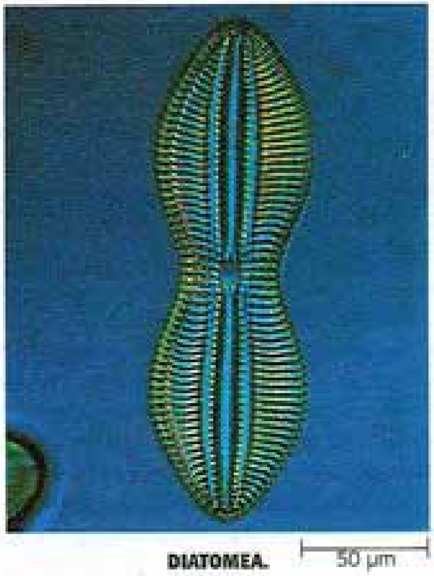
Suelen ser muy grandes y llegan a formar verdaderos "bosques oceánicos". Las de mayor tamaño son las del orden *Laminariales*, que pueden alcanzar 100 metros de longitud, como en las especies de los géneros *Nereocystis* y *Macrocystis*. En esos casos, el cuerpo, o talo, está bien diferenciado en un soporte, un estípite y una lámina, semejantes a la raíz, el tallo y la hoja respectivamente, de una planta, pero con diferente organización interna. Algunas especies tienen, en el centro del estípite, cadenas de células conductoras alargadas, similares a las células que transportan azúcares en las plantas conocidas como traqueofitas (véase cap. 45). Los azúcares producidos en las láminas expuestas a la luz solar, son transportados al estípite y al soporte, que pueden estar muy por debajo de la superficie del agua. Las paredes celulares de las feofitas contienen celulosa y, en algunos casos, ácido algínico, que favorece la fijación a las rocas. Esta sustancia se utiliza comercialmente en productos cosméticos y alimenticios. El género *Laminaria* es el más cultivado en el mundo para estos fines, principalmente en China y Japón.

Los ciclos de vida de la mayoría de las algas pardas incluyen una alternancia de generaciones (véase cap. 7, La meiosis en organismos con distintos ciclos vitales); en algunas especies, los organismos de distintas generaciones son iguales –generaciones isomórficas–, mientras que en otras son diferentes –generaciones heteromórficas–. En las especies de mayor tamaño, el gametofito es mucho más pequeño que el conspicuo esporofito, una tendencia evolutiva semejante a la de las plantas (véase cap. 26).

En estas algas, fotosintetizadoras activas, los pigmentos son clorofila *a* y *c* y también fucoxantina, que les da su color pardo. Almacenan crisolaminarina, manitol y a veces aceites, pero nunca almidón, la sustancia de reserva característica de las algas verdes y las plantas.

El género *Sargassum* forma grandes marañas que se mantienen a flote por medio de vejigas llenas de gas (dióxido de carbono). En el Mar de los Sargazos, en el centro del océano Atlántico, estas algas constituyen el soporte de un complejo ecosistema, ya que adheridos a su superficie viven una gran cantidad de organismos sedentarios: otros pequeños protistas, cnidarios, gusanos tubícolas, cangrejos, entre otros.

Diatomeas o bacilariofitas



DIATOMEA.

Se encuentran en ambientes marinos, donde integran el fitoplancton y constituyen una fuente sustancial de alimento para los pequeños animales oceánicos. También suelen vivir como epífitas de feofitas y rodofitas. Habitan además en cuerpos de agua continentales, o en lagunas y estanques hipersalinos o en aguas menos salobres.

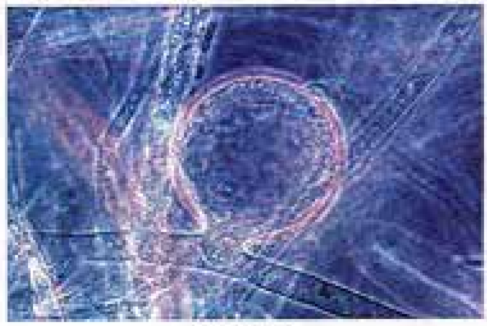
Si bien son unicelulares, las diatomeas a veces forman seudofilamentos o colonias. Carecen de flagelos y tienen dos valvas transparentes muy ornamentadas, impregnadas con sílice que encajan una dentro de otra por sus bordes como una caja de Petri.

Las diatomeas se reproducen tanto en forma sexual como asexual. La mayor parte de su ciclo de vida es diploide y la meiosis se produce justo antes de la formación de gametos haploides. La fusión de gametos se denomina singamia y es semejante a la fecundación en plantas y animales. Luego de producida la singamia, el cigoto diploide (*auxospora*) se desarrolla en una diatomea típica. Normalmente, la reproducción asexual es más frecuente que la sexual y se realiza simplemente por división mitótica, donde cada célula hija retiene una de las valvas paternas y produce otra nueva. Este proceso implica una pérdida gradual de tamaño que se acentúa con cada nueva división. Cuando una diatomea alcanza un tamaño límite, se genera, habitualmente por reproducción sexual, una *auxospora*, que es básicamente una diatomea sin valvas y de mayor tamaño. Las auxosporas tienen el tamaño normal de la especie, previo a la reproducción asexual, y segregan nuevas valvas con el tamaño característico de cada especie.

Todas las diatomeas son fotosintéticas y algunas necesitan algunas sustancias orgánicas –como las vitaminas– para su crecimiento. En sus cloroplastos contienen clorofila *a* y *c*, betacaroteno y xantofilas que les confieren una coloración pardo-dorada. Almacenan sus reservas como crisolaminarina (un carbohidrato) y aceites.

Las valvas silíceas de diatomeas acumuladas durante millones de años constituyen un tipo de roca llamada diatomita, formada por depósitos de una sustancia fina, desmenuzable, llamada "tierra de diatomeas", que se usa como abrasivo para pulir la plata, en dentífricos, como material de filtración y como aislante.

Mohos acuáticos u oomicetos



OOMICETO.

Gran parte de los oomicetos son acuáticos, pero algunos son terrestres. En la mayoría de ellos, el cuerpo –o micelio– está constituido por filamentos cenocíticos, es decir, agrupaciones de núcleos rodeados de citoplasma y una única membrana plasmática. Estos filamentos se llaman *hifas*. Hasta hace relativamente poco tiempo, los oomicetos se clasificaban junto con los hongos, pero ciertas características, como la composición química de la pared celular, revelaron que pertenecen a un linaje distinto. Las paredes celulares de los oomicetos, como las de muchas algas, pero a diferencia de las de los hongos, contienen celulosa.

En la reproducción sexual, los gametos masculino y femenino –contenidos en estructuras que se encuentran en ramas separadas– se fusionan y se producen varios cigotos. Los oomicetos también pueden reproducirse formando esporas asexuales, cada una de las cuales lleva dos flagelos: uno con prolongaciones en forma de cepillo (típico de los stramenopilos) dirigido hacia adelante y otro con forma de látigo dirigido hacia atrás.

La mayoría de los oomicetos son saprobios, es decir, se alimentan de restos de organismos muertos y se desarrollan en ambientes de agua dulce o suelos muy húmedos. Sin embargo, algunas formas son parásitas y patógenas y se han alejado del medio acuático. Una de las especies más perjudiciales es *Phytophthora infestans* (fitoftora literalmente significa "destructor de plantas"), que causa el tizón tardío de la papa. Esta enfermedad arrasó con las cosechas de papa en Irlanda a mediados del siglo XIX y ocasionó grandes hambrunas, con la consecuente muerte y emigración de más de dos millones de personas. Otro miembro económicamente importante de este grupo es *Plasmopara viticola*, que afecta a la vid provocándole una afección conocida como mildiú, que amenazó a la industria vitivinícola francesa durante los últimos años del siglo XIX.

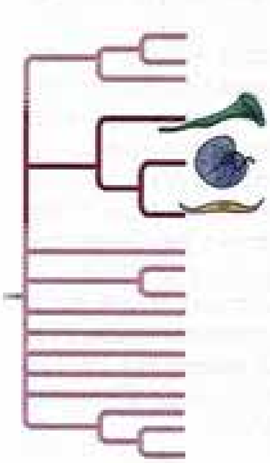
Otros grupos de stramenopilos

Existen otros organismos que evolutivamente se consideraron alejados entre sí que también pueden incluirse dentro de los stramenopilos. Ejemplos de ellos son:

- las crisofitas o algas pardo-doradas caracterizadas por ser unicelulares o coloniales, muchas veces con flagelos insertos en el ápice de la célula. Tienen clorofila *a* y *c* y fucoxantina como pigmento accesorio. Suelen estar cubiertas por diminutas escamas silíceas. En la actualidad, el grupo está restringido a ambientes de agua dulce; sin embargo, el registro fósil demuestra que antiguamente estas algas habitaban en el mar;
- las xantofitas o algas verde-amarillas que tienen formas unicelulares y filamentosas. También poseen clorofilas *a* y *c*, pero carecen de fucoxantina aunque tienen otros pigmentos accesorios. Habitan particularmente aguas dulces y suelos húmedos;
- los silicoflagelados, que son organismos unicelulares con un único flagelo. Tienen un esqueleto silíceo interno y prolongaciones citoplasmáticas que originan finos seudópodos. Poseen clorofilas *a* y *c*, fucoxantina y otros pigmentos accesorios. Viven en océanos, en particular en zonas frías, por lo que su presencia en el registro fósil se utiliza para inferir la temperatura del pasado en ciertas partes del planeta;
- los opalínidos, que son un grupo de organismos heterótrofos con cilios, por lo que se consideraban ciliados primitivos. Se diferencian desde el punto de vista morfológico de los ciliados porque habitualmente poseen muchos núcleos iguales. No se encuentran como organismos de vida libre, ya que son sobre todo parásitos intestinales de anfibios, aunque también se han encontrado en el intestino de algunos reptiles y peces.

Si se confirma, tal como todos los estudios parecen indicar, que la presencia del flagelo con mechones de pelos huecos en alguna parte del ciclo biológico de los grupos de organismos mencionados es una característica compartida homóloga, los stramenopilos deberán considerarse como un grupo monofilético ampliamente diversificado.

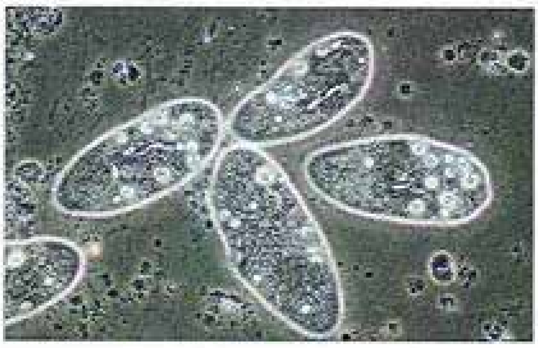
Vesículas de almacenamiento de calcio: los alveolados



Son unicelulares, algunos fotosintéticos y a menudo ciliados o flagelados. Forman un grupo monofilético que incluye a los ciliados, los dinoflagelados y los apicomplejos.

La característica derivada más destacada de los alveolados es la presencia de vesículas, los alvéolos, por debajo de la membrana plasmática, que son reservorios de calcio.

Ciliados o cilióforos



PARAMECIO

Pueden vivir tanto en aguas continentales como en ambientes marinos; también se encuentran en el suelo y si bien la mayoría son de vida libre, también los hay parásitos no patógenos.

Se caracterizan por la presencia de numerosos cilios vibrátiles en su superficie. Muchas especies tienen una "boca" funcional o *citostoma* rodeada de cilios que asisten en la captura de presas. Los cilios, las membranelas (cilios adheridos en hilera) y los cirros (agrupamientos de cilios) se mueven en forma muy coordinada.

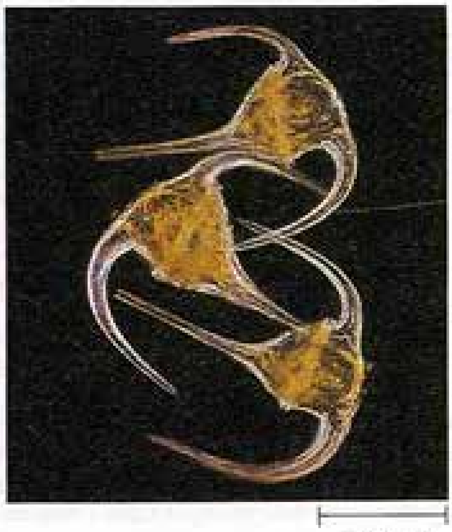
Algunos ciliados como el paramecio de la figura también tienen *mionemas* –filamentos que permiten la contracción de ciertas zonas de la célula–. Unos pocos grupos, inmediatamente por debajo de la membrana celular, contienen *tricocistos* que son estructuras filosas defensivas que se descargan cuando reciben ciertos estímulos.

Se reproducen en forma asexual por fisión binaria. Presentan dos tipos de núcleos: uno grande, el *macronúcleo*, y uno a varios *micronúcleos*. Durante el complejo proceso de conjugación, las células de dos individuos diferentes se ponen una al lado de la otra y sus micronúcleos experimentan meiosis. Las células intercambian luego sus micronúcleos haploides, que se fusionan. De esta fusión, cada célula adquiere un nuevo micronúcleo diploide, que luego se divide. El macronúcleo viejo se desorganiza y uno de los micronúcleos hijos origina un macronúcleo nuevo. El macronúcleo, en ciertos ciliados, contiene 50 a 100 veces más DNA que el micronúcleo, por lo cual se cree que consiste en múltiples copias de éste. El hecho de que en muchos ciliados una célula pueda sobrevivir de manera indefinida sin micronúcleo, siempre que posea una pequeña porción de macronúcleo (aunque pierde la capacidad de conjugación), apoya esta idea. Sin embargo, un ciliado no puede vivir sin macronúcleo, aunque contenga un micronúcleo. El macronúcleo no se divide por mitosis, sino que se reparte proporcionalmente, en partes iguales, entre las células en división, cuando éstas se constriñen y se separan. Por otra parte, cuando el medio es desfavorable, pueden producir quistes de resistencia.

Todos los ciliados son heterótrofos y las bacterias son su principal alimento. Por esta razón son utilizados en plantas de tratamiento de aguas para disminuir el número de bacterias. Otros capturan algas, flagelados, ciliados –incluso de su propia especie– y hasta animales pluricelulares. Algunos ciliados son de gran tamaño y contienen endosimbiontes fotosintéticos que les aportan materia orgánica y O_2. Como ejemplo de ciliados simbióticos se encuentran los que viven en el estómago anterior de los mamíferos herbívoros. Las vacas y las ovejas contienen más de medio millón de ciliados de varias especies que de-

gradan vegetales o toman azúcares para alimentarse, con lo cual ayudan a los animales en su digestión.

Dinoflagelados



CERATIUM TRIPOS, *UN DINOFLAGELADO.*

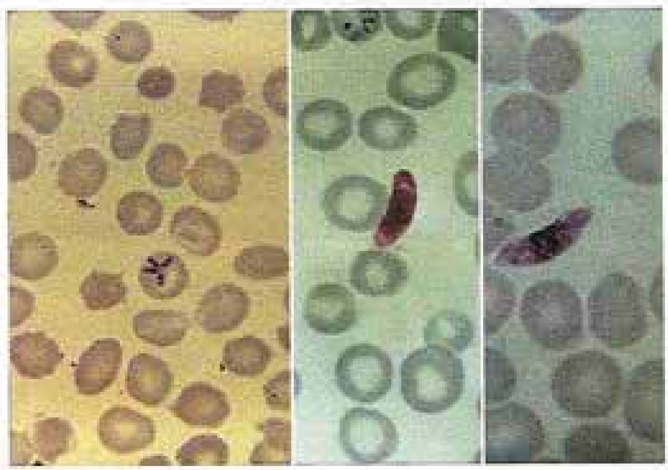
Son componentes importantes del fitoplancton, principalmente en aguas marinas. Presentan una gran diversidad morfológica y funcional; en su mayoría son unicelulares pero algunos forman colonias. Muchos presentan vesículas por debajo de la membrana plasmática, que contienen placas de celulosa que le dan un aspecto rígido. El número, la forma y las ornamentaciones de las placas permiten determinar las especies. La célula tiene tricocistos característicos y posee dos flagelos perpendiculares. Los hay de vida libre o sésil. También hay formas "desnudas" que incluyen algunas especies parásitas. A menudo forman asociaciones simbióticas con cnidarios marinos, como los corales y las anémonas y con almejas. La especie *Gymnodinium microadriaticum* es uno de los más comunes en los arrecifes de coral y contribuye a su formación. Muchos dinoflagelados, como *Gonyaulax* y *Noctiluca*, son bioluminiscentes y producen "chispas" que se ven durante la noche en las olas del mar o en la arena costera.

El núcleo, llamado *dinocarion*, lleva cromosomas siempre condensados, una gran cantidad de DNA y una proteína diferente de las histonas. Tiene una forma especial de mitosis, llamada *dinomitosis*, en la cual los cromosomas permanecen siempre anclados a la membrana nuclear, la cual no se desintegra durante todo el proceso (mitosis cerrada).

Los dinoflagelados pueden ser fotosintéticos o heterótrofos. Los fotosintéticos presentan cloroplastos de color marrón y, excepcionalmente, azul o rojo. Tienen como pigmentos clorofila *a* y *c*, betacaroteno y diversos tipos de xantofilas. La diversidad de los cloroplastos refleja una historia evolutiva que registra una gran cantidad de endosimbiosis secundarias y terciarias. Como sustancia de reserva presentan lípidos y granos de almidón fuera de los plástidos, libres en el citoplasma.

Algunas especies, típicamente de color rojo, producen toxinas potentes. En condiciones ambientales favorables, las poblaciones pueden alcanzar grandes densidades, de hasta 60 millones de células por litro, y formar las terribles mareas rojas. Las toxinas se acumulan en los peces y pueden causar su muerte. Una de las especies que forma mareas rojas es *Gessnerium catenellum*, que produce una neurotoxina tan potente que un gramo es suficiente para matar a cinco millones de ratones en quince minutos. Sus proliferaciones aparecen con regularidad en la costa del Pacífico y en el Golfo de México y se han visto a lo largo de la costa de Nueva Inglaterra. Los mejillones también pueden ingerir a los dinoflagelados responsables de las mareas rojas y así concentrar la toxina en su tejido muscular. Estos moluscos resultan muy peligrosos cuando los consumen los vertebrados, incluidos los seres humanos. Por ello, en épocas posteriores a la observación de proliferaciones, suele prohibirse o limitarse el consumo de mejillones y otros bivalvos.

Apicomplejos o esporozoos



PLASMODIUM FALCIPARUM, *UN ESPOROZOO.*

Son parásitos extracelulares o intracelulares de animales. Los esporozoos más conocidos son los del género *Plasmodium*, que causan la malaria en muchas especies de aves y mamíferos (📖 ensayo 25-2, *Malaria: una enfermedad parasitaria tropical*).

Son unicelulares de cuerpo amorfo y sin flagelos. Los apicomplejos poseen una forma particular infecciosa llamada esporozoíto con estructuras especializadas en un extremo del cuerpo que constituyen un complejo apical único del que deriva su nombre. Ésta es una estructura cónica que alberga organelas con forma de saco. Las organelas aparentemente secretan una sustancia que facilita el pasaje del esporozoíto a través de la membrana celular del hospedador.

Tienen un ciclo de vida complejo con varias etapas (fig. 25-4) que incluyen reproducción sexual y asexual y alternancia de generaciones. Forman esporas que les permiten diseminarse de una especie a otra.

Estos organismos parecen derivar de ancestros fotosintéticos que perdieron el cloroplasto o en los que el cloroplasto es vestigial. Algunos autores sostienes que los stramenopilos y los alveolados (las dos ramas que acabamos de recorrer) deberían reunirse en el grupo de los Chromoalveolados debido a una serie de características genéticas y de evolución celular compartidas.

ENSAYO 25-2

Malaria: una infección parasitaria tropical

C/S

La malaria es una enfermedad parasitaria que se transmite de un humano a otro por la picadura de la hembra infectada de un insecto diminuto, el mosquito *Anopheles*. El verdadero causante de la enfermedad es un organismo aún más pequeño, un esporozoario de menos de 10 μm de largo.

Sólo cuatro especies parásitas causan la malaria y todas pertenecen al género *Plasmodium*: *P. vivax*, *P. malariae*, *P. ovale* y *P. falciparum*. Cada una provoca una versión ligeramente diferente de la enfermedad: las tres primeras generan escalofríos, fiebre y debilidad durante unos penosos 10 a 14 días, pero rara vez es fatal. La malaria debida a la infección por *P. falciparum*, por el contrario, es potencialmente letal, y si no se diagnostica y trata rápidamente, puede causar la muerte en poco tiempo.

Los plasmodios requieren que parte de su ciclo de vida transcurra en un mosquito, más exactamente, en el tracto digestivo del insecto, y es allí donde los anofelinos entran en escena. Cuando una hembra de mosquito sana pica a un vertebrado infectado para obtener la sangre, adquiere también el parásito y se transforma en vector de la malaria. Cuando la hembra infectada pica a un vertebrado sano, le transmite el parásito residente en sus glándulas salivales y lo infecta. Así, la enfermedad se perpetúa, saltando de vertebrado en vertebrado con los mosquitos voraces como vehículos.

Se ha intentado controlar la dispersión de la malaria con fármacos que actúan sobre el parásito en varias etapas de su ciclo de vida y con insecticidas que matan a los mosquitos vectores. Sin embargo, tanto en las poblaciones de parásitos como en las de mosquitos han comenzado a aparecer individuos resistentes a los productos químicos usados para atacarlos.

La aplicación de técnicas de DNA recombinante (véase cap. 14) ha permitido la secuenciación del genoma de los parásitos a fines de 2002 y la identificación de los genes que codifican proteínas clave para la infección. La esperanza estriba en desarrollar moléculas que estimulen la respuesta del sistema inmunitario contra el parásito. Sin embargo, el desarrollo de estas vacunas es una tarea extraordinariamente compleja y hasta el momento no se ha logrado un producto que sea a la vez seguro y eficaz. Aunque en los próximos años se logre el desarrollo de una vacuna eficaz, el control de la malaria dependerá en gran medida de la aplicación de políticas sociales y sanitarias que contribuyan a limitar al vector, como el mejoramiento de las viviendas, la reducción de las fuentes de multiplicación de mosquitos, el uso de redes impregnadas, los tratamientos con insecticidas residuales o el perfeccionamiento de los controles biológicos, como el uso de depredadores o parásitos.

Galería de imágenes

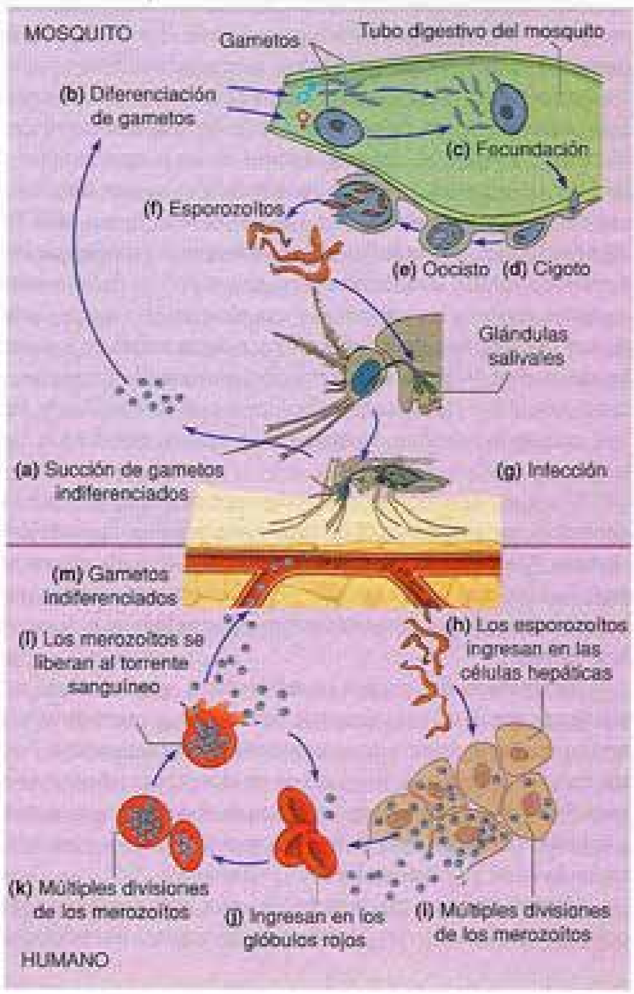
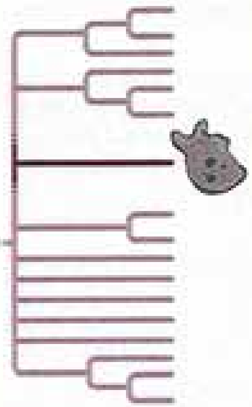
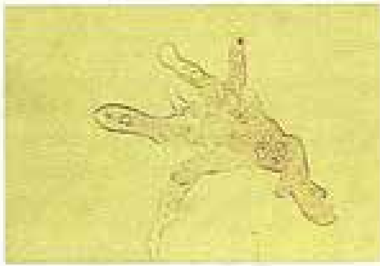


FIG. 25-4 CICLO DE VIDA DE* PLASMODIUM VIVAX*, UNO DE LOS ESPOROZOOS QUE CAUSAN LA MALARIA EN LOS HUMANOS. *El ciclo comienza* ***(a)*** *cuando una hembra de mosquito Anopheles pica a una persona infectada por el plasmodio y, junto con la sangre, succiona gametos indiferenciados del esporozoo.* ***(b)*** *En el tracto digestivo del mosquito, los gametos se diferencian, se unen* ***(c)*** *y forman un cigoto* ***(d)***. *Los cigotos desarrollan estructuras multinucleadas llamadas oocistos* ***(e)*** *que, en unos pocos días, se dividen en miles de células fusiformes muy pequeñas, los esporozoítos* ***(f)***. *Éstos luego migran a las glándulas salivales del mosquito. Cuando la hembra pica a otra víctima* ***(g)***, *la infecta con los esporozoítos. Éstos primero invaden las células hepáticas* ***(h)***, *donde sufren divisiones múltiples* ***(i)***. *Los productos de estas divisiones (merozoítos) entran en los glóbulos rojos* ***(j)***, *donde de nuevo se dividen en forma repetida* ***(k)***, *rompen los glóbulos rojos* ***(l)*** *a intervalos regulares de aproximadamente 48 horas, lo que provoca los episodios febriles recurrentes característicos de la malaria. Después de un período de reproducción asexual, algunos merozoítos se transforman en gametos indiferenciados* ***(m)*** *y, si son ingeridos por un mosquito en este estadio, el ciclo comienza nuevamente.*

Prolongaciones citoplasmáticas: los rizópodos





AMEBA.

La forma cambiante de los rizópodos ha dificultado enormemente la clasificación tradicional de estos eucariontes, pero los estudios moleculares han permitido construir filogenias que sitúan tentativamente las relaciones entre algunos organismos en este grupo. Sin embargo, aún quedan muchas cuestiones por dilucidar.

La característica derivada más destacada de los rizópodos es la presencia de prolongaciones citoplasmáticas o seudópodos. Debido a que este plan corporal surgió por evolución convergente en varios grupos, se discute si esta característica es apropiada para conformar un grupo monofilético.

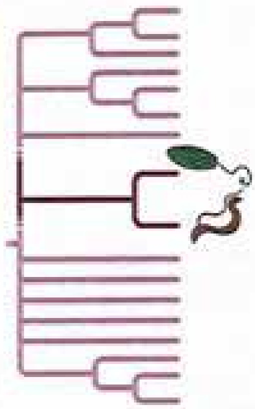
Habitan tanto en medios sólidos como líquidos (marinos o de agua dulce), ricos en materia orgánica. No tienen pared por fuera de su membrana celular y, por lo general, se mueven mediante los seudópodos, los cuales también les sirven para capturar alimentos, principalmente bacterias y diatomeas. A pesar de su apariencia sencilla, son células complejas y exhiben comportamientos sofisticados, por ejemplo, cuando detectan y atacan a una presa con sus seudópodos. Suelen poseer una vacuola nutritiva y una vacuola pulsátil. Algunos pueden producir flagelos durante estadios determinados de su ciclo vital o en condiciones ambientales particulares.

La reproducción asexual ocurre por división celular acompañada por mitosis cerrada mientras que en la reproducción sexual, las células, que son diploides, sufren meiosis y forman gametos que luego se fusionan y forman cigotos.

Algunas especies tienen cubiertas externas –o tecas– que pueden ser de colores brillantes. Otras secretan un material proteico que se endurece en contacto con el aire. También hay especies que exudan una sustancia orgánica pegajosa, sobre la que depositan partículas silíceas.

Algunos son parásitos; *Entamoeba histolytica* puede vivir dentro del colon humano y alimentarse del contenido intestinal sin causar daño. Sin embargo, a veces invade la pared del colon y causa la disentería amebiana que produce una úlcera sangrante a través de la cual la ameba llega al hígado desde donde puede distribuirse a todo el cuerpo.

Diferentes pero cercanos: los euglenozoos

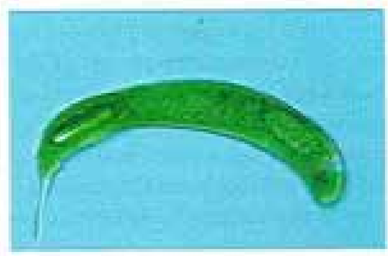


Este taxón incluye grupos de eucariontes unicelulares que antes no parecían estar emparentados. Sin embargo, las filogenias basadas en rRNA permitieron reunir a algas unicelulares fotosintéticas (euglenoides), parásitos de la sangre humana (cinetoplástidos) y organismos que antes se consideraban ciliados primitivos, ya que poseen flagelos cortos.

Las características derivadas más destacadas de los euglenozoos son:

- Mitocondrias con crestas discoides, semejantes a una paleta de ping-pong.
- Membrana plasmática rodeada por una película proteica sostenida por microtúbulos.

Euglenoides



EUGLENA.

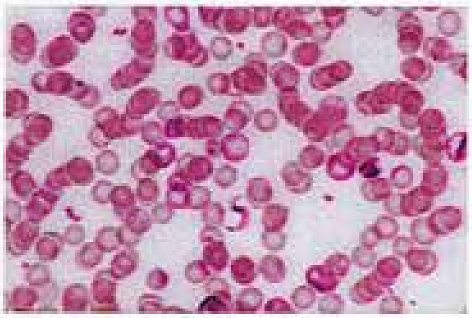
Son células muy móviles, de vida libre, que habitan principalmente aguas dulces. Tienen un flagelo grande y otro pequeño e inactivo. Algunos euglenoides están rodeados por una cápsula –la *lórigo*–, lisa u ornamentada con espinas, verrugas, pliegues, etc. Esta cápsula les brinda una mayor flotabilidad y protección frente a los depredadores. Tienen un par de *estigmas*, formados por pigmentos, y un fotorreceptor en la base del flagelo locomotor que les permiten orientarse hacia la luz.

Los euglenoides se reproducen en forma asexual; por división longitudinal forman dos células nuevas que son imágenes especulares una de la otra. Durante la mitosis, la membrana nuclear no se desintegra y los cromosomas permanecen condensados durante la interfase.

Algunas especies presentan cloroplastos, pero requieren compuestos orgánicos del medio para poder realizar fotosíntesis. Contienen clorofila *a* y *b*, betacaroteno y xantofilas. Reservan polisacáridos como paramilon. Sus cloroplastos son semejantes a los de las algas verdes, pero están rodeados por una membrana triple que probablemente es un resultado colateral de un proceso de endosimbiosis secundaria. El cloroplasto y la membrana de la vacuola digestiva o de la membrana celular del alga verde son los únicos elementos que los euglenoideos ha-

brían conservado. Los euglenoides que viven en la oscuridad pierden su pigmento y se alimentan de materia orgánica; si disponen de luz, resintetizan el pigmento. Las especies no fotosintéticas pueden absorber sustancias orgánicas disueltas y algunas depredan a otros euglenoides por medio de un citostoma, una especie de "boca celular".

Cinetoplástidos



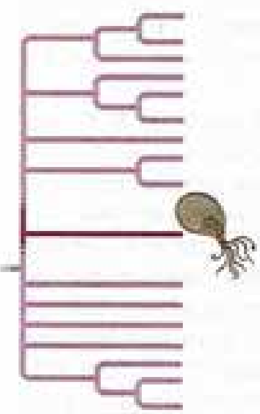
TRYPANOSOMA CRUZI, *EN FROTIS DE SANGRE.*

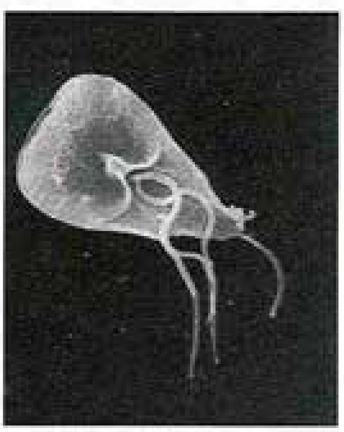
La mayoría son parásitos, pero los hay de vida libre que habitan aguas dulces o saladas, en general contaminadas y con muchas bacterias que les sirven de alimento. Tienen una sola gran mitocondria tubular que abarca casi toda la célula y que contiene una gran cantidad de DNA y proteínas asociadas dentro de estructuras denominadas *cinetoplastos*. Las células tienen por lo general uno o dos flagelos, pero algunas pueden tener más, los cuales emergen de una depresión de la superficie. Uno de ellos puede formar una membrana ondulatoria.

Se multiplican en forma asexual por fisión binaria (mitosis y citocinesis) y, en algunas formas, sexualmente por singamia.

Las especies del género *Leishmania* provocan la leishmaniosis en humanos, a través de un mosquito que actúa como vector. Otras, como *Trypanosoma brucei gambiense* y *Trypanosoma rhodesiense*, causan la enfermedad africana del sueño, mientras que *Trypanosoma cruzi* provoca la enfermedad de Chagas-Mazza en países de América latina (ensayo 25-3, *La enfermedad de Chagas*).

Sin cloroplastos ni mitocondrias: los metamonadinos





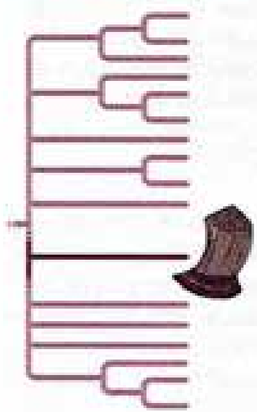
GIARDIA.

En un principio se pensó que eran organismos muy antiguos y que evolucionaron a partir de un grupo al que se denominó arqueozoarios. Sin embargo, en la actualidad se postula que son semejantes a los eucariontes ancestrales y que más tarde perdieron las mitocondrias.

> La característica derivada más destacada de los metamonadinos es la presencia de uno o dos núcleos rodeados por un sistema de microtúbulos complejo asociado con dos pares de flagelos.

Algunas especies como las del género *Giardia* viven en el sistema digestivo de vacunos y en el hombre, donde son patógenos. Otras pueden encontrarse también en aguas dulces. Son organismos sin mitocondrias, ni cloroplastos, ni sistema de Golgi. Se reproducen asexualmente por mitosis cerrada. Varios géneros viven en simbiosis en el tubo digestivo de termitas y cucarachas xilófagas donde posibilitan la digestión de la celulosa de la madera que ingieren estos organismos. Como necesitan un medio anaeróbico, no pueden sobrevivir por fuera del intestino de esos insectos que además le proporcionan su alimento (recuadro 25-2, *Metamonadinos en acción*).

Unicelulares y pluricelulares: micetozoarios





PLASMODIO DE UN MOHO MUCILAGINOSO.

Los micetozoarios, o mohos mucilaginosos, pueden subdividirse en dos grupos: los plasmodiales o mixomicetos y los celulares o acrasiomicetos.

> La característica derivada más destacada de los micetozoarios es la presencia de mitocondrias tubulares con crestas ramificadas.

La mayoría viven en lugares húmedos, fríos y sombreados de los bosques, sobre leños, hojas muertas u otra materia orgánica en descomposición.

Sus variados colores les otorgan una belleza espectacular. Durante los estadios no reproductivos, los mixomicetos son masas delgadas y

Ensayo 25-3

La enfermedad de Chagas

C/S

La enfermedad de Chagas es endémica del continente americano, más específicamente de la zona comprendida entre México y el sur de la Argentina. A pesar de su distribución, relativamente restringida en términos mundiales, su incidencia es poderosa. La enfermedad afecta a16-18 millones de personas, mientras que 100 millones están en riesgo de contraerla.

Como ocurre con muchas enfermedades parasitarias, el causante de la infección y responsable de sus terribles síntomas es un organismo microscópico, el parásito *Trypanosoma cruzi*. Este protozoo flagelado también comparte con otros parásitos la característica de ser transmitido por un insecto vector. El "vehículo" que transporta a *T. cruzi* de un hospedador al siguiente es la vinchuca. Esta denominación hace referencia a al menos cuatro especies conocidas como vectores: *Triatoma infestans*, en la Argentina, Bolivia, Brasil, Chile, Ecuador, Paraguay, Perú, Uruguay; *Rhodnius prolixus* en Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, El Salvador, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua, Panamá, Surinam y Venezuela; *Triatoma dimidiata* en Belice, Colombia, Costa Rica, Ecuador, El Salvador, Guatemala, Guyana, Honduras, México, Nicaragua, Panamá y Venezuela y *Panstrongylus megistus* en la Argentina, Bolivia, Brasil, Guyana, Paraguay y Uruguay. El vector es un insecto que se alimenta exclusivamente de sangre. Sin embargo, el ciclo de la enfermedad de Chagas es, en cierto sentido, peculiar. El parásito no ingresa en el nuevo hospedador cuando el insecto lo pica para alimentarse sino más tarde, cuando la vinchuca, saciada de sangre deposita sus heces sobre la piel de la víctima. *T. cruzi*, que abunda en las deposiciones de las vinchucas infectadas, se escurre por cualquier lastimadura microscópica y así conquista el torrente sanguíneo de la víctima. La enfermedad de Chagas también se transmite por medio de transfusiones de sangre contaminada o durante la gestación por vía placentaria. El gran número de migraciones desde zonas rurales a urbanas hace que la enfermedad y el vector se hayan expandido a zonas no endémicas ya sea por transporte de la vinchuca o sus posturas en los equipajes y pertenencias de los pobladores que se trasladan a la ciudad o por transfusiones de sangre.



Mapa de distribución de la enfermedad de Chagas.

En los seres humanos, la enfermedad se desarrolla en dos fases: la fase aguda, que se manifiesta poco después de la infección, y la fase crónica, que puede aparecer recién luego de varios años. Las lesiones de la fase crónica afectan importantes órganos internos. Luego de un largo período sin síntomas, el 27% de las personas infectadas muestran fallas en el corazón que pueden conducir a la muerte súbita, el 6% sufre daños en el sistema digestivo y el 3% en el sistema nervioso periférico.

Las vinchucas prosperan en zonas de escasos recursos económicos, donde las casas son rudimentarias, con paredes y techos surcados por grietas y rajaduras en las que las vinchucas se pueden esconder durante los períodos de luz, durante los que muestran escasa actividad. Así, la enfermedad de Chagas está íntimamente relacionada con la pobreza y tiene más desarrollo en ambientes rurales donde numerosos organismos, en particular mamíferos domésticos como perros, gatos y conejos o salvajes como murciélagos, roedores, comadrejas, monos y armadillos pueden actuar como reservorio. Ello se ve agravado por la cercanía y la abundancia de animales domésticos que constituyen fuentes de alimentación, como las aves de corral, de cuya sangre la vinchuca se alimenta aunque sin transmitirle el parásito.

En la actualidad no existe un tratamiento eficaz para la enfermedad de Chagas ni una vacuna contra el parásito. Se han realizado esfuerzos a largo plazo orientados a la secuenciación del genoma del parásito, con el objeto de desarrollar antiparasitarios específicos. En julio de 2005, la revista *Science* publicó un estudio multidisciplinario de un equipo dirigido por Najib El-Sayed del Instituto de Investigación del Genoma de Rockville en Maryland, Estados Unidos, e integrado por varios biólogos moleculares latinoamericanos, en el que se presenta la secuencia genómica completa de *Trypanosoma cruzi*. El estudio concluye que *T. cruzi* tiene amplias similitudes con los genomas de los agentes etiológicos de la enfermedad del sueño y la leishmaniosis, lo que facilitaría el desarrollo de nuevos medicamentos. También se están efectuando ensayos clínicos con diversas drogas. Sin embargo, resulta claro que la clave para la erradicación de la enfermedad se encuentra en el control del vector, lo cual se relaciona directamente con la mejora de las condiciones habitacionales de la población afectada. Al mismo tiempo, ciertas medidas sanitarias elementales impedirían la diseminación, como el estudio sistemático de la sangre de dadores en busca de anticuerpos contra el tripanosoma que delaten su presencia y eviten el uso de esa sangre en una transfusión. En la actualidad, para interrumpir la transmisión, se ataca a las vinchucas con insecticidas que se aplican en las viviendas en forma de rociado, pintura y potes fumígenos. En las llamadas "áreas de vigilancia" se realizan inspecciones manuales regulares y se colocan biosensores en las paredes en el interior de las casas que detectan la presencia de vinchucas a través de huevos, excrementos o de los mismos insectos que permanecen en su interior. La detección en general es seguida por la fumigación.

Recuadro 25-2

Metamonadinos en acción

Estos organismos con varios flagelos anteriores suelen encontrarse en el intestino de vertebrados y otros animales. En el ser humano, varias especies de *Trichomonas* generan infecciones intestinales y urogenitales. Otra especie, *Giardia intestinalis*, provoca diarreas. También hay especies que infectan al ganado vacuno y a las aves de corral y otras que viven en el intestino de artrópodos. Una de ellas es simbionte de termitas y degrada la celulosa, lo que permite que su hospedador pueda aprovechar los componentes de esa molécula. Hay especies parásitas de ratas y cucarachas y también de nematodos, que a su vez son parásitos de las ratas y las cucarachas. Desarrollan toda su vida en condiciones de bajo tenor de oxígeno, condición que en la actualidad sólo se encuentra en el interior de otros organismos o en ambientes muy particulares del planeta, pero que se supone era la condición dominante cuando se originaron los eucariontes.

móviles de protoplasma que se desplazan lentamente. Pueden crecer hasta pesar más de 50 gramos y la película delgada que forman puede cubrir un área de más de un metro de diámetro.

Los mohos plasmodiales son cenocíticos, es decir, son básicamente una masa de núcleos rodeados por una membrana que se dividen en forma repetida a medida que el moho crece. Si la reserva de alimentos o la humedad escasean, los mohos pueden formar una masa irregular endurecida llamada *esclerocio*, que es una estructura de resistencia encontrada habitualmente en los hongos, o bien dividirse en montículos de protoplasma. En este último caso, cada montículo produce un esporangio maduro donde ocurre la meiosis. Los núcleos haploides individuales resultantes son rodeados por paredes celulares y así forman esporas. Cuando las condiciones son favorables, cada espora germina y produce entre una y cuatro células haploides flageladas. Según la especie, estas células pueden producir más células flageladas por mitosis o fusionarse entre sí, actuando como gametos, y formar un cigoto. De este cigoto se desarrolla un nuevo plasmodio. En condiciones desfavorables, las células flageladas forman quistes resistentes. Los plasmodios fagocitan bacterias, levaduras, esporas de hongos y pequeñas partículas de materia vegetal y animal en descomposición que luego digieren.

Los mohos celulares, o acrasiomicetes, no tienen células flageladas. Pasan por una etapa de su ciclo vital en la que constituyen un enjambre de pequeñas células ameboides (mixoamebas), haploides y libres, pero reunidas en un seudoplasmodio donde los componentes no se fusionan. Estas células se dividen por mitosis, crecen y se alimentan, hasta que se agota su reserva de alimentos (fundamentalmente bacterias). En este momento, las células alteran drásticamente su forma y su comportamiento (fig. 25-5). La reproducción sexual ocurre por la fusión de dos mixoamebas que forman un cigoto y éste por meiosis genera nuevas mixoamebas haploides.

Históricamente, estos organismos se consideraban "hongos inferiores". En la actualidad se diferencian de los hongos, aunque se piensa que algunos micetozoarios tienen cierta cercanía filogenética con ese grupo. Éste es otro ejemplo del origen polifilético de los denominados protistas.

Cubiertas porosas: los foraminíferos



FORAMINÍFERO.

La característica derivada más destacada de los foraminíferos es la presencia de seudópodos ramificados y filiformes y de una teca glucoproteica que crece por adición de nuevas celdas, a menudo en disposición espiralada. En forma secundaria puede asociarse material calcáreo o detrítico.

Los foraminíferos viven en el mar, algunas especies como parte del plancton y otras en el fondo. Las tecas tienen poros de los que deriva su nombre (*foramen*, en latín, significa agujero o poro). Es a través de estos agujeros por donde salen los seudópodos.

La reproducción sexual consiste en la alternancia de generaciones haploide y diploide. Los foraminíferos se reproducen asexualmente por mitosis y las células hijas abandonan la teca madre y fabrican tecas propias.

Son depredadores que atrapan ciliados y a veces larvas de crustáceos por medio de sus seudópodos. Algunas especies tropicales albergan rodofitas unicelulares como simbiontes fotosintéticos.

Las tecas abandonadas de estos organismos forman parte de acantilados y de la arena de la playa. Los acantilados blancos de Dover

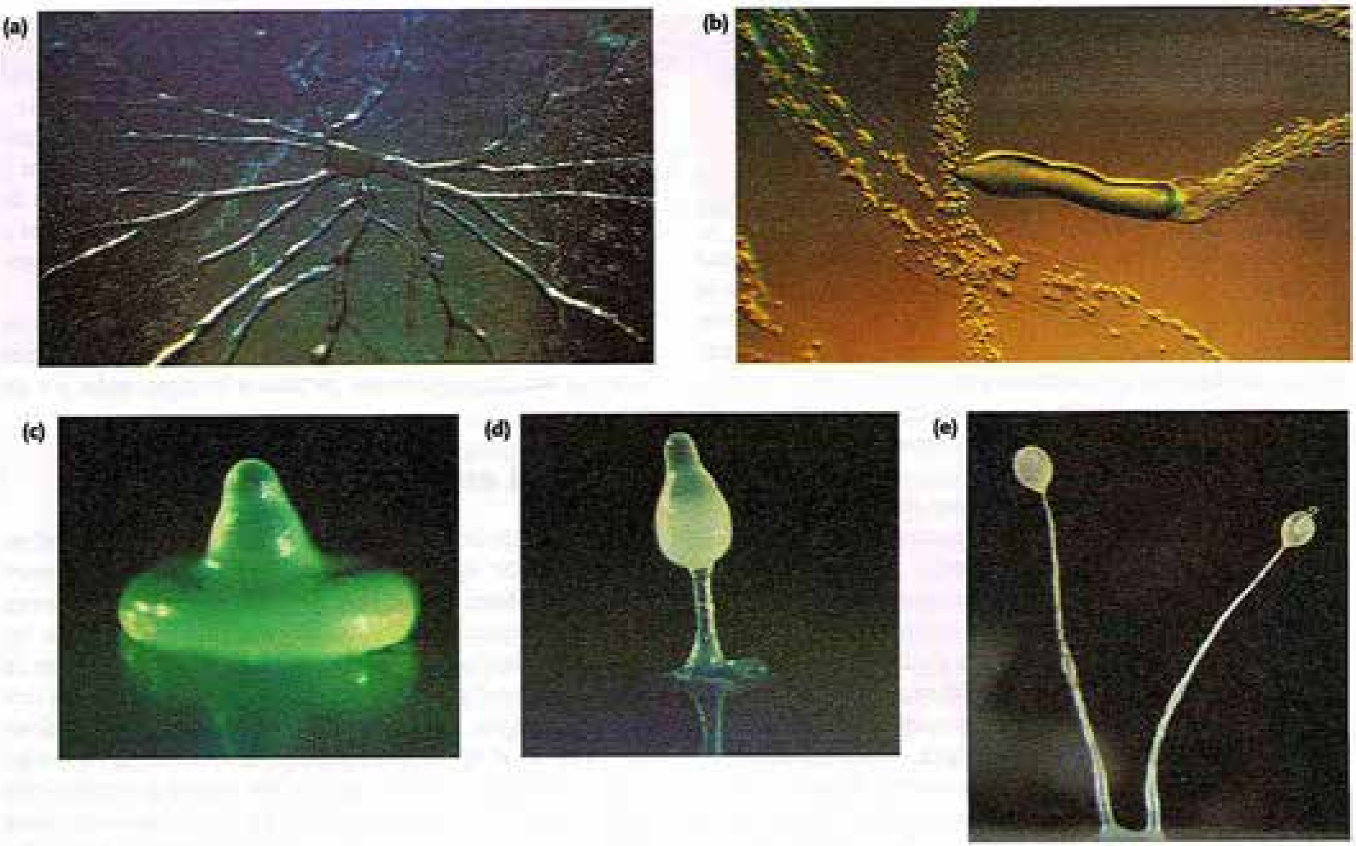


FIG. 25-5. SISTEMA DE COMUNICACIÓN CELULAR. ***(a)*** *Las células se alargan y comienzan a migrar hacia el centro del grupo.* ***(b)*** *Finalmente, se apilan y forman un pequeño montículo. Una masa multicelular semejante a una babosa de jardín migra lentamente y deposita una gruesa vaina mucilaginosa que se colapsa detrás de ella. La "babosa" pronto detiene su migración, se congrega en un montículo* ***(c)*** *del cual crece un pie largo y esbelto* ***(d)*** *y en cuyo ápice se forma un cuerpo fructífero que madura* ***(e)*** *y finalmente estalla, liberando un nuevo enjambre de pequeñísimas células ameboides. Luego, este ciclo asexual se repite. También hay un ciclo sexual en el que dos mixoamebas se fusionan y forman una estructura esférica que germina y libera nuevas mixoamebas haploides. La sustancia química que se esparce de célula a célula para iniciar la notable secuencia de eventos que se observa en la figura primero se llamó acrasina, por Acrasia, la bruja cruel en el poema La Reina de las Hadas (The Faerie Queen) de Spenser, que atraía a los hombres y luego los transformaba en bestias. Luego, la acrasina se identificó como el compuesto químico AMP cíclico (adenosina monofosfato), un derivado de la molécula de ATP. Actualmente se sabe que desempeña un papel muy importante como mensajero intracelular. (véase cap. 12, fig. 12-10).*

(Inglaterra) son el resultado de una larga deposición de tecas calizas de foraminíferos que se han ido acumulando en el fondo del océano durante millones de años. Como resultado de cambios geológicos, se originaron gruesos depósitos de sus exoesqueletos –conocidos como "fango de foraminíferos"–, tanto en la superficie como debajo de las formaciones rocosas más recientes. Los cambios que sus tecas han experimentado durante este largo período permite datar estratos particulares a partir del tipo de foraminíferos que contengan y, en ocasiones, localizar estratos petrolíferos, motivo por el que se denominan "fósiles guía".

Algunos autores los clasifican dentro del grupo de los alveolados, pero aún se discute si las vesículas de los foraminíferos son homólogas a los de aquéllos. Otros autores los consideran más cercanos a los rizópodos.





ALGA ROJA.

Las algas rojas o rodofitas

La característica derivada considerada más relevante es la presencia de *pit-connection*, expresión que se refiere a estructuras que

conectan células adyacentes. Sin embargo, estas estructuras no están presentes en los organismos unicelulares y pueden faltar en algunos pluricelulares.

Otras características derivadas son:

- Mitosis cerrada.
- Pérdida de centriolo.

Por otro lado, tienen algunas características relevantes aunque no son exclusivas de este grupo; por ejemplo, el color verde de la clorofila *a* está enmascarado por dos pigmentos accesorios: la ficoeritrina (rojo) y la ficocianina (azul). Esta característica es compartida con las cianobacterias y un pequeño grupo de eucariontes, las glaucofitas, que son un grupo relictual considerado muy cercano a las rodofitas y cuyas características apoyan fuertemente la teoría de la endosimbiosis.

Se encuentran por lo común en mares cálidos y sólo el 2% de las especies, o menos, habitan en aguas continentales. Habitualmente crecen adheridas a rocas o a otras algas.

Las paredes celulares en general incluyen una capa interna de celulosa y una externa de carbohidratos mucilaginosos. De estos últimos se obtiene el agar que se usa para el cultivo de microorganismos. Otros polisacáridos de las algas rojas se usan en las industrias de la alimentación y cosmética. Las algas rojas "coralinas" depositan carbonato de calcio en sus paredes celulares y desempeñan un papel importante en la construcción de los arrecifes de coral.

Su color rojo se debe a un pigmento accesorio que absorbe la luz azul, la luz con mayor penetración en el agua. Esto les permite vivir a mayores profundidades que otras algas. Tienen estructuras semejantes a los centriolos, pero los verdaderos centriolos están ausentes.

Los gametos carecen de flagelos. El ciclo de vida básico de un alga roja involucra una alternancia de generaciones (véase cap. 7). El gameto masculino es liberado con abundante mucílago y conducido por el movimiento del agua hasta la célula reproductora femenina inmóvil que puede estar contenida en una estructura con forma de tubo.

Son fotosintéticos y la mayoría son pluricelulares. Contienen clorofila *a*, carotenoides y también ficobiliproteínas: la azulada ficocianina y la rojiza ficoeritrina, que les dan sus colores distintivos. La sustancia de reserva es el almidón florideo. Algunas especies son endosimbióticas y otras han perdido sus cloroplastos y, por lo tanto, son parásitos obligados de otras rodofitas.

La clasificación de este grupo, como la de muchos otros, se ha puesto en duda, ya que algunos autores consideran que las algas rojas se encuentran filogenéticamente cercanas a las algas verdes y a las plantas.

Un árbol en discusión

En este capítulo nos hemos detenido en algunas características escogidas de sólo algunos organismos del vasto y heterogéneo mundo de los protistas. Guiados por los árboles filogenéticos, hemos analizado sus complejas y a veces oscuras relaciones evolutivas, tema central de las discusiones acerca de las jerarquías sistemáticas de cada grupo monofilético, que se polariza entre los autores que proponen incrementar el número de reinos y aquellos que se inclinan por multiplicar el número de agrupaciones menores. Sin embargo, aún queda mucho camino por recorrer para establecer hipótesis más confiables acerca de las relaciones que agrupan a estos organismos tan diversos. En los próximos capítulos veremos cómo el análisis detallado de algunos grupos ha demostrado que algunos eucariontes unicelulares, tradicionalmente considerados protistas, tienen una relación muy estrecha con las plantas (cap. 26), mientras que otros están más próximos a los animales (cap. 28) (ensayo 25-4, *Los organismos no saben de Reinos*).

Ensayo 25-4

Los organismos no saben de Reinos

Los humanos intentamos clasificar a los organismos de distintos modos. Si bien la clasificación más correcta es la que se basa en aspectos evolutivos, tradicionalmente se han utilizado otros modos de clasificación, en particular cuando se trata de organismos con escasa presencia en el registro fósil, como los protistas. Una de las modalidades aplicadas ha sido la utilización de aspectos morfológicos. Este método se ha criticado con justa razón porque originaba grupos constituidos por organismos que no poseían ningún tipo de parentesco entre sí; sin embargo, hay un aspecto que merece que se destaque. Cuando se toma una muestra de plancton en un ambiente acuático, suelen colectarse en forma conjunta organismos que pertenecen a cianofitas (procariontes), a clorofitas (antecesores de la plantas), a diatomeas (stramenopilos), a dinoflagelados (alveolados) y a ascomicetos (hongos), entre otros grupos.

Los organismos en la naturaleza no saben de Reinos ni de clasificaciones, simplemente colonizan y se desarrollan en los lugares en los que encuentran condiciones adecuadas. Esto ocurre tanto con los grandes como con los pequeños organismos; sin embargo, en estos últimos, por una cuestión de escala, es aún más difícil diferenciarlos. Por otro lado, los pequeños organismos han establecido a lo largo de la historia evolutiva asociaciones simbióticas. En la actualidad existen protistas que contienen cianobacterias endosimbióticas y protistas que viven como simbiontes de otros organismos. Esto nos da la pauta de que la endosimbiosis pudo ocurrir numerosas veces en la naturaleza y favoreció el origen, entre otras cosas, de numerosos grupos de protistas integrantes de un grupo muy diverso que hasta el momento se considera polifilético.

En síntesis

Historia de una clasificación conflictiva

1. Los integrantes del reino Protoctista, tradicionalmente llamados protistas, se han definido como todas las criaturas inferiores, o seres orgánicos más primitivos, de naturaleza similar a la de las plantas o a la de los animales.
2. La clasificación de sus integrantes es actualmente conflictiva, porque no constituyen un grupo monofilético y se sabe muy poco acerca de las relaciones de ancestralidad y descendencia dentro del grupo.
3. Aunque parecen compartir muchas características, sólo la condición de eucariontes es común a todos sus integrantes. La endosimbiosis es otra característica relevante del grupo. Se cree que a lo largo de su historia evolutiva se han producido simbiosis primarias, secundarias y terciarias.

Mechones de pelos: stramenopilos

4. La característica derivada más destacada de los stramenopilos es que en algún momento del ciclo de vida presentan mechones de pelos huecos sobre los flagelos, aunque muchos de sus integrantes los han perdido durante el proceso evolutivo. Los flagelos de una misma célula difieren en su forma y orientación. Se diferencian de la línea verde que dio origen a las plantas por poseer clorofila *a* y *c*, en lugar de *a* y *b*, y crisolaminarina como sustancia de reserva en lugar de almidón. Incluyen a las algas pardas, las diatomeas y los mohos acuáticos, entre otros.
5. Las algas pardas suelen ser muy grandes y llegan a formar verdaderos "bosques oceánicos", con estructuras semejantes a raíces, tallos y hojas (pero con diferente organización interna). Algunas tienen células conductoras alargadas, semejantes a las que transportan azúcares en las traqueofitas. Los ciclos de vida incluyen una alternancia de generaciones, que pueden ser isomórficas o heteromórficas. Son fotosintetizadoras y deben su color al pigmento fucoxantina.
6. Las diatomeas forman parte del fitoplancton marino. Son unicelulares, pero a veces forman seudofilamentos o colonias. Carecen de flagelos y tienen dos valvas transparentes, impregnadas con sílice, que encajan una dentro de la otra. Son fotosintéticas, se reproducen en forma sexual y asexual (esta última es la más habitual). La mayor parte de su ciclo de vida es diploide.
7. Los mohos acuáticos suelen tener el cuerpo constituido por agrupaciones de núcleos rodeados por una membrana celular (filamentos cenocíticos). A diferencia de los hongos, entre los que se clasificaban anteriormente, poseen una pared celular que contiene celulosa. Se reproducen en forma sexual y asexual. La mayoría son saprobios, pero también hay parásitos y patógenos de plantas.
8. Otros stramenopilos son las algas pardo-doradas (crisofitas), las algas verde-amarillas (xantofitas), los silicoflagelados y los opalínidos. Estos grupos se consideran muy diferentes entre sí pero cercanos filogenéticamente.

Vesículas de almacenamiento de calcio: los alveolados

9. Este grupo está formado por organismos unicelulares, algunos fotosintéticos y a menudo ciliados o flagelados. Su característica derivada más importante es la presencia de reservorios de calcio en forma de vesículas (alvéolos), ubicados debajo de la membrana celular. Forman un grupo monofilético que incluye a los ciliados (cilióforos), los dinoflagelados y los apicomplejos (esporozoarios).
10. Los ciliados son de vida libre, pero también hay parásitos no patógenos y simbiontes. En su superficie tienen numerosos cilios vibrátiles que se mueven en forma coordinada. Algunos poseen una "boca" rodeada de cilios que asisten en la captura de presas. Se reproducen asexualmente por fisión binaria y realizan conjugación. Llevan un núcleo grande (macronúcleo) y uno o varios pequeños (micronúcleos). Todos son heterótrofos.
11. Los dinoflagelados son componentes importantes del fitoplancton marino. En su mayoría son unicelulares, pero algunos forman colonias. Pueden tener vesículas de celulosa que les dan un aspecto rígido y producen ornamentaciones con valor clasificatorio. Poseen tricocistos característicos y dos flagelos perpendiculares. Muchos son bioluminiscentes. Realizan una forma especial de mitosis: los cromosomas permanecen anclados a la membrana nuclear, que no se desintegra (dinomitosis). Pueden ser fotosintéticos o heterótrofos de vida libre, parásitos o simbiontes. Algunas especies producen toxinas potentes, por ejemplo, la de la marea roja.
12. Los apicomplejos son parásitos extracelulares o intracelulares de animales. Sus cuerpos, formados por una sola célula, son amorfos y sin flagelos. Poseen una forma particular infecciosa llamada esporozoíto. El ciclo de vida es complejo, con etapas que incluyen reproducción sexual y asexual y alternancia de generaciones. Parecen derivar de ancestros fotosintéticos que perdieron el cloroplasto o en los que el cloroplasto es vestigial. A este grupo pertenece *Plasmodium*, que produce la malaria.

Prolongaciones citoplasmáticas: los rizópodos

13. Su principal característica derivada es la presencia de prolongaciones citoplasmáticas (seudópodos) que surgieron por evolución convergente en varios grupos. En general poseen una vacuola pulsátil, otra nutritiva y algunos producen flagelos durante estadios determinados de su ciclo vital o en condiciones ambientales particulares. La reproducción es asexual y sexual. Algunos son parásitos de los humanos.

Diferentes pero cercanos: los euglenozoos

14. Su característica derivada más importante son las mitocondrias con crestas discoides y una rígida película proteica, sostenida por microtúbulos, que rodea la membrana plasmática. Abarca a las algas unicelulares fotosintéticas (euglenoides), los parásitos de la sangre humana (cinetoplástidos) y otros organismos que antes se consideraban ciliados primitivos.
15. Los euglenoides son células muy móviles y de vida libre. Tienen un flagelo grande y otro pequeño e inactivo. Algunos están rodeados por una cápsula que les brinda flotabilidad y protección. Tienen un par de estigmas, formados por pigmentos, y un fotorreceptor en la base del flagelo locomotor, que les permiten orientarse hacia la luz. Se reproducen en forma asexual. Algunas especies presentan cloroplastos, pero requieren compuestos orgánicos del medio para poder realizar fotosíntesis.

En síntesis *(Cont.)*

16. Los cinetoplástidos son en su mayoría parásitos. Tienen una sola gran mitocondria tubular que contiene DNA y proteínas asociadas dentro de estructuras denominadas cinetoplastos. Tienen uno o más flagelos. Se multiplican en forma asexual por fisión binaria (mitosis y citocinesis) y, en algunas formas, sexualmente por singamia. En este grupo se encuentran las especies que producen la leishmaniosis, la enfermedad del sueño y la enfermedad de Chagas en los humanos.

Sin cloroplastos ni mitocondrias: los metamonadinos

17. Se postula que son parecidos a los eucariontes ancestrales y que perdieron las mitocondrias. Su principal característica derivada es la posesión de uno o dos núcleos rodeados por un sistema de microtúbulos asociados con dos pares de flagelos. Son parásitos patógenos, de vida libre o simbiontes. No poseen mitocondrias, cloroplastos ni sistema de Golgi. Se reproducen asexualmente.

Unicelulares y pluricelulares: micetozoarios

18. Su característica derivada más importante es la presencia de mitocondrias tubulares con crestas ramificadas. Presentan variados colores y se subdividen en plasmodiales (mixomicetos) y celulares (acrasiomicetos).
19. Los mohos plasmodiales son cenocíticos. Forman esporangios donde ocurre la meiosis y luego esporas que producen células haploides flageladas. Éstas pueden producir más células flageladas, fusionarse entre sí y formar un cigoto o, si las condiciones son desfavorables, formar un quiste.
20. Los mohos celulares no tienen células flageladas. Pasan por una etapa en la que constituyen un enjambre de pequeñas células ameboides, haploides y libres, pero reunidas en un seudoplasmodio cuyos componentes no se fusionan. La reproducción sexual tiene lugar por la fusión de dos células que forman un cigoto y éste por meiosis genera nuevas células haploides.

Cubiertas porosas: los foraminíferos

21. Su principal característica derivada es la presencia de seudópodos ramificados y filiformes y de una teca proteica que suele crecer en forma espiralada. La teca tiene poros por donde salen los seudópodos. Se reproducen sexualmente con alternancia de generaciones haploide y diploide, y en forma asexual por mitosis.

Las algas rojas o rodofitas

22. Su característica derivada más relevante es la presencia de estructuras que conectan células adyacentes. Deben su color a dos pigmentos: ficoeritrina (rojo) y ficocianina (azul). La reproducción es por mitosis cerrada y carecen de centríolo. Las paredes celulares por lo general incluyen una capa interna de celulosa y una externa de carbohidratos mucilaginosos. De estos últimos se obtiene el agar, que se usa para el cultivo de microorganismos. El ciclo de vida involucra una alternancia de generaciones. La mayoría es pluricelular.

Cuestionario

1. ¿Con qué dificultades se encuentran quienes se dedican a la clasificación de los protistas?
2. En el libro *Captando genomas* (2002), los biólogos norteamericanos Lynn Margulis y Dorion Sagan afirman que la endosimbiosis constituye el motor de la evolución. ¿Cómo se aplica esta afirmación al caso de los protistas?
3. La meiosis, según la etapa del ciclo de vida de un organismo en que ocurre, puede dar por resultado tres tipos diferentes de células haploides. Todos ellos se pueden encontrar en el grupo de los protistas. Identifique cuáles son esos tres tipos posibles de productos meióticos haploides y, para cada uno, dé un ejemplo del protista en que se forma.
4. En la figura 25-4 se muestra el ciclo de vida de *Plasmodium*.
   a. ¿En qué estadios del ciclo incrementa su número?
   b. ¿Por qué a un parásito que requiere varios hospedadores le resulta ventajoso tener un ciclo de vida en el que el número de individuos se incrementa en varios estadios?
   c. ¿Por qué es ventajoso para el parásito tener un segundo hospedador, como el mosquito?
5. Los primeros trabajos con vacunas de malaria han sugerido que el ciclo de *Plasmodium* puede ser más vulnerable a la interrupción en el estadio de fusión gamética, el cual ocurre en el mosquito *Anopheles*. Una vacuna sintética, basada en las proteínas de superficie de los gametos, desencadena la producción de anticuerpos que circulan en la sangre de los animales infectados experimentalmente por *Plasmodium*. Cuando un mosquito se alimenta en estos animales, ingiere tanto los gametos de *Plasmodium* como los anticuerpos. En el mosquito, los anticuerpos hacen que los gametos masculinos se aglutinen, lo cual evita la fusión de los gametos para formar cigotos. Sin embargo, los médicos investigadores dedicados al estudio de la malaria opinan que una vacuna que tuviera *solamente* este efecto no sería ética y están buscando componentes de la vacuna que también interrumpan el ciclo de vida en los estadios de esporozoíto y merozoíto. ¿Por qué?



Eukarya II: el linaje de las algas verdes y las plantas

Lo que en un principio fue una asociación frágil se tornó pronto en una esclavitud progresiva de los endosimbiontes prisioneros de sus hospedadores fagocíticos.

CHRISTIAN DE DUVE

Una simple célula, examinada adecuadamente, puede revelar secretos de un pasado lejano, que se remonta a miles de millones de años atrás, en el que los seres vivos eran bacterias o células que hoy no existen. Como vimos, una hipótesis mayormente aceptada postula que las células eucariontes fotosintéticas surgieron cuando ciertos procariontes pigmentados, que contenían clorofila, se introdujeron en el interior de células eucariontes no fotosintéticas de mayor tamaño, portadoras de núcleo y mitocondrias. Se generó así un nuevo compromiso, un reparto eficiente de funciones. Esta nueva asociación fue altamente exitosa y dio origen a las algas verdes y a todas las plantas terrestres.

Numerosos intentos de clasificación

Los organismos que incluimos en este capítulo han sido agrupados y reagrupados por los biólogos sistemáticos repetidas veces a lo largo de la historia. Como vimos en el capítulo anterior, las algas, no hace tanto tiempo, se consideraban plantas inferiores. Luego, en 1978, Robert H. Whittaker y Lynn Margulis reubicaron a las algas dentro del antiguo grupo de los protistas. La clasificación tradicional de las plantas es el producto de siglos y siglos de trabajo minucioso, en los que diferentes naturalistas intentaron de diferentes modos establecer un orden en el mundo natural.

Como vimos en el capítulo 23, Aristóteles aplicaba un método lógico para clasificar a los seres vivos, incluidas las plantas. Pero los escritos de Aristóteles sobre las plantas nunca se hallaron, por lo que la historia de la **botánica** comienza con uno de sus seguidores, Teofrasto (371-287 a. C.). Teofrasto básicamente clasificaba a las plantas, según su tamaño, en árboles, arbustos y hierbas.

Más tarde, el médico griego Pedanio Dioscórides (*circa*, 40-90 d. C.) adquirió grandes conocimientos sobre las plantas medicinales en sus viajes y criticó los ordenamientos alfabéticos que habían realizado sus predecesores alegando que no aportaban demasiada información.

Fue recién en el siglo XIII que comenzaron a abundar las clasificaciones basadas en las características propias de las plantas, como el tallo y más particularmente las flores y los



FIG. 26-1. UNA HOJA DE HERBARIO, CON ANOTACIONES SOBRE LAS PLANTAS CONSERVADAS.

frutos, y a crearse nuevas escuelas de botánica en las facultades de medicina europeas.

En el siglo XIV se inaugura una nueva era, cuando naturalistas alemanes empiezan a efectuar descripciones de las plantas basadas en observaciones de su hábitat, período de floración y otros aspectos de su ciclo de vida. Este tipo de clasificación intentaba agrupar a las plantas sobre la base de características compartidas. La gran cantidad de especímenes encontrados requería formar grupos mayores, es decir, construir taxa de nivel superior, como el género.

Fue el anatomista y fisiólogo italiano Andrea Cesalpino (1519-1603) quien realizó la primera clasificación sistemática basada en principios aristotélicos de división lógica. Comenzaba con clases reconocibles, como árboles o arbustos, y las dividía a su vez en clases subordinadas con la ayuda de características de diferenciación apropiadas, como el tipo de fruto.

La rápida acumulación de conocimientos en materia de clasificación de plantas fue posible por la invención del herbario, la técnica de secar las plantas entre hojas de papel, en el siglo XVI, y por la creación de los jardines botánicos (fig. 26-1).

En el siglo XVII comenzaron a surgir nuevas ideas sobre cómo denominar la enorme cantidad de especímenes encontrados, las que sentaron las bases para la nomenclatura binomial establecida por Linneo en el siglo XVIII (véase Introducción, La diversidad y la clasificación).

Muchos otros botánicos construyeron grupos de diferente jerarquía, como el orden, la clase y la división, que según el criterio de la época revelaban el orden de la naturaleza. Sin embargo, este tipo de clasificación, si bien resultó útil durante mucho tiempo, no se propone reflejar las relaciones de parentesco entre las plantas.

Una visión cladística para la línea verde

Como vimos en los capítulos anteriores, con Darwin comienza a intentarse una clasificación evolutiva, basada en la genealogía de los seres vivos. En la actualidad, la visión cladística se apoya en la búsqueda de grupos monofiléticos, a partir de las innovaciones o sinapomorfias que fueron apareciendo a lo largo de la historia de la vida (véase cap. 23, El cladismo y el ideal monofilético).

La **línea verde**, que dio origen a las algas verdes y a las plantas, constituye un grupo monofilético y su característica homóloga más sobresaliente es la presencia de cloroplastos (fig. 26-2). Estas organelas, como mencionamos, provienen de una asociación simbiótica entre células procariontes fotosintéticas –que se transformaron en los cloroplastos mismos– y células eucariontes no fotosintéticas.

Además de los cloroplastos, la línea verde tiene otras características derivadas, es decir, otras características que se cree que estaban presentes en el antecesor hipotético:

- Presencia de clorofila *a* y *b* en los cloroplastos y otros pigmentos accesorios adheridos a los tilacoides.
- Tilacoides, separados de manera equidistante unos de otros (véase cap. 6, Fotosíntesis: los cloroplastos y sus tilacoides).
- Almidón como sustancia de reserva en forma de gránulos en el citoplasma.

La ausencia de flagelos se interpreta como una pérdida secundaria a partir de un antecesor flagelado.

Pluricelularidad incipiente y avanzada

A partir de un hipotético antecesor de la línea verde se establecen dos posibles caminos evolutivos: el que dio origen a las algas verdes (clorofitas y ulvofitas) y el que originó a todos los organismos fotosintéticos con tejidos conspicuos, el **parénquima** (fig. 26-3). Análisis moleculares de un grupo intermedio entre esos dos clados, las micromónadas, indican que la multicelularidad posiblemente surgió en forma independiente en cada uno de ellos.

De unicelulares a multicelulares: clorofitas y ulvofitas

Las algas verdes, que se habrían diversificado a partir del Cámbrico (véase cap. 21, cuadro 21-1) interesan particularmente no sólo por sus relaciones con las plantas sino también por su gran variación en complejidad.





ULVA *O LECHUGA DE MAR.*

La característica derivada más destacada de las algas verdes es la persistencia de la membrana nuclear durante la mitosis.

Aunque la mayoría de las especies son acuáticas (marinas y de aguas continentales), algunas aparecen sobre troncos de árboles e incluso sobre la nieve. También viven como simbiontes; algunos grupos de algas verdes se asocian simbióticamente con hongos y forman **líquenes**.

Las hay desde unicelulares muy simples hasta multicelulares de gran complejidad. Una forma intermedia son las colonias, en las que las células individuales preservan un alto grado de independencia. Sin embargo, con frecuencia las células están conectadas por cordones citoplasmáticos que unifican la colonia en un grado tal que pueden considerarse como un solo organismo.

Si se comparan los géneros *Chlamydomonas*, *Gonium*, *Pandorina* y *Volvox*, se puede observar una progresión continua en tamaño y complejidad.

Otro tipo de forma de vida intermedia es la organización cenocítica, en la que muchos núcleos coexisten dentro de un citoplasma común. Este tipo de organización resulta de repetidas divisiones nucleares sin una división correspondiente del citoplasma ni la formación de paredes celulares. Un organismo entero, como *Valonia* (fig. 26-4a), puede parecer unicelular pero, de hecho, tiene un citoplasma común con varios núcleos y, por lo tanto, no es unicelular ni multicelular. Algunas algas verdes cenocíticas, como *Cladophora*, son filamentosas mientras que otras, como *Valonia* y *Codium magnum*, forman estructuras más masivas.

La multicelularidad verdadera se observa en varias algas verdes como *Spirogyra* y *Ulva* (fig. 26-4b). En estos organismos, luego de la división nuclear ocurre la citocinesis y la formación de paredes celulares, pero las células hijas no se separan. Este tipo de división celular lleva a la formación de filamentos, láminas o cuerpos tridimensionales.

Las algas verdes tienen una variedad de ciclos de vida. *Chlamydomonas* es unicelular haploide y se reproduce en forma asexual. Cada célula sufre dos divisiones mitóticas sucesivas, que originan cuatro células haploides (véase cap. 7, fig. 7-18). Sin embargo, si los nutrientes esenciales son muy escasos, se reproduce en forma sexual. Las células haploides funcionan como gametos, se fusionan y forman un cigoto diploide alrededor del cual se constituye una cubierta protectora. Esta célula, la cigospora, permanece latente hasta que las condiciones sean nuevamente favorables para el crecimiento. Entonces se divide por meiosis y produce cuatro células haploides. En la mayoría de las especies de *Chlamydomonas*, las células haploides que funcionan como gametos se designan como (+) y (−) ya que son de idéntico tamaño y estructura; esta condición se conoce como *isogamia*.

En otras especies de *Chlamydomonas*, ambos gametos son móviles pero uno es más grande que el otro, lo que se conoce como *anisogamia*. Hay aun otras especies en las que uno de los gametos, habitualmente el más grande, no es móvil; esta condición se denomina *oogamia*. Los gametos de mayor tamaño, inmóviles, están especializados en el almacenamiento de nutrientes para el desarrollo del cigoto, mientras que los más pequeños se especializan en la búsqueda de los gametos del primer tipo. Un individuo que produce gametos inmóviles y de mayor tamaño se considera femenino. Todos los diferentes tipos posibles de gametos que pueden existir en las algas (y en otros tipos de organismos también) están presentes en las diversas especies del género *Chlamydomonas*.

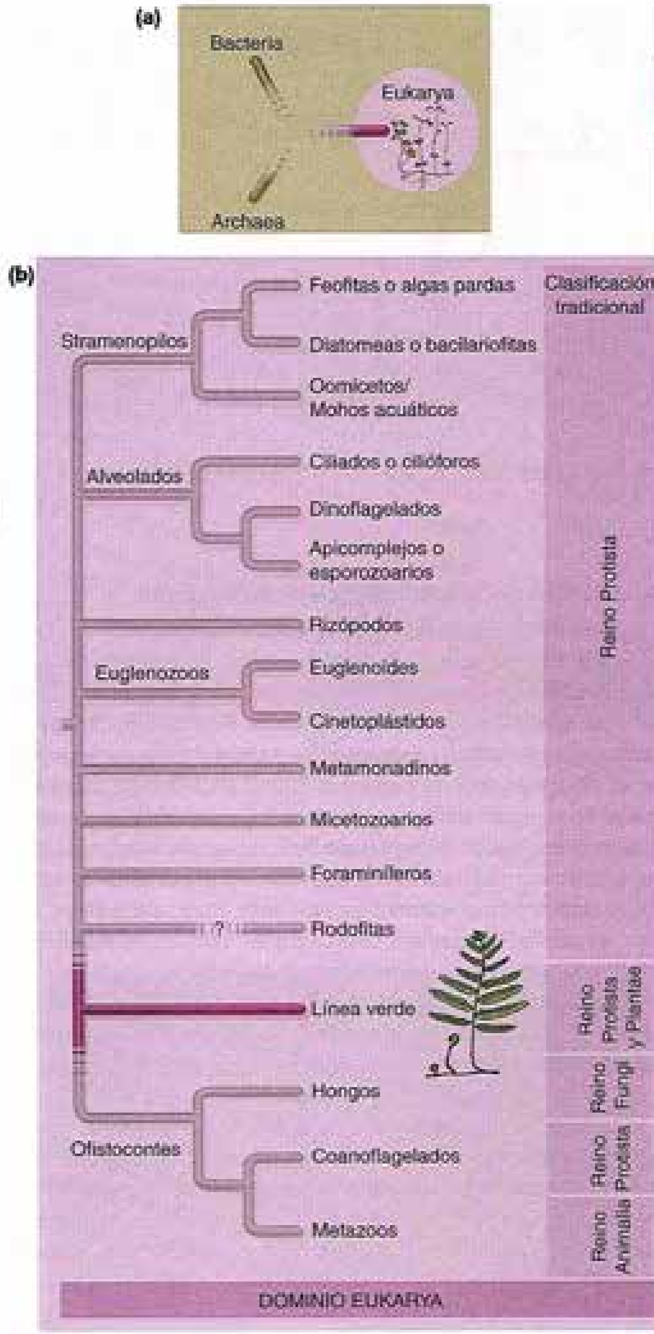


FIG. 26-2. RELACIONES FILOGENÉTICAS HIPOTÉTICAS. ***(a)*** *Relaciones filogenéticas generales entre los eucariontes y los demás seres vivos.* ***(b)*** *Relaciones filogenéticas hipotéticas entre la línea verde y los otros eucariontes. Este árbol filogenético es sólo uno entre varios árboles posibles.*

Galería de imágenes

Un ciclo de vida más complejo, caracterizado por la alternancia de generaciones (véase cap. 7, La meiosis en organismos con distintos ciclos vitales), se encuentra en algunas algas verdes multicelulares.

En la lechuga de mar (*Ulva*) (fig. 26-5), las dos generaciones son similares, o isomórficas. En otras especies, el esporofito y el gametofito no se asemejan y las generaciones son heteromórficas. En muchos casos, las dos generaciones de un alga son muy diferentes (fig. 26-6).

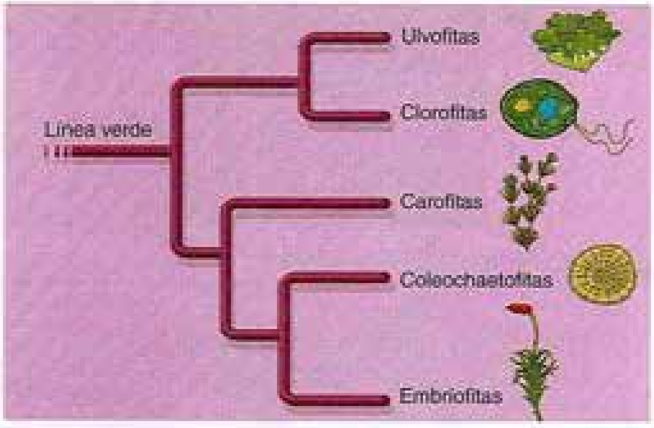
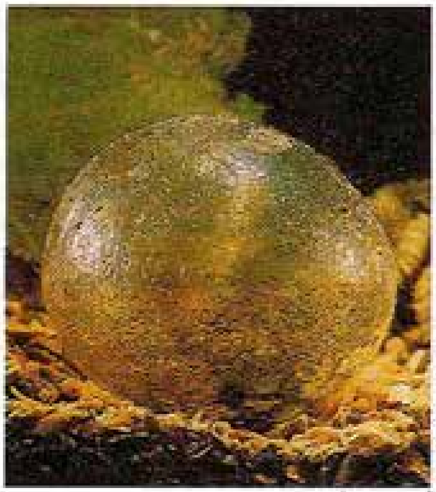


FIG. 26-3. ÁRBOL FILOGENÉTICO HIPOTÉTICO DE LA LÍNEA VERDE.

(a)



(b)

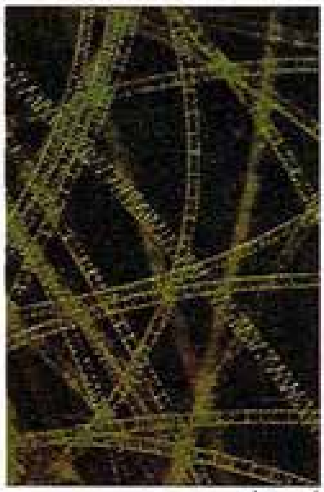


FIG. 26-4. LAS CLOROFITAS INCLUYEN UNA VARIEDAD DE ORGANISMOS MULTINUCLEADOS Y MULTICELULARES. ***(a)*** *Valonia, un alga verde cenocítica del tamaño de un huevo de gallina, contiene muchos núcleos en un citoplasma sin particiones. Es común en las aguas tropicales.* ***(b)*** *Spirogyra es un alga de agua dulce en la cual las células se alargan y luego se dividen por paredes transversales, de modo que pueden mantenerse juntas en filamentos largos y finos. Los cloroplastos forman hélices que parecen bandas de cinta verde dentro de cada célula.*

Tejidos diferenciados: aparece el parénquima

Si transitamos el árbol de la figura 26-3, veremos un segundo linaje de la línea verde que conduce a las carofitas, las coleochaetofitas y las embriofitas. Las novedades evolutivas que distinguen a estos grupos del linaje que acabamos de recorrer, el de las ulvofitas y clorofitas, son numerosas: en carofitas, coleochaetofitas y embriofitas, la mitosis siempre es abierta, es decir, la membrana nuclear se desintegra durante la profase como ocurre en la gran mayoría de los eucariontes; tienen peroxisomas (véase cap. 2, La degradación de ácidos grasos y sustancias tóxicas: los peroxisomas) y sus células están comunicadas a través de conexiones citoplasmáticas –plasmodesmos–, entre otras características. Excepto las carofitas –pequeñas y de agua dulce–, todos los representantes actuales de este clado presentan características como:

- Células asociadas que forman un tejido denominado parénquima.
- Retención del cigoto en el organismo, rodeado de células que facilitan la nutrición, al menos hasta el momento de la esporogénesis.

Estos representantes actuales de la línea verde habrían surgido a partir de un antecesor hipotético que ya tendría las características mencionadas. Así habrían evolucionado las coleochaetofitas (fig. 26-7), consideradas tradicionalmente algas verdes y cuyo cigoto permanece en el talo, y las embriofitas, plantas con órganos reproductores multicelulares bien definidos.

La transición a la tierra

La transición desde el agua a la tierra ocurrió hace aproximadamente unos 500 millones de años, durante el período Ordovícico. El ambiente terrestre ofrece enormes ventajas para los organismos fotosintéticos: la luz es abundante desde el alba hasta el crepúsculo y su paso no se encuentra tan limitado como en los ambientes acuáticos, donde el agua filtra ciertas longitudes de onda. El CO_2, necesario para la fotosíntesis, es abundante en la atmósfera y circula más libremente en el aire que en el agua. Además, en los tiempos en los que las plantas conquistaron la tierra firme, no existían otras formas de vida terrestre que compitieran por los mismos recursos, en particular la luz y el CO_2. Existen evidencias de que los ecosistemas terrestres estaban ya poblados por bacterias, algas, líquenes y hongos, pero estos organismos ocupaban otros nichos (véase cap. 47, El concepto de nicho ecológico).

Las ventajas de la vida terrestre, sin embargo, vinieron acompañadas de dificultades que los organismos fotosintéticos debieron enfrentar. Entre ellas, tal vez la más importante, la de obtener y retener cantidades adecuadas de agua. A diferencia de lo que ocurre en el medio acuático, relativamente uniforme, en el medio terrestre las plantas se enfrentan a las condiciones cambiantes de la atmósfera que circunda sus partes aéreas. El suelo, por su parte, presenta sus propios desafíos; las plantas deben extraer agua y nutrientes esenciales y lograr una fijación que permita su crecimiento. En estas condiciones, la historia de la

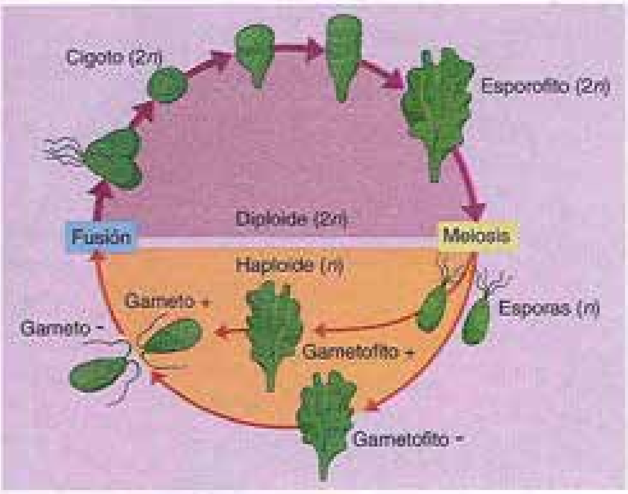


FIG. 26-5. LA LECHUGA DE MAR. *Ulva presenta alternancia de generaciones en su ciclo de vida; en una generación produce esporas y en la otra, gametos. El gametofito haploide (n) produce isogametos haploides que se fusionan y forman el cigoto diploide (2n). El esporofito, cuerpo multinucleado formado por células diploides, se desarrolla a partir del cigoto. Éste produce esporas haploides por meiosis, las cuales producen gametofitos haploides, y el ciclo comienza nuevamente. En algunos casos, si un gameto no se fusiona, se fija sobre un sustrato, pierde los flagelos y produce un nuevo gametofito por medio de sucesivas mitosis.*

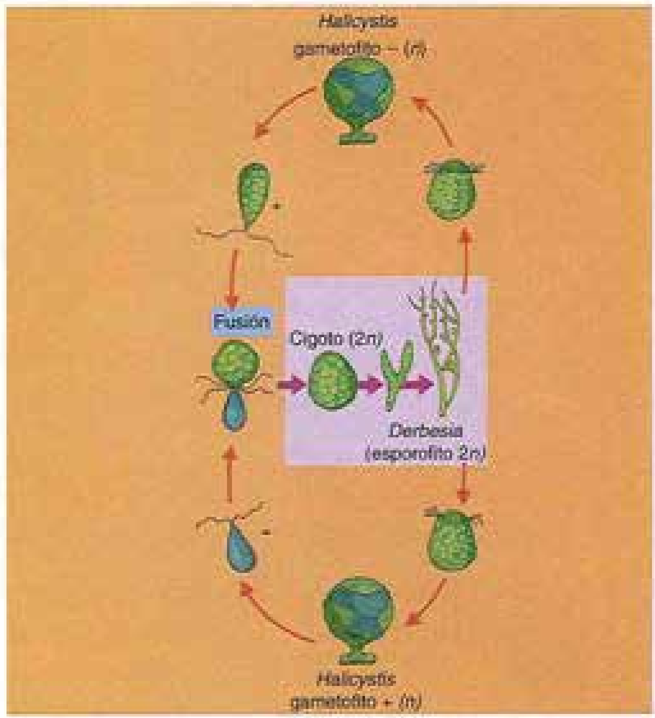


FIG. 26-6. GENERACIONES HETEROMÓRFICAS. *En algunas algas, la forma del esporofito y del gametofito es tan diferente que antes se creía que pertenecían a géneros diferentes. En una época, el gametofito de un alga similar a Valonia como la que se ve aquí, fue llamado Halicystis, y el esporofito, Derbesia. Como puede verse, esta alga exhibe anisogamia.*

(a) (b)

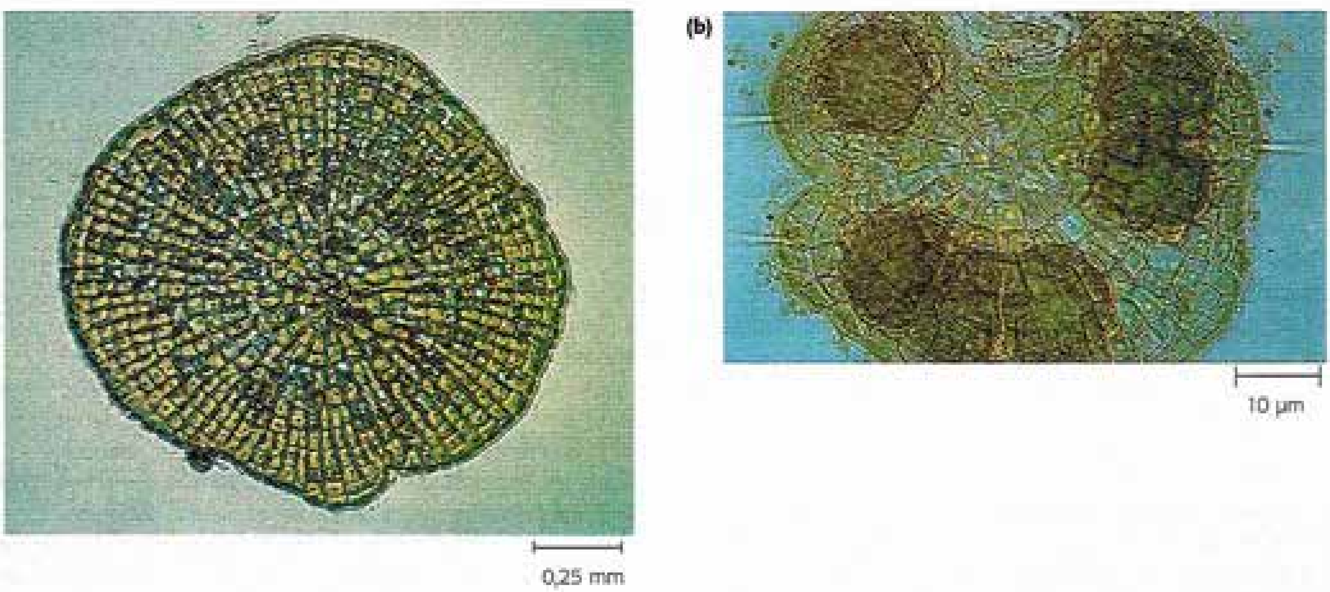


FIG. 26-7. COLEOCHAETOFITAS. *(a)* *Coleochaete crece sobre la superficie de plantas de agua dulce sumergida en aguas poco profundas. Es multicelular y tiene forma de disco.* ***(b)*** *Coleochaete es haploide durante la mayor parte de su ciclo de vida. Es oogámica, o sea, sus gametos están claramente diferenciados. Estos gametos se fusionan y forman un cigoto que, posteriormente, experimenta meiosis y origina células haploides a partir de los cuales se desarrollan nuevos individuos. Sin embargo, en Coleochaete, la fusión de los gametos no ocurre libremente en el agua sino en la superficie del organismo progenitor. Las células vecinas del progenitor crecen alrededor del cigoto, encerrándolo y protegiéndolo. Antes de la meiosis, ocurren ciclos adicionales de replicación del DNA en el cigoto, lo que resulta en un número de 8 a 32 células haploides finalmente liberadas. Las células grandes y oscuras de esta microfotografía de Coleochaete son los cigotos diploides que, como se puede observar, están protegidos por una capa de células haploides más pequeñas del organismo progenitor. Las células con pelos –células pilíferas– que se extienden hacia afuera del disco están rodeadas de una vaina en su base y son las que dan el nombre al organismo: Coleochaete significa "pelo con vaina".*



FIG. 26-8. LA TRANSICIÓN A LA TIERRA FIRME. *Las células necesitan agua; de hecho, son 95% de agua. Las plantas terrestres tienen numerosas adaptaciones que les permiten vivir en el suelo árido y desnudo. Las plantas presentan rasgos tales como raíces que las anclan al suelo y que forman un sistema de captación de agua, sistemas de bombeo, órganos fotosintéticos, superficies recubiertas contra la desecación y tejidos reforzados. Estos rasgos son los que permiten que ejemplares como los abetos y tsugas de la fotografía se eleven decenas de metros sobre la superficie y tengan troncos de varios metros de diámetro.*

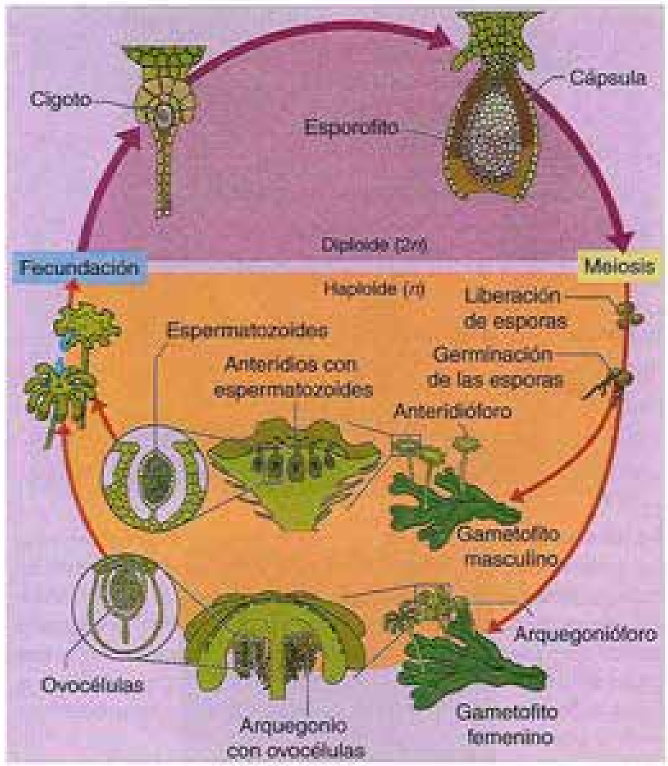


FIG. 26-9. CICLO DE VIDA DE UNA EMBRIOFITA (MARCHANTIA). *En estas plantas, la generación dominante es el gametofito. El gametofito masculino (el talo) porta en la base los gametangios, es decir, anteridios. El talo femenino contiene arquegonios que tienen forma de botella y en cuya base se desarrolla una sola ovocélula. En los anteridios se forman los gametos masculinos que, cuando están maduros, nadan hasta la ovocélula a través del canal del cuello del arquegonio. Después de la fecundación se forma el cigoto que da lugar al esporofito, donde se producen las esporas.*

evolución vegetal en tierra firme se puede interpretar como una sucesión de experimentos naturales, a juzgar por la diversidad de organismos fotosintéticos multicelulares que, colectivamente, han poblado gran parte de la superficie de la Tierra durante varios cientos de millones de años (fig. 26-8).

En la época en que el antecesor inmediato de las plantas colonizó tierra firme desde aguas poco profundas, ya presentaba una alternancia de generaciones heteromórficas bien definida. Una vez en tierra firme, habría adquirido nuevas adaptaciones. La selección de estas adaptaciones debe haber ocurrido temprano en la historia evolutiva, pues la mayoría de las plantas modernas, que son muy diversas, las comparten.

Una de las adaptaciones clave es el desarrollo de órganos reproductores multicelulares, como los gametangios –donde se producen gametos– y los esporangios –donde se producen esporas–. Los gametangios que originan gametos femeninos –las ovocélulas u oosferas– son los **arquegonios** y los que originan gametos masculinos –o espermatozoides– son los **anteridios** (fig. 26-9). Los gametangios de ambos sexos adquirieron una capa de células no reproductoras que los protegen. Este grupo, que veremos a continuación, comprende a las embriofitas.

Otra adaptación importante, relacionada con la anterior, fue la retención de la ovocélula fecundada –el cigoto– dentro del arquegonio y el desarrollo del embrión dentro de esa estructura. Así, durante las etapas críticas de su desarrollo, el embrión o esporofito joven está protegido por los tejidos del gametofito femenino.

Así como la aparición de los primeros organismos fotosintéticos tuvo un efecto decisivo en la historia ulterior de la vida, la aparición de las plantas terrestres afectó enormemente los flujos de energía y nutrientes entre los ecosistemas terrestres y acuáticos, así como la subsecuente evolución de los animales. La aparición de las plantas terrestres fue un factor de gran importancia en la reducción de la concentración atmosférica de CO_2 y, en consecuencia, en el descenso de la temperatura sobre la superficie terrestre. En la figura 26-10 puede observarse el árbol filogenético de las embriofitas (fig. 26-10).

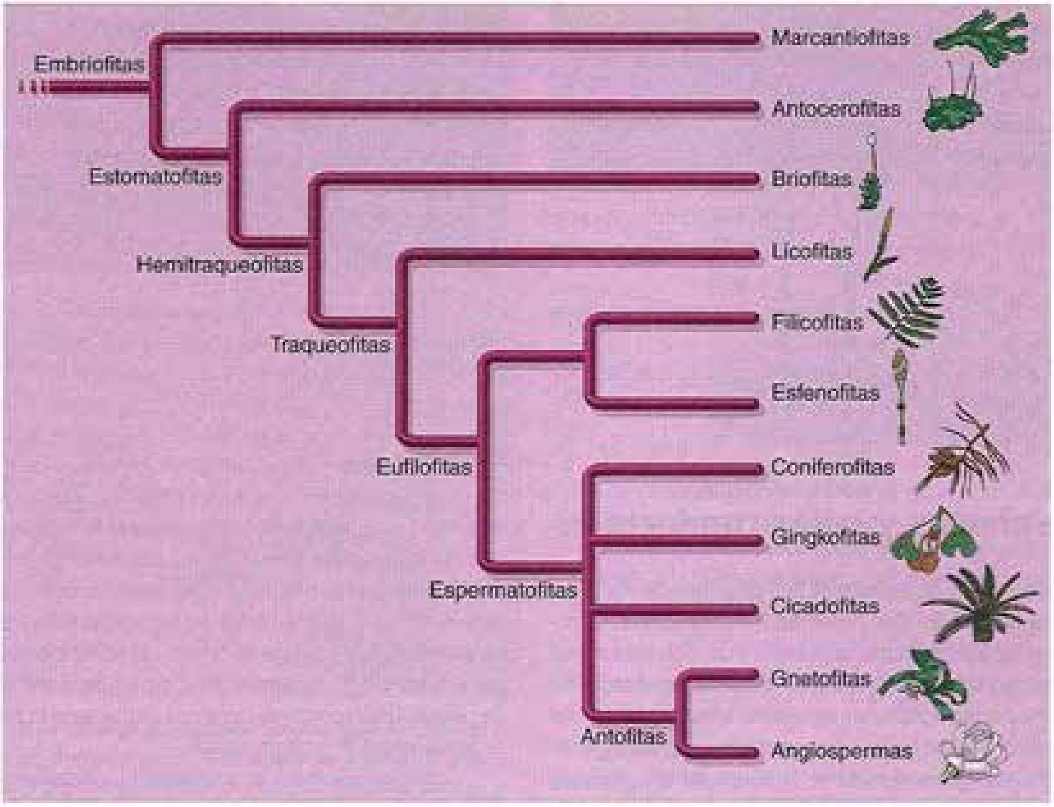


FIG. 26-10. RELACIONES FILOGENÉTICAS HIPOTÉTICAS ENTRE LAS EMBRIOFITAS.

Galería de imágenes

El antecesor de las embriofitas

Algunas características derivadas que habría tenido el antecesor hipotético de las embriofitas son:

- Órganos sexuales femeninos (arquegonios) y masculinos (anteridios).
- Ciclo de vida con una fase diploide multicelular en la que un esporofito diploide depende, al menos en un comienzo, de un gametofito haploide. Las esporas se encuentran en esporangios cuyas paredes están formadas por células.
- Epidermis recubierta por una cutícula.

Algunos grupos actuales adquirieron en forma secundaria la capacidad de vivir en un medio acuático.

De poros simples a estomas

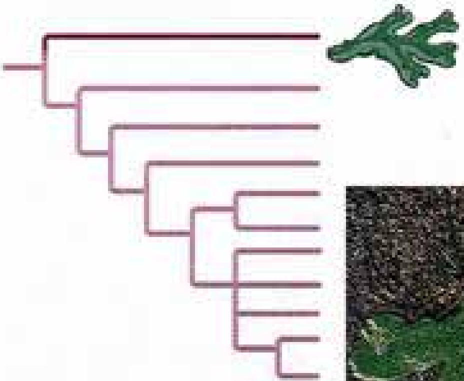
Una de las características más claramente asociadas con la transición a la tierra es la cutícula protectora que reviste las superficies aéreas de las plantas y retarda la pérdida de agua. La cutícula está formada por una sustancia cerosa llamada *cutina*, secretada por las células de la epidermis. Asociados con la cutícula hay poros a través de los cuales se intercambian los gases necesarios para la fotosíntesis. Estos poros son esenciales para la supervivencia de una planta. En el árbol filogenético de la figura 26-10 puede observarse un grupo, las marcantiofitas, que poseen poros simples en su superficie. Todos los otros grupos contienen poros más complejos, denominados estomas (véase cap. 6, Las reacciones que fijan carbono).

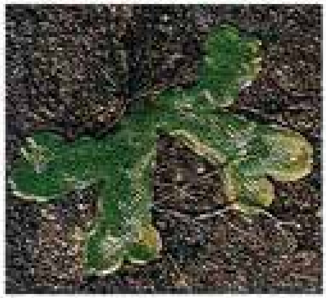
Del linaje de las embriofitas emergieron dos grupos principales:

- Las marcantiofitas, con poros simples.
- Las estomatofitas, el resto de las plantas, con verdaderos estomas.

Sin estomas verdaderos: marcantiofitas

Las integrantes de este grupo tradicionalmente se denominaron hepáticas, por la forma particular del gametofito, que se asemeja al hígado.





GAMETOFITO JOVEN DE MARCHANTIA.

La principal característica derivada de las marcantiofitas es la presencia de poros simples que permiten el intercambio de gases con el aire.

También se distinguen por poseer *elaterios*, células alargadas con forma de espiral que diseminan las esporas.

Se desarrollan en medios húmedos, en el suelo, sobre rocas o troncos de árboles. También pueden vivir como epifitas sobre las hojas de otras plantas.

No tienen raíces, sino rizoides unicelulares. El gametofito contiene anteridios o arquegonios en su superficie superior.

Tienen alternancia de generaciones y predomina la fase haploide del ciclo de vida (véase fig. 26-9). La reproducción asexual puede producirse por fragmentación o gemación.

Tallos incipientes y tallos conductores

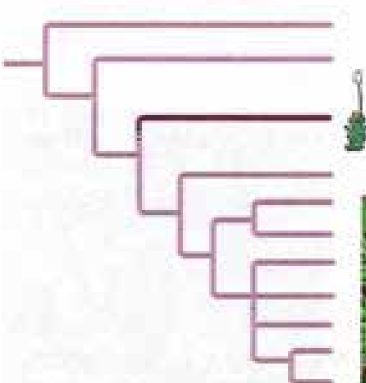
El linaje de las plantas con estomas se bifurca en dos caminos evolutivos. Uno lleva a plantas de tallos incipientes, no conductores, las antocerofitas, caracterizadas por tener células con un cloroplasto muy grande, un gametofito con aspecto de tallo lobulado, ramificado, del cual nacen numerosos esporofitos, en cuya parte apical se forman las esporas. Estos esporofitos con forma de cuernos son erguidos y crecen continuamente hasta alcanzar un máximo de 20 cm de alto, debido a la falta de un sistema de transporte.

El otro camino desemboca en un grupo que adquirió una de las características más relevantes en la evolución de las plantas: sistemas conductores que cada vez se tornaron más eficientes. Se trata de las hemitraqueofitas que reúnen a:

- Las briofitas o musgos, con un sistema de conducción limitado de agua y azúcares.
- Las traqueofitas, o plantas vasculares, con verdaderos vasos conductores (véase fig. 26-10).

Las briofitas o "musgos"

Anteriormente, las briofitas se clasificaban junto con las antocerofitas y las marcantiofitas, pero nuevas evidencias las han colocado más cerca de las traqueofitas. Muchas plantas llamadas vulgarmente musgos, en realidad no lo son, como es el caso de algunas algas y de líquenes.





***BRIOFITA, GÉNERO* SPHAGNUM.**

Las características derivadas más destacadas de las briofitas son:

- Presencia de células transportadoras de azúcares y de células llamadas *hidroides*, posiblemente homólogas de los elementos de transporte de agua de las traqueofitas.
- Gametofito con rizoides multicelulares y pequeñas "hojas" agudas.
- Cápsula donde se forman las esporas, que salen por un opérculo.

Las briofitas crecen exitosamente en zonas cálidas y frías, en parajes húmedos y sombreados, y en ciénagas. El musgo de las turberas del género *Sphagnum* cubre el 1% de la superficie de todo el mundo y se utiliza como sustrato para el cultivo de plantas en maceta, porque pueden retener una cantidad de agua de 20 a 30 veces su peso.

Son relativamente pequeños, por lo habitual de menos de 20 cm de altura. Forman "almohadillas" o tienen un aspecto plumoso con gametofitos ramificados y esporofitos que nacen lateralmente.

Por lo general se fijan al sustrato por medio de rizoides –células individuales alargadas o filamentos celulares– ya que no tienen raíces verdaderas. En las pequeñas hojas del gametofito ocurre la fotosíntesis. Estas estructuras carecen de los tejidos especializados que tienen las hojas "verdaderas" y presentan sólo el grosor de una o unas pocas capas de células. Los esporofitos crecen en forma erguida por divisiones que se producen en el extremo apical.

Como los líquenes, las briofitas son indicadores sensibles de la contaminación del aire.

Reproducción de las briofitas

Las briofitas, como todas las otras plantas, tienen un ciclo de vida con alternancia de generaciones. Sin embargo, se caracterizan por poseer un gametofito haploide que, en general, es de mayor tamaño que el esporofito diploide.

El ciclo de vida de un musgo comienza cuando la espora haploide germina y forma una red de filamentos horizontales conocida como *protonema*, que dará lugar a los gametofitos. Los gametofitos individuales se forman en esta red a modo de ramas. Los anteridios y los arquegonios multicelulares son llevados en el gametofito. Cuando hay suficiente humedad, los espermatozoides biflagelados, también llamados anterozoides, son liberados del anteridio y nadan hacia el arquegonio, al cual son atraídos químicamente. Si los espermatozoides no encuentran agua libre en la que puedan nadar, el ciclo de vida no puede completarse.

La fusión del espermatozoide y la ovocélula ocurre dentro del arquegonio. En su interior, el cigoto se desarrolla en un esporofito, que permanece unido al gametofito y depende de él para su nutrición. El esporofito consiste en un pie, un pedicelo y un solo esporangio grande (o cápsula) que contiene las células madre de las esporas. Allí tienen lugar las divisiones meióticas que generan las esporas que luego se liberan, reanudándose el ciclo (fig. 26-11). La reproducción asexual, que a menudo ocurre por fragmentación, también es común. Muchos musgos producen, además, cuerpos diminutos, conocidos como *propágulos*, que originan nuevos gametofitos.

Vasos conductores: las traqueofitas

Una de las "innovaciones" más importantes de las plantas terrestres fue la adquisición, probablemente en el período Silúrico, de un ci-

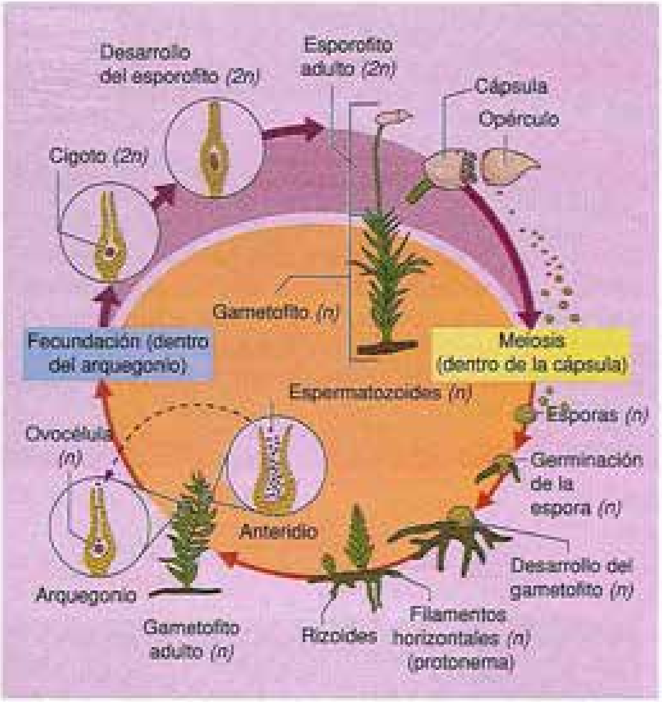


FIG. 26-11. CICLO DE VIDA DE UN MUSGO. *Comienza con la liberación de esporas de la cápsula, que se abre cuando se expulsa una pequeña tapa, el opérculo (arriba a la derecha). La espora germina y produce un protonema filamentoso ramificado, a partir del cual se desarrolla un gametofito folíáceo. Los espermatozoides, expulsados del anteridio maduro, son atraídos al arquegonio donde uno de ellos se fusiona con la ovocélula y produce el cigoto. El cigoto se divide por mitosis y forma el esporofito. Al mismo tiempo, la base del arquegonio se divide y forma la caliptra protectora. El esporofito maduro consiste en una cápsula que puede estar sostenida por un pedicelo –que es también parte del esporofito– y un pie. La meiosis ocurre dentro de la cápsula y da por resultado la formación de esporas haploides. En este musgo, los gametofitos llevan tanto anteridios como arquegonios. En otras especies, un solo gametofito puede llevar anteridios o arquegonios, pero no ambos.*

lindro central de tejido vascular dentro del tallo, especializado en la conducción de agua y sustancias disueltas hacia la parte superior del cuerpo. Otra innovación temprana fue la raíz, que permitió la fijación de la planta y la absorción de agua y nutrientes esenciales.

El sistema conductor en las traqueofitas modernas es complejo; consta de dos tejidos diferentes: el xilema, que transporta agua e iones de las raíces a las hojas, y el floema, que lleva sacarosa y otros productos de la fotosíntesis disueltos de las hojas a las células no fotosintéticas de la planta. El floema transporta sustancias a través de largas distancias, entre distintas zonas de la planta. Los elementos conductores del xilema son las traqueidas y los vasos. Los elementos conductores del floema son las células cribosas (véase cap. 45, fig. 45-14) asociadas con células acompañantes.

A medida que las plantas terrestres crecen, tienden a competir por la luz. El crecimiento en altura otorga una ventaja adaptativa y se vio favorecido por la aparición de un sistema de transporte que permite distribuir las sustancias necesarias por toda la planta.

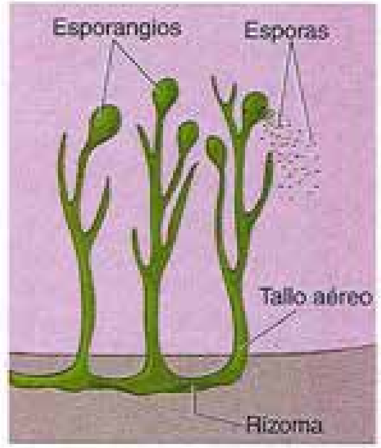


FIG. 26-12. AGLAOPHYTON MAJOR. *Carecía de hojas y de raíces. Sus tallos aéreos, que eran fotosintéticos, estaban unidos a un tallo subterráneo o rizoma y estaban cubiertos con una cutícula interrumpida por estomas. Las estructuras oscuras en los ápices de los tallos son esporangios, que en apariencia liberaban sus esporas al escindirse longitudinalmente.*

Una de las traqueofitas más antiguas que se conocen es *Aglaophyton major* (anteriormente denominada *Rhynia major*), hoy extinguida. Sin embargo, algunos autores opinan que no se trata de una traqueofita sino de una especie muy próxima a los musgos (fig. 26-12). El esporofito es ramificado, con esporangios múltiples (recuadro 26-1, *La alternancia de generaciones*).

Otra novedad en las plantas terrestres fue la aparición de una hoja de estructura compleja, el órgano especializado en la fotosíntesis. Aparecieron dos tipos distintos de hojas:

- El *micrófilo*, simple extensión del tallo con un solo cordón de tejido vascular. Está presente en las licofitas, dentro de las cuales algunos autores ubican a *Selaginella*, *Isoetes* y a los licopodios. Estos últimos tienen esporangios en forma de conos, hojas dispuestas en espiral sobre el tallo y raíces que se bifurcan.
- El *megafilo*, presente en el resto de las traqueofitas (véase fig. 26-10), consiste en una lámina con un sistema complejo de nervaduras.

Sin semillas y con semillas

Las plantas con hojas verdaderas dan lugar a dos linajes bien marcados aunque, como todos los estudiados hasta ahora, muy discutidos. Dos caminos evolutivos habrían dado lugar a:

- Los helechos (que pertenecen al grupo de las filicofitas o pteridofitas, según la nomenclatura científica) y las esfenofitas, también llamadas colas de caballo (equisetos) por su forma característica. Ninguno de estos grupos produce semillas.
- Las espermatofitas, las plantas con semilla.

Filicofitas: los helechos

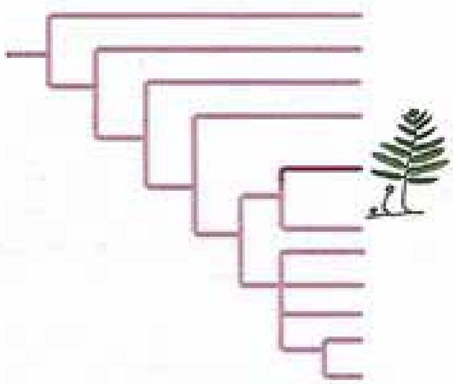
Son el grupo más diverso de plantas sin semillas y es probable que no constituyan un grupo monofilético. Su origen se remonta al período Devónico.

Recuadro 26-1

La alternancia de generaciones

A medida que avanzamos por los clados del árbol filogenético, se observa una reducción en el tamaño del gametofito. En todas las traqueofitas (a diferencia de los grupos analizados anteriormente) el gametofito es más pequeño que el esporofito. En los representantes contemporáneos de las traqueofitas más primitivas, el gametofito está separado y es nutricionalmente independiente del esporofito. En los grupos que han surgido más recientemente, el gametofito se ha reducido a un tamaño microscópico y a una condición de extrema dependencia del esporofito. A medida que los gametofitos redujeron su tamaño, los arquegonios y los anteridios también disminuyeron, hasta desaparecer por completo. El esporofito es el cuerpo mismo de la planta, la parte visible.

Las plantas más primitivas producen sólo un tipo de espora –homosporia– en un tipo de esporangio. Esas esporas dan lugar a un único tipo de gametofito con órganos reproductores femeninos o masculinos. En cambio, posteriormente, evolucionaron en forma independiente plantas con dos tipos de esporas diferentes (heterosporia). La *megospora* da lugar a un gametofito femenino que produce ovocélulas y la *microspora* da lugar a un gametofito masculino que produce gametos masculinos.





HELECHO REAL.

Las características derivadas más destacadas de los helechos son:

- Hoja compuesta (fronde) con folíolos dispuestos de un lado y otro de un eje central.
- Hojas jóvenes enrolladas en espiral que se desenrollan al crecer.
- Esporangios generalmente dispuestos en la cara inferior de las hojas.
- Gametofitos con rizoides pluricelulares.
- Anteridios que se forman a partir de una célula superficial y tienen una célula apical que actúa como opérculo.

Viven en zonas húmedas. Si bien son típicos de los trópicos, también se encuentran en regiones templadas e incluso áridas. Algunos crecen sobre los árboles como epifitas.

Tienen generalmente un tallo subterráneo, el rizoma. Aunque no poseen crecimiento secundario, que en otros grupos aumenta la circunferencia y forma la corteza y el tejido leñoso, algunos helechos alcanzan una gran altura, como es el caso de los helechos arbóreos. Sus hojas o frondas suelen estar finamente divididas en folíolos o pinnas y tienen una alta relación superficie-volumen, por lo que son colectores de luz muy eficientes. Los helechos están bien adaptados al crecimiento en las condiciones de luz difusa que impera en el suelo de los bosques.

En los helechos, como en todas las traqueofitas vivientes, la generación dominante es el esporofito. El ciclo de vida de un helecho se muestra en la figura 7-19 (cap. 7). Los esporangios de los helechos comúnmente se agrupan en **soros** en el envés de las frondes (fig. 26-13). El gametofito de los helechos homospóricos –que producen un único tipo de esporas– comienza su desarrollo como un pequeño filamento de células análogo al de un alga, en el que cada célula está llena de cloroplastos. Luego, el filamento se achata hasta tener, a menudo, sólo una capa de células de grosor. Aunque es pequeño, el gametofito es independiente para su nutrición y puede asociarse con hongos. Excepto por unos pocos géneros, todos los helechos son homospóricos. Los gametos masculinos requieren agua para transportarse hasta el gameto femenino.

La aparición de la semilla

El óvulo fecundado o semilla es tal vez una de las innovaciones más importantes, posiblemente responsable del enorme éxito de las plantas en tierra firme. La semilla es una estructura compleja que con-

tiene al esporofito joven –o embrión– rodeado de una cubierta externa protectora, la cubierta seminal, y acompañado muchas veces de un tejido de reserva. Esta cubierta deriva de tejidos del esporofito materno y protege al embrión, que puede permanecer latente durante muchos años, hasta que las condiciones sean favorables para su germinación. Las semillas más tempranas que se conocen se fosilizaron en depósitos del Devónico superior, hace unos 360 millones de años. Una de las tendencias evolutivas de los gametos fue la independencia del agua para la reproducción.

Espermatofitas o plantas con semillas

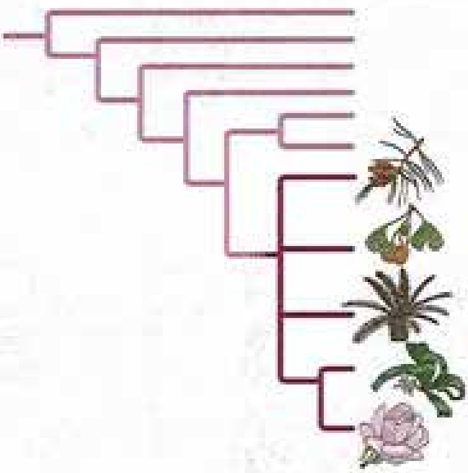




FIG. 26-15. LOS SOROS. *Las esporas de los helechos se desarrollan sobre los esporofitos en los esporangios, que habitualmente se encuentran agrupados formando soros, en la parte inferior de una hoja (esporofilo). Las esporas de los helechos originan gametofitos fotosintéticos pequeños, libres.*

En el húmedo período Carbonífero, que finalizó hace aproximadamente 290 millones de años, se formaron la mayoría de los depósitos de carbón de la Tierra, a partir de la exuberante vegetación que se hundió tan rápido en el suelo caliente y cenagoso que la mayor parte no tuvo oportunidad de descomponerse. Las plantas con semillas existían ya cerca del final de este período.

Algunas características derivadas que habría tenido el antecesor hipotético de las espermatofitas son:

- Tallo con crecimiento secundario.
- Ramificaciones a partir de brotes en las axilas de las hojas.
- Óvulo formado por el gametofito femenino, la sustancia nutritiva y el tegumento. Después de la fecundación, el óvulo se transforma en semilla. El gametofito masculino es muy reducido y consiste en el grano de polen que en general es transportado por el viento o por insectos hasta el óvulo. El grano de polen desarrolla un tubo polínico que crece hasta llegar al gametofito femenino (véase cap. 44, La unión de los gametos: fecundación).

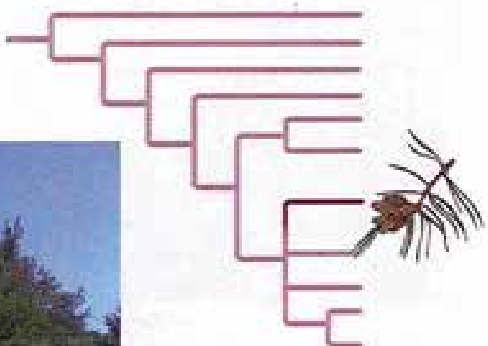
Semillas con protección y sin ella

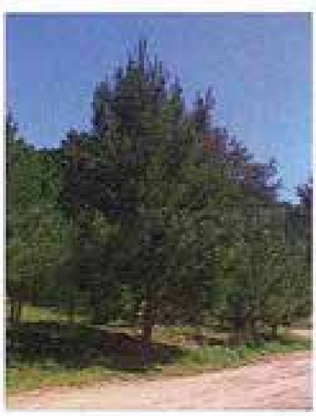
Como vimos, las semillas fueron una importante novedad evolutiva. Pueden estar libres, como por ejemplo, sobre una escama de una piña, o encerradas y protegidas dentro de un fruto, que se origina a partir del ovario después de la fecundación de los óvulos. El linaje de las espermatofitas se divide en cuatros clados. Tres de ellos no forman flores y tienen semillas sin protección o desnudas (coniferofitas, gingkofitas y cicadofitas) y el cuarto, con flores y semillas que se forman dentro de un fruto (antofitas).

Tradicionalmente, las plantas con semilla se clasificaron como **gimnospermas** (un grupo parafilético), que corresponde a aquellas que tienen semillas desnudas, y **angiospermas** (grupo monofilético), con semillas protegidas (tradicionalmente denominada división Anthophyta).

Portadoras de conos: coniferofitas

Las coníferas incluyen pinos, abetos, tsugas del Canadá, juníperos, alerces y araucarias de la Argentina, Chile, Brasil y Australia, así como las secuoyas gigantes de California y Oregon. En la clasificación tradicional pertenecen al grupo de las Gimnospermas que incluía Coniferophyta, Cycadophyta, Ginkgophyta y Gnetophyta (recuadro 26-2, *Gingkofitas y cicadofitas*). Sin embargo, los análisis filogenéticos revelan un tipo de relación parafilética entre ellos, como se observa en la figura 26-10.





PINO.

Las características derivadas más destacadas de las coniferofitas son:

- Estructuras reproductoras masculinas y femeninas en conos.
- Óvulos en la cara superior de las escamas que forman un cono femenino.
- Gametos masculinos que son conducidos por el tubo polínico hasta la ovocélula.

Viven en zonas de climas templados y húmedos y en zonas frías, donde representan los árboles dominantes. Los tallos y las raíces crecen en grosor debido al crecimiento secundario. En el caso de los pinos, sus hojas con en forma de aguja están bien adaptadas a largos períodos de humedad escasa, como los que ocurren en regiones con lluvias estacionales o inviernos largos y fríos, y a suelos arenosos, que pierden fácilmente la humedad. Un árbol de pino, que es el esporofito maduro, lleva dos tipos de conos, que producen los dos tipos de esporas. Los conos masculinos se forman en el extremo de los ejes y los conos femeninos son laterales y tienen hojas modificadas en forma de escamas –los esporófilos– portadoras de óvulos. Después de la fecundación de los óvulos, el cono femenino crece y se constituye la "piña" y sus escamas se toman gruesas y rígidas.

En la figura 26-14 puede observarse su ciclo de vida, en particular la formación de las semillas (fig. 26-14).

Cuando aparece la flor

Las antofitas –del griego *anthos*, flor– aparecen en el registro fósil hace unos 120 millones de años, en el apogeo de los dinosaurios, pero se constituyeron en el grupo dominante de plantas recién en el Cretácico superior o inicio del período Terciario, hace unos 65 millones de años, en coincidencia con la extinción de esos grandes reptiles. El resto fósil más antiguo de una antofita hallado hasta el presente corresponde a una planta que vivió en el noreste de China hace 120-140 millones de años, denominada *Archaefructus* (que significa "antiguo fru-

Recuadro 26-2

Gingkofitas y cicadofitas

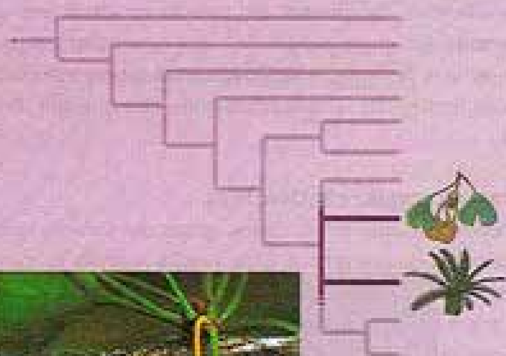




Fig. 1. *Ginkgo biloba, la única especie sobreviviente de las ginkgofitas.*

Ginkgo biloba es el único representante actual de un grupo aparentemente común en la era *Mesozoica* (fig. 1). La hoja se caracteriza por un tipo de nerviación dicotómica. En un mismo árbol hay dos tipos de ramas: unas son de crecimiento indefinido que llevan hojas separadas por entrenudos y otras tienen crecimiento limitado, con hojas condensadas. Es un árbol dioico, es decir, los órganos sexuales –flores masculinas y femeninas– están en individuos diferentes. Viven en zonas templadas y son especialmente resistentes a la contaminación del aire por lo que es habitual su cultivo en parques urbanos y a lo largo de las calles de la ciudad; *G. biloba* sobrevivió a la explosión nuclear de Hiroshima. La cubierta carnosa de semillas tiene un olor pútrido semejante a la manteca rancia. Sin embargo, la "almendra" interna de la semilla tiene sabor a pescado y es un manjar muy apreciado en el Oriente.

Las cicadofitas (fig. 2) parecen palmeras o helechos arborescentes con un tronco grueso y no ramificado. Son especies dioicas. Los óvulos están en hojas ovulíferas que forman el cono femenino.

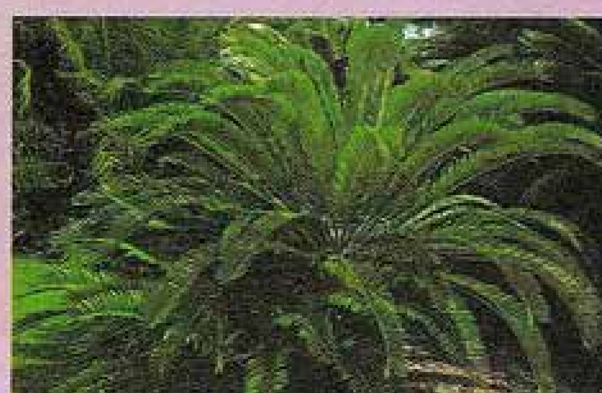


Fig. 2. *La mayoría de los cicas son raras. Esta especie,* Encephalartos woodii *procedente de África, se encuentra en peligro de extinción. Los ejemplares que perduraron provienen de rebrotes de una planta progenitora y se encuentran a buen resguardo en varios jardines botánicos del mundo.*

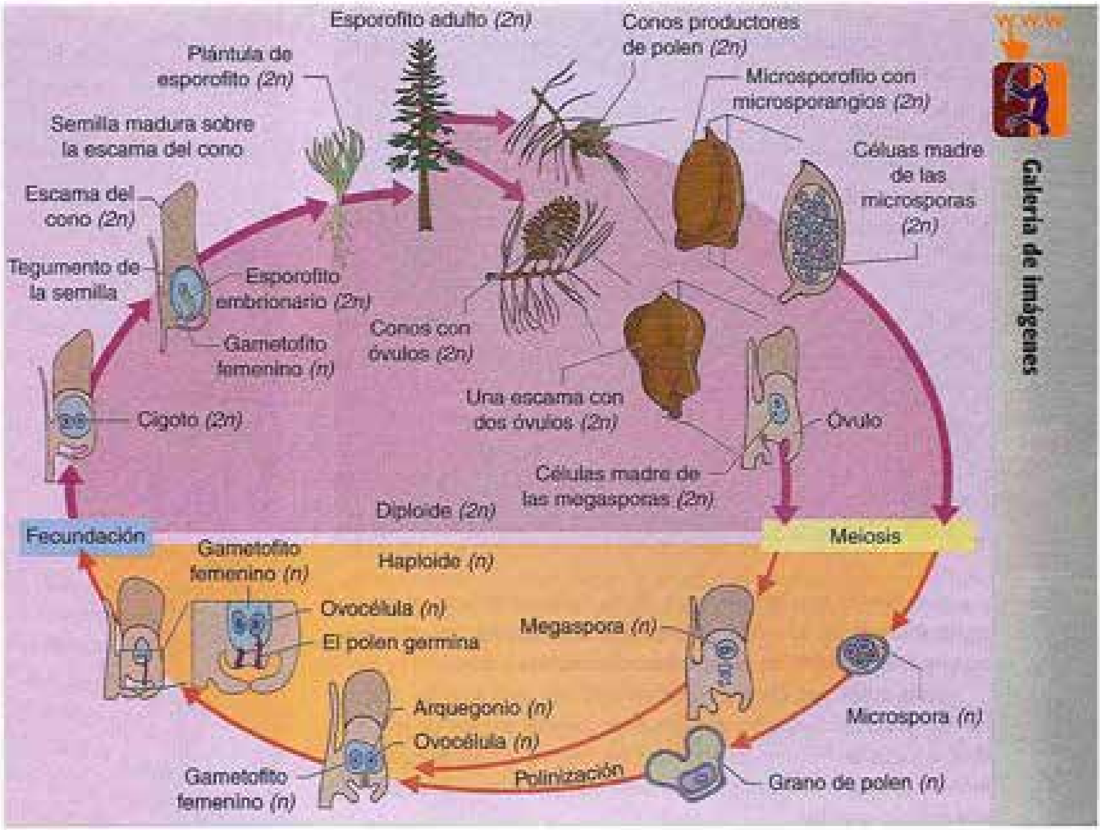


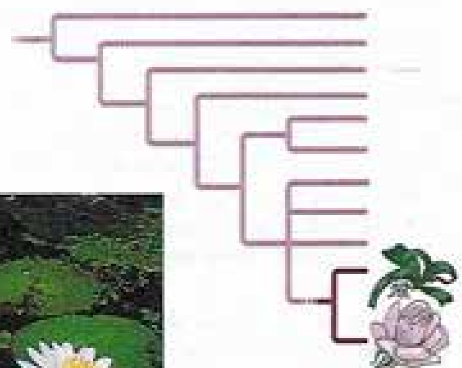
FIG. 26-14. CICLO DE VIDA DEL PINO. *Las estructuras reproductoras son los conos, dentro de los cuales se forman las esporas sobre las escamas. Las microsporas se desarrollan a partir de las células madre de las microsporas, y las megasporas, a partir de las células madre de las megasporas. Las microsporas desarrollan granos de polen, que son gametofitos masculinos inmaduros. Dentro de los óvulos, las megasporas desarrollan un gametofito femenino; cada gametofito femenino contiene varios arquegonios, cada uno con una ovocélula. Aunque más de una ovocélula pueda ser fecundada, habitualmente sólo se desarrolla por completo un embrión en cada gametofito femenino. Los gametos masculinos inmóviles son llevados al arquegonio por el tubo polínico y la ovocélula es fecundada. Después de la fecundación, el óvulo madura y forma la semilla; la semilla consiste en el esporofito embrionario rodeado por el tejido nutritivo del gametofito femenino y una cubierta externa derivada de las capas protectoras (tegumento) del óvulo. Cuando la semilla madura, el cono se abre y libera las semillas aladas que caen al suelo y germinan. Así se produce la plántula. Ambos tipos de conos se desarrollan en el mismo esporofito maduro.*

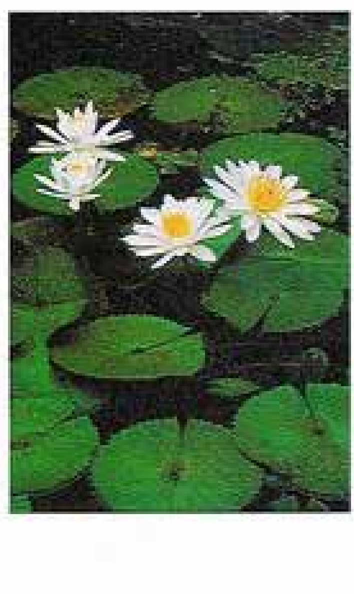
to"). Sus flores eran pequeñas, sin pétalos, con varios carpelos libres dispuestos en espiral, sin estilos y con varias brácteas en su base.

Las antofitas tienen dos estructuras nuevas interrelacionadas, que las distinguen de todo el resto de las plantas: la flor y el fruto. Ambas participan en la reproducción y en la dispersión de las semillas y se verán con mayor detalle en el capítulo 44.

Por muchos años, estas plantas enormemente diversas se organizaron en dos grandes grupos: las **monocotiledóneas** y las **dicotiledóneas**. Como ocurre en la actualidad con muchos otros grupos, estas denominaciones están en discusión. El término dicotiledóneas de la clasificación tradicional está cayendo lentamente en desuso. Esto se debe, entre otras razones, a que muchas especies consideradas monocotiledóneas presentan también características de dicotiledóneas y viceversa y a que algunos grupos presentan más de dos cotiledones. A pesar de esto, hemos decidido mantener las denominaciones monocotiledóneas y dicotiledóneas hasta que se establezca un consenso más general en los ambientes académicos acerca de cómo denominar a estos grupos de plantas.

Las gnetofitas se postulan como un grupo hermano de las angiospermas por el hecho de compartir varias sinapomorfias; sin embargo, en algunos casos, como la estructura de la flor, su homología es discutida. Por lo tanto, su ubicación en el árbol filogenético no es definitiva.





***NYMPHAEA ODORATA**, UNA ANGIOSPERMA ACUÁTICA.*

Las características derivadas más destacadas de las angiospermas son:

- Flores complejas compuestas, por lo general de cuatro series de piezas.
- Óvulo, que se convertirá en semilla, protegido en un carpelo cerrado que formará el fruto.
- Grano de polen (gametofito masculino) reducido con tres células haploides.
- Gametofito femenino también reducido que forma el saco embrionario.
- Doble fecundación particular (véase cap. 44, La unión de los gametos: fecundación).
- Madera compleja con vasos y fibras con células cuya pared gruesa actúa como sostén.
- Floema con células acompañantes que ayudan a la circulación de los azúcares.

Son plantas terrestres, algunas de las cuales retomaron al medio acuático. Dominan las regiones tropicales y templadas del mundo y ocupan más del 90% de la superficie vegetal de la Tierra.

En la actualidad, las angiospermas incluyen no sólo a las plantas con flores conspicuas, sino también a los grandes árboles de madera dura, a todos los frutales, las hortalizas, las hierbas, y a los granos y los forrajes, componentes básicos de la dieta humana y base de la economía agrícola mundial.

Las flores son estructuras reproductivas especializadas en las que se lleva a cabo la reproducción sexual, con la posterior formación de los frutos y las semillas. En la figura 26-15 puede observarse el ciclo de vida (fig. 26-15).

Evolución de la flor

Las plantas, en general, son inmóviles. Las antecesoras de las angiospermas probablemente eran polinizadas mediante el viento, como lo hacen las gimnospermas modernas. Y también como en las gimnospermas modernas, es probable que el óvulo exudara gotitas de savia pegajosa en las que quedaban atrapados los granos de polen que luego serían conducidos al gametofito femenino. Los insectos, sobre todo escarabajos, que se alimentan sobre las plantas, deben haberse encontrado con los granos de polen ricos en proteína y las gotitas azucaradas y pegajosas. Cuando comenzaron a depender de estas nuevas reservas alimenticias, también transportaron en forma inadvertida el polen de una planta a otra.

Para algunas especies de plantas, la polinización por insectos, también llamada *entomófila*, debe haber sido más eficiente que la polinización por el viento –*anemófila*–, porque claramente se vieron favorecidas aquellas plantas que tenían insectos como polinizadores. Cuanto más atractivas fuesen las plantas para los insectos, con más frecuencia serían visitadas y polinizadas, y más semillas producirían. Cualquier variación aleatoria que hiciera las visitas más frecuentes o la polinización más eficiente, ofrecería ventajas inmediatas: se producirían más semillas y, de esta forma, más progenie podría sobrevivir. En ese camino adaptativo se originaron los nectarios (estructuras secretoras de néctar) y osmóforos (órganos productores de olores) que tenían la particularidad de atraer a los polinizadores. En muchas plantas surgieron flores blancas o de colores brillantes que funcionan como una señal para los insectos acerca de la presencia de néctar y de otros alimentos. El carpelo, originalmente una estructura foliosa, a través de un plegamiento sobre sí mismo dio lugar a una nueva estructura que encierra y protege al óvulo de polinizadores hambrientos (fig. 26-16). Hacia el comienzo de la era Cenozoica, hace unos 65 millones de años, aparecie-

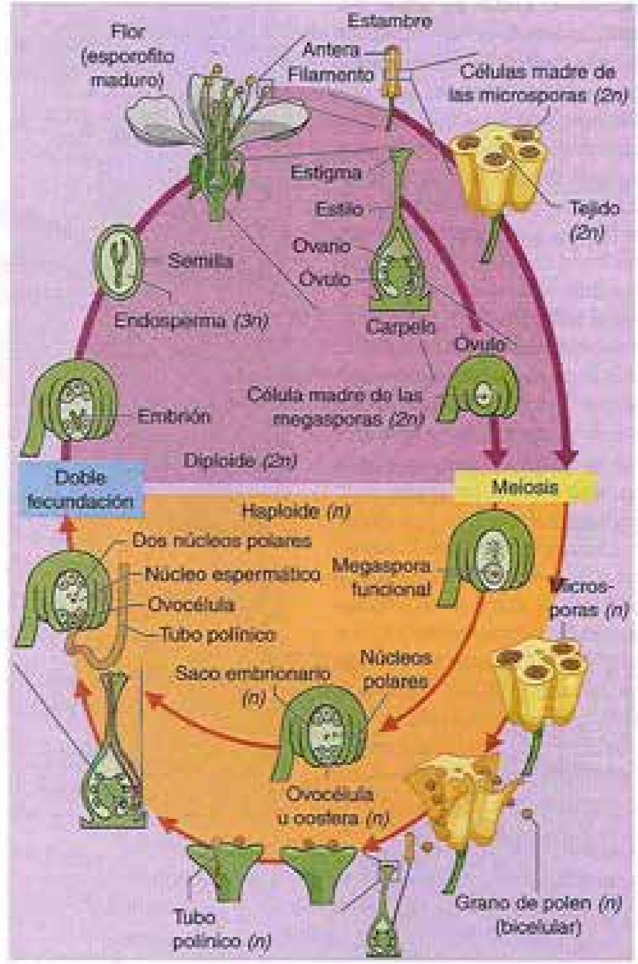


FIG. 26-15. CICLO DE VIDA DE UNA ANGIOSPERMA. *Dentro de la antera de la flor, las células madre de las microsporas se dividen por meiosis originando, cada una, cuatro microsporas haploides. El núcleo de cada microspora se divide luego por mitosis y la microspora desarrolla un grano de polen bicelular, que es un gametofito masculino inmaduro. Una de las células se divide nuevamente, en general después del desarrollo del tubo polínico, lo cual da por resultado tres células haploides por grano de polen: dos gametos masculinos inmóviles y la célula generadora del tubo polínico. Dentro del óvulo, una célula madre de la megaspora se divide por meiosis y forma cuatro megasporas haploides. Tres se desintegran; la cuarta se divide por mitosis y da lugar al saco embrionario –el gametofito femenino–, que consiste en siete células con un total de ocho núcleos haploides (la célula central grande contiene dos núcleos, los núcleos polares). Una de las células más pequeñas, que contiene un solo núcleo haploide es la ovocélula. El polen germina sobre el estigma produciendo un tubo polínico que crece a través del estilo hasta el ovario. El tubo polínico en crecimiento penetra en el óvulo a través de una pequeña abertura, el micrópilo. Los dos gametos masculinos inmóviles pasan a través del tubo al saco embrionario; el núcleo de un gameto masculino fecunda a la ovocélula. El otro se fusiona con los núcleos polares y forma una célula triploide (3n) que se desarrolla en un tejido nutritivo, el endosperma. El embrión pasa por sus primeras etapas de desarrollo mientras aún se encuentra dentro del ovario de la flor; el ovario mismo madura y se transforma en fruto. La semilla, liberada del esporofito materno en estado latente, finalmente germina y forma una plántula.*

Galería de imágenes

ron las primeras abejas, avispas, mariposas y polillas. Éstos son insectos para cuyas formas adultas las flores son a menudo la única fuente de alimento. Desde entonces, las flores y ciertos grupos de insectos han tenido una profunda influencia en sus historias mutuas, cada una de las cuales moldeó a la otra durante su evolución conjunta en el curso de procesos característicos de coevolución (véase cap. 19, Interacciones interespecíficas y adaptación: coevolución).

Se cree que las flores primitivas poseían simetría radial y pétalos libres o ausentes. Es posible encontrar cuatro tendencias principales en la evolución de la flor:

1. *Reducción en el número de piezas florales. Las flores más especializadas tienen pocos estambres y pocos carpelos.*
2. *Fusión de piezas florales. Los carpelos y los pétalos, en particular, se han fusionado, a veces de manera intrincada.*
3. *Elevación de las partes florales libres por encima del ovario. En la flor primitiva, las piezas florales surgen en la base del ovario (fig. 26-17a). Se dice que estos ovarios son súperos. En las flores más evolucionadas, las porciones libres de las piezas florales están por encima del ovario (fig. 26-17b); se dice que estos ovarios son ínferos. Ésta es una adaptación importante, mediante la cual se cree que los óvulos fueron protegidos del ataque de algunos insectos.*
4. *Cambios en la simetría. La simetría radial de la flor primitiva ha dado lugar, en los grupos derivados, a formas con simetría bilateral.*

Muchas de las características distintivas de las flores modernas son adaptaciones especiales que estimulan las visitas regulares de polinizadores particulares. Las variadas formas, colores y olores permiten el reconocimiento sensorial por parte de los polinizadores.

Una flor que atrae sólo a unos pocos tipos de visitantes animales y los atrae con regularidad, aventaja a las flores visitadas por polinizadores más promiscuos: es menos probable que su polen se desperdicie en una planta de otra especie. A su vez, es una ventaja para un animal el tener un depósito "privado" de alimento que sea relativamente inaccesible a especies competidoras.

La evolución del fruto

Un fruto es un ovario maduro de una angiosperma y contiene las semillas. En el curso de la historia de las angiospermas ha surgido una variedad de frutos, adaptados a muchos mecanismos de dispersión diferentes (fig. 26-18). En la mayoría de los casos, el requisito principal es que la semilla sea transportada a alguna distancia de la planta madre, donde es más probable que encuentre terreno libre y luz solar. Algunos frutos carnosos comestibles se vuelven dulces y brillantemente coloreados cuando maduran y atraen la atención de aves y mamíferos, incluidos a nosotros mismos. Las semillas contenidas en los frutos pasan a través del tracto digestivo y horas después son depositadas, a menudo a cierta distancia. En algunas especies, la exposición de la cubierta de la semilla a los jugos digestivos es un requisito previo para la germinación. Las semillas mismas pueden ser amargas o tóxicas, como las de las manzanas, lo cual desalienta su masticación y digestión por los animales.

Evolución bioquímica

Otro factor en el predominio de las plantas provistas de flores fue la evolución de compuestos característicos de "mal sabor" o tóxicos (fig. 26-19). La familia de la mostaza (Brassicaceae), por ejemplo,

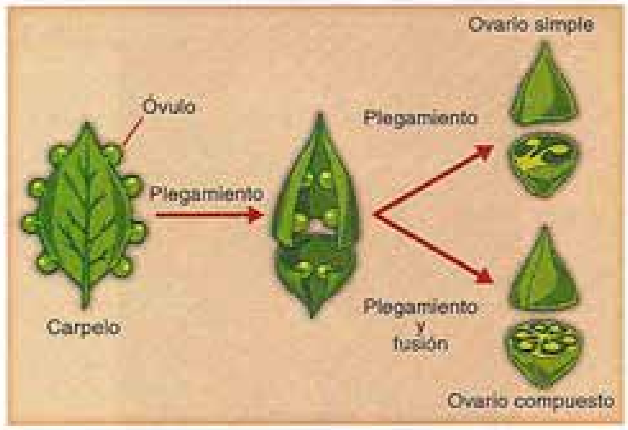


FIG. 26-16. PROBABLE CAMINO EVOLUTIVO POR EL QUE SE DESARROLLARON LOS OVARIOS SIMPLE Y COMPUESTO. *Un carpelo con forma de hoja, con óvulos a lo largo de sus bordes (izquierda), se plegó sobre sí mismo y los bordes se fusionaron y formaron un ovario simple. Los ovarios compuestos se formaron por la fusión de carpelos separados, plegados hacia adentro. Una sola flor puede contener uno o más carpelos, que pueden estar separados, como en las flores de la zarzamora, o fusionados, como en las flores de las plantas de tomate y de manzano.*

(a)

(b)

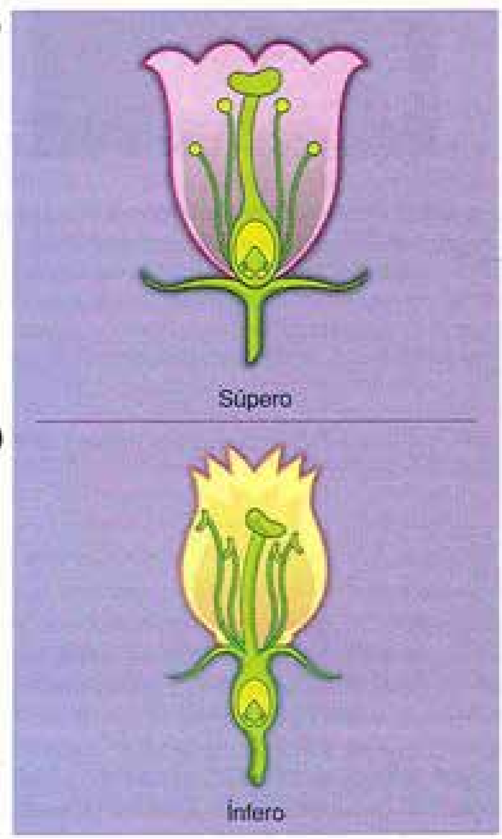


FIG. 26-17. OVARIOS SÚPERO E ÍNFERO. *En las flores con ovarios súperos **(a)**, las piezas florales están unidas por debajo de los ovarios. En las flores con ovarios ínferos **(b)**, las piezas florales están unidas por encima.*





FIG. 26-18. LAS ANGIOSPERMAS SE CARACTERIZAN POR SUS FRUTOS. *Como veremos en el capítulo 44, el fruto es un ovario maduro que encierra a la o las semillas. Con frecuencia incluye partes accesorias de la flor. El fruto ayuda en la dispersión de las semillas. Algunos frutos son llevados por el viento, otros son transportados de un lugar a otro por los animales, algunos flotan en el agua y otros son fuertemente eyectados por la planta madre.* ***(a)*** *En el cardo almizclero (Carduus nutans), el fruto estalla al madurar y libera semillas con mechones de pelos sedosos que ayudan a su dispersión.* ***(b)*** *Las semillas de estas zarzamoras pasarán indemnes a través del tracto digestivo del ratón campestre. Si caen en un ambiente adecuado, germinarán y darán origen a nuevas plantas de zarzamora.*



FIG. 26-19. ORTIGA URTICA UREAS. *En sus tricomas produce una sustancia orgánica que causa una erupción irritante en la piel. Se piensa que la capacidad para producir este compuesto ha evolucionado bajo la presión selectiva ejercida por los animales herbívoros. Afortunadamente, la planta se identifica con facilidad por sus hojas con bordes lobulados. Se conocen algunos usos medicinales para esta planta. En detalle puede observarse un tricoma irritante.*

se caracteriza por el sabor y olor picantes asociados con la col, el rábano y la mostaza. Algunas Asclepiadáceas contienen glucósidos cardíacos, sustancias que actúan como venenos cardíacos en los vertebrados, que son depredadores potenciales de este grupo de plantas. La quinina, de sabor amargo, deriva de árboles y arbustos tropicales del género *Cinchona*. La nicotina y la cafeína son productos vegetales. La mezcalina proviene del cactus peyote; el tetrahidrocannabinol, de *Cannabis sativa*; el opio, de una amapola y la cocaína, de la hoja de coca. Se pensó en algún momento que todas estas sustancias eran sólo subproductos del metabolismo vegetal y se llamaron "sustancias vegetales secundarias". Ahora se sabe que son subproductos de la evolución de las angiospermas ya que constituyen defensas poderosas contra los depredadores animales.

Sin embargo, estas defensas nada pueden hacer frente a la explotación humana de productos de origen vegetal. Alrededor de la cuarta parte de los fármacos empleados hoy en los países industrializados proviene o se han modelado a partir de productos vegetales. Si bien durante el siglo XX, la estrategia de fabricación sintética ofreció la posibilidad de obtener grandes cantidades de productos, hace 20 años han resurgido los fármacos de origen natural como resultado de las investigaciones realizadas principalmente en Oriente. En la actualidad, los productos medicinales elaborados con plantas suelen ser extractos, fracciones, mezclas o conjuntos de compuestos. Entre ellos se encuentran los sedantes obtenidos de *Valeriana officinalis*, antidepresivos obtenidos de *Hypericum perforatum* o antioxidantes como los que se extraen de *Gingko biloba*.

Las angiospermas representan a las más exitosas de todas las plantas, desde el punto de vista del número de individuos, el número de especies y sus efectos sobre la existencia de otros organismos. En la Sección 7 consideraremos la estructura y la fisiología de este grupo, con particular atención en los procesos de reproducción, crecimiento y desarrollo, en el transporte de materiales a través del sistema vascular y en la integración de las actividades de los diversos tipos de células que forman el cuerpo.

Como vimos a lo largo de este capítulo, muchas relaciones filogenéticas entre estos grupos de plantas actuales se han dilucidado perfectamente, pero otras permanecen en duda. En los próximos años, probablemente, se postulen nuevas relaciones entre ellos y los nombres y nodos de las ramas del árbol cambien de nuevo. Sin embargo, aunque esto ocurriera, el camino recorrido no habría sido en vano, ya que el trazado de senderos evolutivos tentativos nos permite penetrar en el mundo de las plantas y comprender su historia natural. En los próximos capítulos transitaremos la última gran rama del árbol de los eucariontes. En ese recorrido descubriremos la diversidad de hongos y animales.

En síntesis

Numerosos intentos de clasificación

1. La historia de la botánica comienza con Teofrasto (371-287 a. C.), quien clasificó a las plantas según su tamaño en árboles, arbustos y hierbas. En el siglo XIII abundaban las clasificaciones basadas en las características propias de las plantas, como el tallo, las flores y los frutos. En el siglo XIV se efectuaron descripciones basadas en observaciones del hábitat, el período de floración y otros aspectos del ciclo de vida. En el siglo XVI surgieron el herbario y el jardín botánico. En el siglo XVIII, Linneo estableció la nomenclatura binomial con la que en la actualidad se nombra a los seres vivos.

Una visión cladística para la línea verde

2. Las algas verdes y las plantas constituyen un grupo monofilético, cuya característica homóloga más sobresaliente es la presencia de cloroplastos. Además, el antecesor hipotético de este grupo posee características derivadas como la presencia en los cloroplastos de clorofila *a* y *b*, y otros pigmentos, presencia de tilacoides equidistantes y almidón como sustancia de reserva.

Pluricelularidad incipiente y avanzada

3. El linaje de las algas verdes presenta como característica derivada más destacada la persistencia de la membrana nuclear durante la mitosis. La mayoría son acuáticas. Pueden ser unicelulares muy simples, haploides, con reproducción sexual o asexual, o multicelulares de gran complejidad, con ciclos haplodiplontes y generaciones isomórficas o heteromórficas. Algunas forman colonias o presentan una organización de tipo cenocítica.
4. Uno de los linajes es el de las algas verdes, como las ulvofitas y las clorofilas; el otro está representado por las carofitas, las coleochaetofitas y las embriofitas, en las que la membrana nuclear se desintegra durante la profase mitótica. Tienen peroxisomas y células comunicadas por plasmodesmos. Las coleochaetofitas y las embriofitas poseen además tejido parenquimatoso y retienen el cigoto en sus organismos.

La transición a la tierra

5. La transición desde el agua a la tierra ocurrió durante el período Ordovícico. El ambiente terrestre ofreció ventajas como la presencia de luz abundante y un medio más permeable a ciertas longitudes de onda; abundante CO_2 con libre circulación y ausencia de otras formas de vida terrestre que compitieran por los recursos, en particular luz y CO_2 y, por lo tanto, existencia de una enorme variedad de nichos disponibles.
6. Por otra parte, los organismos que colonizaron el medio terrestre enfrentaron dificultades como la obtención y retención de cantidades adecuadas de agua, una atmósfera cambiante alrededor de las partes aéreas de las plantas, la necesidad de extraer agua y nutrientes esenciales del suelo y lograr una fijación que permitiera el crecimiento.
7. El antecesor inmediato de las plantas presentaba una alternancia de generaciones heteromórficas bien definida. Ya en tierra firme, y en un momento temprano, aparecieron nuevas adaptaciones que hoy son compartidas por la mayoría de las plantas actuales. Por ejemplo, el desarrollo de órganos reproductores multicelulares, como gametangios y esporangios, y la retención del cigoto y el desarrollo del embrión dentro del arquegonio.
8. La aparición de las plantas terrestres fue un factor de gran importancia en la reducción de la concentración atmosférica de CO_2 y, en consecuencia, en el descenso de la temperatura sobre la superficie terrestre.
9. El antecesor hipotético de las embriofitas podría haber tenido características derivadas tales como órganos sexuales femeninos (arquegonios) y masculinos (anteridios) y un ciclo de vida con una fase, en la que un esporofito diploide multicelular depende, al menos en un comienzo, de un gametofito haploide y presentan epidermis recubierta por una cutícula.

De poros simples a estomas

10. Del linaje de las embriofitas emergieron dos grupos principales: las hepáticas (marcantiofitas), con poros simples, y el resto de las plantas (estomatofitas), con verdaderos estomas.
11. Las hepáticas poseen elaterios, se desarrollan en medios húmedos y tienen rizoides unicelulares en lugar de raíces. Presentan alternancia de generaciones y predomina la fase haploide. Sus anteridios y arquegonios se desarrollan en la parte superior del gametofito. La reproducción asexual se produce por fragmentación o gemación.

Tallos incipientes y tallos conductores

12. Las estomatofitas originaron dos linajes: las antocerofitas y las hemitraqueofitas. Las antocerofitas tienen tallos incipientes, no conductores, células con un cloroplasto muy grande y un gametofito con aspecto de tallo lobulado, ramificado, del cual nacen numerosos esporofitos.
13. Las hemitraqueofitas reúnen a los musgos (briofitas), con un sistema de conducción limitado de agua y azúcares, y a las plantas vasculares (traqueofitas), con verdaderos vasos conductores.
14. Las características derivadas más destacadas de los musgos son la presencia de células transportadoras de azúcares y células hidroides, posiblemente homólogas de los elementos de transporte de agua de las traqueofitas, un gametofito con rizoides multicelulares y pequeñas "hojas" agudas, una cápsula donde se forman las esporas, que salen por un opérculo, y rizoides multicelulares.
15. Los musgos poseen alternancia de generaciones que se caracteriza por un gametofito más grande que el esporofito. Cuando la espora haploide germina, forma una red que da origen a los gametofitos, en los que se forman los anteridios y los arquegonios. Si hay suficiente humedad, los espermatozoides nadan y se fusionan con la ovocélula. El cigoto dará el esporofito, que permanece unido al gametofito y depende de él para su nutrición. La meiosis ocurre en el esporofito y genera esporas haploides. La reproducción asexual ocurre por fragmentación.

En síntesis *(Cont.)*

Vasos conductores: las traqueofitas

16. Las plantas terrestres adquirieron dos innovaciones tempranas muy importantes: un cilindro central de tejido vascular dentro del tallo y la raíz. El tejido vascular se especializó en la conducción de agua y sustancias disueltas hacia la parte superior del cuerpo; la raíz permitió la fijación de la planta y la absorción de agua y nutrientes esenciales.
17. El sistema conductor de las traqueofitas modernas consta de dos tejidos diferentes. El xilema, formado por traqueidas y vasos, transporta agua e iones de las raíces a las hojas. El floema, formado por las células cribosas, lleva sacarosa y otros productos de la fotosíntesis a las células no fotosintéticas de la planta.
18. En las plantas terrestres aparece también la hoja de estructura compleja, especializada en la fotosíntesis. Estas hojas pueden ser simples extensiones del tallo con un solo cordón de tejido vascular (micrófilo) o consistir en una lámina con un complejo sistema de nervaduras (megáfilo). Sólo las licofitas poseen una simple extensión del tallo con un solo cordón de tejido vascular (micrófilo).

Sin semillas y con semillas

19. Las plantas con megáfilos dieron origen a dos linajes. Uno de ellos está formado por helechos y equisetos que no producen semillas; en el otro grupo, las espermatofitas, aparece la semilla, estructura que se convirtió en una de las más importantes novedades evolutivas de las plantas terrestres.
20. Los helechos probablemente no constituyen un grupo monofilético. Sus características derivadas más importantes son la presencia de una hoja compuesta (fronde), con folíolos dispuestos de un lado y otro de un eje central, hojas jóvenes, enrolladas en espiral, que se desenrollan al crecer, gametofitos pequeños y fotosintéticos con rizoides pluricelulares y anteridios formados a partir de una célula superficial y con una célula apical que actúa como opérculo.
21. Los helechos viven en zonas húmedas. Tienen tallo subterráneo y no poseen crecimiento secundario. Sus hojas suelen estar divididas en folíolos y tienen una alta relación superficie-volumen, que los hace colectores de luz muy eficientes. La generación dominante es el esporofito. El gametofito es independiente para su nutrición y puede asociarse con hongos.
22. Algunas de las características derivadas del antecesor hipotético de las espermatofitas son la presencia de un tallo con crecimiento secundario, ramificaciones a partir de brotes en las axilas de las hojas y óvulo formado por el gametofito femenino, la sustancia nutritiva y el tegumento.
23. Después de la fecundación, el óvulo se transforma en semilla. El gametofito masculino (grano de polen) es muy reducido y desarrolla un tubo polínico que crece hasta el gametofito femenino.

Semillas con protección y sin ella

24. Las espermatofitas se dividen en cuatros clados. Tres de ellos, las coniferofitas, las gingkofitas y las cicadofitas, no forman flores y tienen semillas sin protección. El cuarto clado, las antofitas, tiene flores y semillas que se forman dentro de un fruto. En la clasificación tradicional, las gimnospermas incluían a las coniferofitas, las gingkofitas, las cicadofitas y las gnetofitas, pero en la actualidad este grupo se considera parafilético.
25. Las coniferofitas tienen tallos y raíces que crecen en grosor debido al crecimiento secundario. Sus características derivadas más destacadas son la presencia de estructuras reproductoras masculinas y femeninas en conos, óvulos en la cara superior de las escamas del cono femenino y gametos masculinos que son conducidos por el tubo polínico hasta la ovocélula.
26. Las antofitas son plantas terrestres, algunas de las cuales volvieron al medio acuático. Presentan dos estructuras que las distinguen del resto de las plantas: la flor y el fruto. Sus características derivadas más destacadas son la presencia de flores complejas compuestas en general por cuatro series de piezas, el óvulo, que se convertirá en semilla, protegido por un carpelo cerrado que formará el fruto, el grano de polen reducido con tres núcleos, el gametofito femenino reducido que forma el saco embrionario, la doble fecundación particular, la madera compleja, con vasos y fibras con células cuya pared gruesa actúa como sostén y floema con células acompañantes, que ayudan a la circulación de los azúcares.
27. La polinización entomófila resultó más eficiente que la anemófila. En ese camino adaptativo fueron seleccionados favorablemente los nectarios y los osmóforos que atraían a los insectos polinizadores. Las plantas con flor y ciertos grupos de insectos son los protagonistas de uno de los casos más impresionantes de coevolución.
28. Es posible encontrar cuatro tendencias principales en la evolución de la flor: reducción en el número de piezas florales, fusión de piezas florales, elevación de las partes florales libres por encima del ovario y cambios en la simetría, de radial a bilateral.
29. El ovario maduro se convierte en fruto y contiene las semillas. Hay distintos tipos de frutos, adaptados a muchos mecanismos de dispersión diferentes.
30. Otro factor que contribuyó al predominio de las angiospermas fue la evolución de sustancias tóxicas o de "mal sabor", que actúan como defensas contra los depredadores.

Cuestionario

1. Las clasificaciones tradicionales consideraban a los musgos y a las hepáticas como parte de un mismo grupo. ¿Por qué se considera hoy que forman parte de dos clados diferentes?
2. Los árboles altos actuales no son mucho más altos que las plantas de las selvas del Devónico.
   - **a.** ¿Qué factores habrán seleccionado positivamente la gran altura en los árboles?
   - **b.** ¿Qué factores, en contraste, habrían seleccionado bajas alturas?
   - **c.** ¿Qué clase de innovación evolutiva podría requerirse para alterar el balance óptimo entre estos factores?
3. En algunas áreas terrestres, las coniferofitas grandes son dominantes o coexisten con las antofitas. Mencione algunas características de las coniferofitas que confieran ventajas a las plantas grandes.
4. Una tendencia importante en la evolución de las angiospermas fue la reducción en el número de piezas florales. ¿Por qué es tan común la reducción, en vez del aumento de la complejidad?
5. Pelerín es la Selva Nocturna imaginada por Michael Ende en su libro *La historia interminable* (1979). Bastián, el protagonista de la historia, hace aparecer en un instante, con la fuerza de su imaginación, una selva poblada de plantas que producen incansablemente flores y frutos de formas y colores maravillosos. En el mundo real, las plantas con flores y frutos conquistaron todos los ambientes que nuestro planeta tiene para ofrecer. ¿Qué adquisiciones fueron determinantes para lograr este éxito?

Capítulo 27



Eukarya III: el linaje de los hongos

La vida es una trama de alianzas entre reinos, de los que el reino de los micota es un animoso y sagaz participante.

LYNN MARGULIS

¿Cuáles son los parientes más cercanos de los animales? Una de las hipótesis más aceptadas en la actualidad señala a un grupo que, a primera vista, poco parece tener que ver con el de los animales; se trata de los hongos (del latín *fungus*, setas), micotas o micetos (del griego *mycos*, setas). Como vimos, originalmente los hongos fueron incluidos en el grupo de las plantas y posteriormente se los distinguió como un reino separado. En la actualidad, el análisis molecular de varios genes demuestra que existe una similitud insospechada entre hongos y animales.

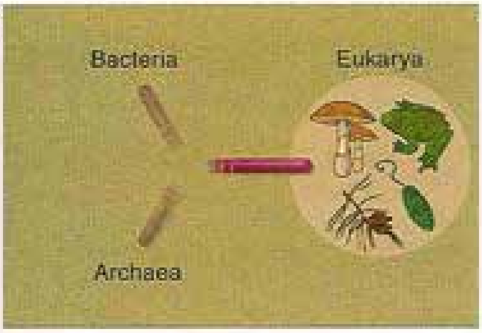
En este capítulo expondremos las hipótesis de parentesco que permiten relacionar a los animales y los hongos y analizaremos las principales características particulares de este último grupo. Los hongos, al igual que las bacterias, están literalmente presentes en todos los ambientes y sustratos. Hasta ahora se han identificado tan sólo 80.857 especies, las que podrían representar el 5% del total ya que, estimando la magnitud de la biodiversidad que aún no se ha descrito –quizás 50 millones de especies– y la proporción que representan las especies de hongos en ella, se calcula que podrían existir alrededor de 1.500.000 especies aún no descubiertas.

El antecesor hipotético de los hongos y los animales

En el árbol filogenético de la figura 27-1 pueden observarse las relaciones de parentesco tentativas entre los hongos y los animales actuales (fig. 27-1). El antecesor común a ambos grupos probablemente tenía células con un flagelo propulsor posterior, característica que le dio el nombre al grupo que los reúne: ofistocontes (*ophisto*, atrás; *chonte*, flagelo). Además, es probable que este antecesor también contuviera quitina como molécula estructural.

Los hongos –o eumicetos– tienen particularidades que los hacen muy diferentes de cualquier otro grupo de organismos. Por ser inmóviles y poseer una pared celular, se clasificaron durante mucho tiempo junto con las plantas. Posteriormente, en la clasificación basada en los cinco reinos (véase cap. 23, La clasificación de los reinos y dominios), fueron asignados al reino Fungi y más tarde divididos a su vez en cinco grupos o phyla: quitridiomicetos, cigomicetos, glomeromicetos, ascomicetos y basidiomicetos. Los criterios

(a)



(b)

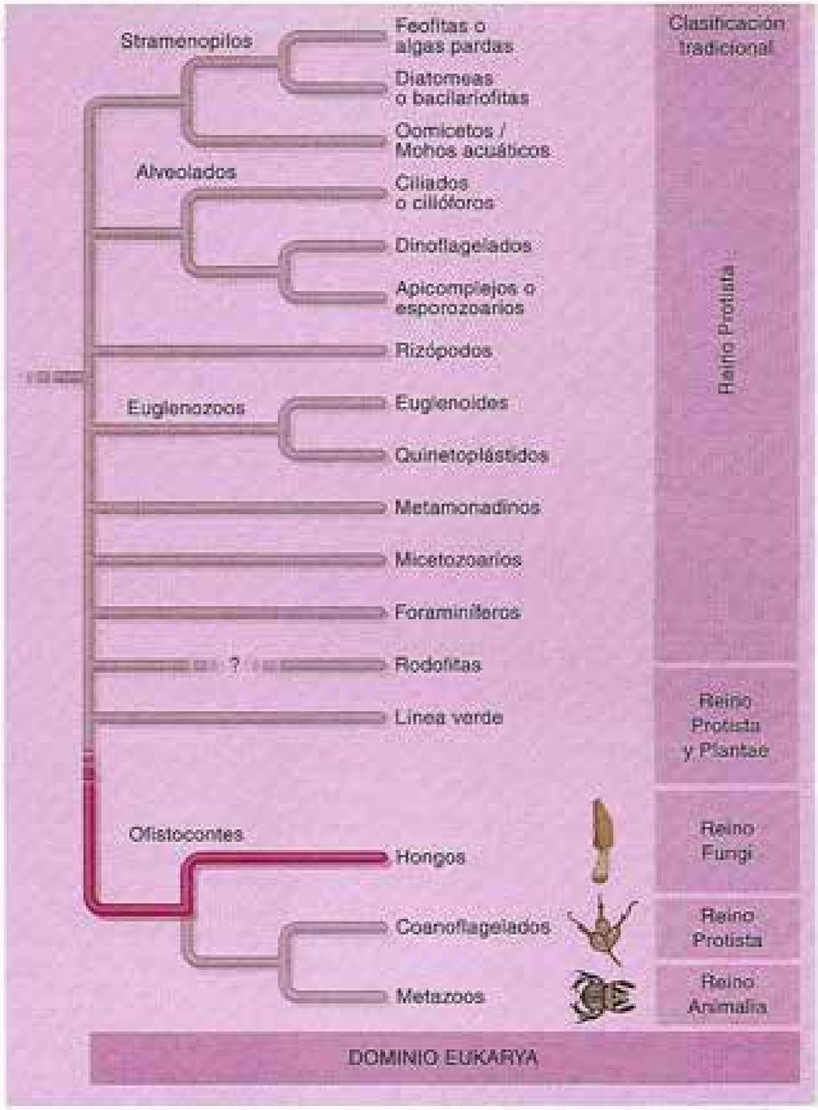


FIG. 27-1. RELACIONES FILOGENÉTICAS HIPOTÉTICAS. (a) *Relaciones filogenéticas generales entre los eucariontes y los demás seres vivos.* ***(b)*** *Relaciones filogenéticas hipotéticas entre los ofistocontes y los otros eucariontes. En el recuadro de la derecha se puede observar cómo se agrupaban estos organismos en la clasificación tradicional. Los nombres ubicados en el extremo de cada rama, al lado de los pequeños esquemas de los organismos representativos de cada grupo, no indican categorías taxonómicas, sino la denominación común de ese grupo de organismos. Como mencionamos para los grupos de organismos vistos anteriormente, las relaciones entre los distintos grupos son hipotéticas y cambiantes; el camino que elegimos transitar es uno entre varios posibles.*

usados para distinguir estos grupos incluyen características morfológicas básicas, caracteres moleculares (secuencias de DNA) y patrones reproductivos, en particular los involucrados en la reproducción sexual. Un grupo adicional, los hongos imperfectos (*Fungi imperfecti*), incluye especies cuya reproducción sexual por lo general se desconoce, ya sea porque no existe (se ha perdido en el curso de la evolución) o porque no se ha observado hasta el momento. Los oomicetos, por ser morfológicamente semejantes a los hongos y tener también nutrición por absorción, se consideraban hongos hasta hace poco tiempo, pero actualmente se encuentran incluidos en el grupo de los Stramenopila (véase cap. 25, Mechones de pelos: Stramenopilos).

Características de los hongos

En la figura 27-2 se muestran las relaciones hipotéticas entre los distintos grupos de hongos conocidos (fig. 27-2). Las principales características distintivas de cada grupo, se sintetizan en el cuadro 27-1.

> Las características derivadas más destacadas de los hongos se basan en datos moleculares y no en estructuras celulares u observables a simple vista.

Aunque unas pocas especies de hongos, incluidas las levaduras, son unicelulares, la mayoría tiene un cuerpo fúngico multicelular de apariencia filamentosa. Un filamento fúngico se denomina **hifa** (del griego *hyphes*, "telaraña") y todas las hifas de un solo organismo se llaman colectivamente **micelio**. Las hifas pueden carecer de septos o tabiques, en cuyo caso se denominan **cenocitos** –muchos núcleos en el citoplasma–, o pueden estar tabicadas por septos. Si los septos presentan un poro simple, el citoplasma y los núcleos pasan de un compartimiento celular a otro (recuadro 27-1, *Superar los límites de la unicelularidad*). En cambio, cuando posee un poro complejo –denominado también *doliporo*–, los núcleos no pueden migrar de una célula a otra ya que cerca del centro del septo existe un engrosamiento semejante a un anillo que rodea al poro y un casquete formado por retículo endoplasmático que cubre a este engrosamiento y al poro (fig. 27-3).

Cuadro 27-1. *Características de los hongos*

	Ejemplos	Características	Efectos nocivos y enfermedades causadas por hongos	Importancia económica
Quitridiomicetos	*Coelomyces, Allomyces Neocallimastix*	Cuerpo fúngico unicelular o micelar cenocítico, esporas flageladas (zoosporas)	Parasitan algunas algas y plantas de importancia económica	Simbiontes en el estómago de herbívoros
Cigomicetos	Moho negro del pan	Cuerpo fúngico micelar cenocítico. Forman cigosporas (esporas resistentes que resultan de la fusión de gametangios)	Son parásitos facultativos débiles de plantas y de algunos animales	Producen alimentos fermentados, enzimas y ácidos orgánicos
Glomeromicetos	*Glomus*	Cuerpo fúngico micelar cenocítico. Se reproducen sólo asexualmente por clamidosporas	Ninguno	Forman endomicorrizas
Ascomicetos	*Neurospora, Claviceps, Saccharomyces* (levaduras), colmenillas, trufas	Micelio tabicado con poro septal simple. Forman esporas asexuales (conidios); esporas sexuales en estructuras en forma de sacos (ascos), libres en levaduras o agrupados dentro de ascocarpos. Poseen fase dicariótica breve en tiempo y espacio	Causan la sarna del manzano, mildiú de las frutas, la roya del castaño, la enfermedad del olmo holandés y el ergotismo	Son consumidos como alimentos (colmenillas, trufas); se utilizan en la fabricación de vino, cerveza y productos de panificación (levaduras); tienen usos medicinales
Basidiomicetos	Hongos venenosos y comestibles; setas, royas y carbones, hongos de la madera y en repisa, bejines, falales y niditos	Micelio tabicado con poro septal complejo. Forman basidiocarpos (cuerpo fructífero), con excepción de royas y carbones. Esporas sexuales sobre estructuras especializadas (basidios); forman dicariones	Las royas y carbones son parásitos de plantas, otros basidiomicetos causan enfermedades en árboles forestales u ornamentales, destruyen la madera	Son consumidos como alimento (setas); se usan para elaborar medicamentos; forman ectomicorrizas
Hongos imperfectos	*Penicillium, Aspergillus, Tolypocladium, Trichoderma*	No tienen un ciclo sexual conocido, forman conidios	Causan la tiña, el muguet; son parásitos de animales y plantas; dermatofitos; productores de micotoxinas	Se emplean en la producción de quesos, antibióticos, ciclosporina, metabolitos secundarios; se usan para control biológico

En general, el poro simple es característico de los ascomicetos mientras que el doliporo se presenta en los basidiomicetos.

Las paredes de las hifas están compuestas fundamentalmente por quitina, un polisacárido que nunca se encuentra en las plantas y sí en algunos animales.

Los hongos son organismos heterótrofos que almacenan glucógeno y lípidos como sustancias de reserva a diferencia de las plantas, que acumulan almidón. El cuerpo fúngico, formado por el micelio, es difuso y microscópico, por lo que en general no se ve a simple vista. Así, las estructuras expuestas de la mayoría de los hongos representan sólo una pequeña porción del organismo; en algunos grupos, estas estructuras visibles se llaman **cuerpos fructíferos** o fructificaciones y son hifas fuertemente compactadas, especializadas en la producción de esporas (fig. 27-4). Un micelio se origina por la germinación de una sola espora y el crecimiento sólo se produce en los extremos de las hifas. Si bien los hongos son inmóviles, el viento puede transportar

Recuadro 27-1

Superar los límites de la unicelularidad

La célula eucarionte, en virtud de su tamaño y de su complejidad, tiene una serie de propiedades que le posibilitaron diversificarse en un gran número de formas unicelulares que presentan estructuras y formas de vida muy variadas. Sin embargo, la ruta evolutiva de la unicelularidad tiene una restricción dada por el tamaño, ya que existe un límite por encima del cual la célula ya no puede seguir funcionando eficientemente. Un factor crítico que define esa restricción es la relación entre superficie y volumen (véase cap. 2, fig. 2-2): cuanto mayor sea la célula, mayor será la cantidad de materiales que deben intercambiarse con el exterior, lo cual a su vez requiere una superficie de intercambio mayor. Sin embargo, cuando aumenta el volumen celular, la relación superficie/volumen se hace cada vez menos eficiente, hasta llegar a un límite. Otro factor crítico es la capacidad del núcleo para regular una gran cantidad de citoplasma y las diversas funciones celulares. Una novedad evolutiva que superó estas limitaciones es la multicelularidad, es decir, la aparición de organismos constituidos por la repetición de unidades individuales –las células–, cada una de ellas con una eficiente relación superficie-volumen y con su propio núcleo. En el caso de los hongos, algunos son unicelulares pero en otros, si bien no se estableció una multicelularidad genuina, las restricciones impuestas por la unicelularidad fueron superadas por una característica novedosa que resultó beneficiosa: el achatamiento o extensión de las células y la presencia de múltiples núcleos en un citoplasma común (sincicio). Esta adquisición no abrió un camino tan fértil en cuanto a la diversificación como el que representó la verdadera multicelualridad en el caso de los animales, pero constituyó la clave del éxito evolutivo de un importante linaje como el de los hongos, que está presente en todos los ambientes y sustratos.



Micelio de un hongo creciendo sobre un tronco de árbol caído. La mayor parte de su cuerpo consiste en masas de filamentos delgados, a través de los cuales absorben los nutrientes. En muchos hongos, las células están sólo parcialmente separadas por paredes celulares perforadas denominadas tabiques. Tanto el citoplasma como los núcleos fluyen a través de los filamentos.

Figura interactiva

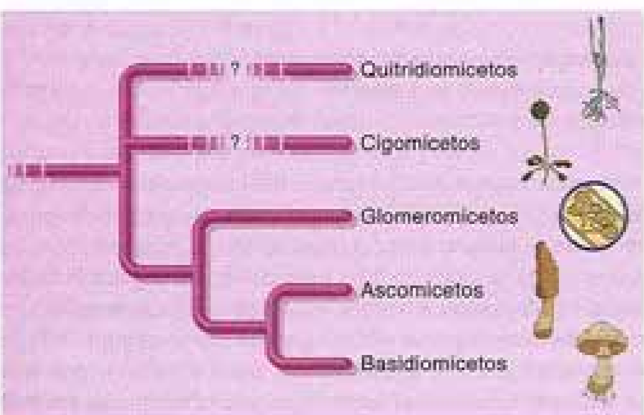


FIG. 27-2. POSIBLES RELACIONES FILOGENÉTICAS ENTRE LOS GRUPOS DE HONGOS. *Las evidencias actuales indican que los hongos son un grupo monofilético.*

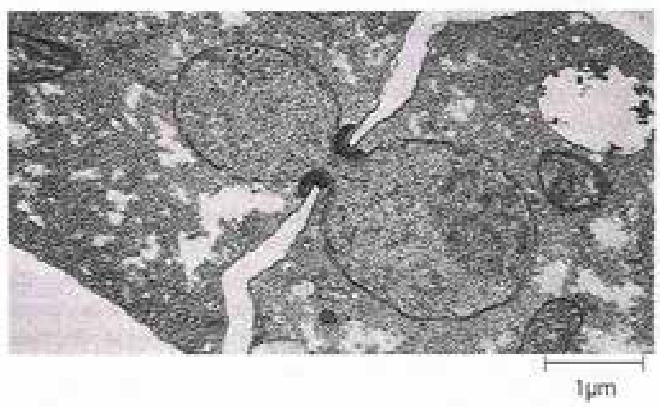


FIG. 27-3. PARED TRANSVERSAL PERFORADA DEL ASCOMICETO NEUROSPORA CRASSA (MOHO ROJO DEL PAN). *Se muestra un núcleo que se constriñe al atravesar el poro.*

las esporas a través de grandes distancias. El crecimiento del micelio es bastante rápido y compensa la inmovilidad del organismo, poniéndolo en contacto con nuevas fuentes de alimento y con diferentes cepas de apareamiento.

Todos los hongos son heterótrofos, ya sean saprobios –se alimentan de materia orgánica muerta–, parásitos facultativos, obligados o simbiontes (véase cap. 47, Interacciones entre poblaciones). Dada su forma filamentosa, cada célula fúngica se encuentra a no más de unos po-



FIG. 27-4. ***HONGO DE SOMBRERO* FLAMMULINA VELUTIPE.** *La única parte visible de este hongo es el cuerpo fructífero –la estructura productora de esporas–, que está compuesto por hifas muy compactadas. La mayor parte del micelio se encuentra por debajo de la superficie del tronco creciendo en el interior de la madera.*

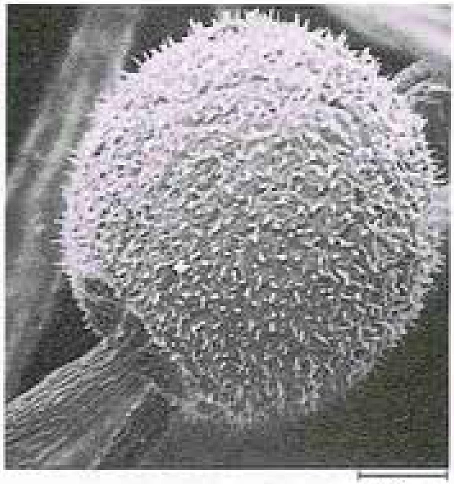


FIG. 27-5. ESPORANGIO DEL MOHO NEGRO DEL PAN RHIZOPUS. *El contenido del esporangio está separado del resto del micelio por una membrana celular y una pared celular.*

cos micrómetros del suelo, del agua o de cualquier otra sustancia del medio en el que vive el hongo y está separada de ella solamente por una delgada pared. Como sus paredes celulares son rígidas, los hongos son incapaces de englobar pequeños microorganismos u otras partículas por fagocitosis. Sin embargo, pueden secretar enzimas digestivas sobre el alimento y luego absorber las moléculas más pequeñas, producto de la degradación. El micelio puede aparecer como una masa sobre la superficie que utiliza como alimento o puede estar oculto debajo de la superficie del sustrato. Los hongos parásitos a menudo presentan hifas especializadas –o **haustorios**– que absorben los nutrientes directamente de las células del organismo hospedador.

Junto con las bacterias, los hongos son los descomponedores principales de la materia orgánica, la cual, sin ellos, se acumularía indefinidamente. Como se verá en la Sección 8, la actividad de estos organismos es tan relevante y vital para el continuo funcionamiento de los ecosistemas terrestres como la de los productores de alimento.

Algunos hongos son perjudiciales para la especie humana, ya que atacan cultivos, alimentos, plantas y animales domésticos, viviendas, vestimenta e incluso nuestros propios cuerpos. Otros son esenciales para la producción de alimentos como el pan, el queso, la cerveza y el vino. También se utilizan en la industria para la producción de enzimas y ácidos orgánicos; algunas variedades comestibles, como los champiñones (*Agaricus bisporus*), se producen comercialmente. Los hongos también son la fuente de una gran variedad de antibióticos y otros medicamentos.

Ciclos de vida y estructuras reproductivas

La mayoría de los hongos se reproducen tanto en forma asexual como sexual. La reproducción asexual ocurre por la fragmentación de las hifas (cada fragmento se transforma en un nuevo individuo) o bien por la producción de *conidios* o esporas. En algunos hongos, las esporas –llamadas *esporangiosporas*– se producen en esporangios (fig. 27-5) localizados en hifas especializadas, los *esporangióforos*. Las esporas fúngicas son a menudo, pero no necesariamente, formas latentes, rodeadas de una pared dura y resistente. Al igual que en otros organismos, las esporas son capaces de sobrevivir durante períodos de sequía o temperaturas extremas. Frecuentemente, los esporangióforos elevan los esporangios por encima del micelio y, así, las esporas son transportadas con facilidad por las corrientes de aire.

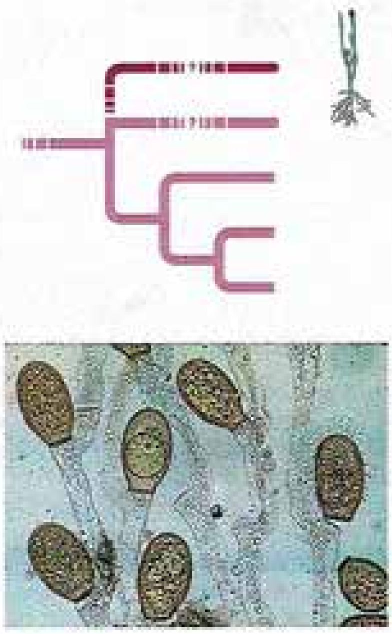
La reproducción sexual de muchos hongos pasa por tres etapas:

- *plasmogamia* (contacto de protoplasma),
- *cariogamia* (fusión de núcleos) y
- *meiosis*.

La plasmogamia puede ocurrir de distintas formas: por fusión de los gametos liberados del gametangio, por fusión de gametangios o por fusión de hifas no especializadas de dos cepas compatibles. En algunos casos, la fusión de hifas fúngicas no está seguida inmediatamente de la fusión de núcleos. Así, hay especies de hongos cuyo micelio posee dos tipos de núcleos genéticamente distintos –uno de ellos correspondiente a la cepa (+) y el otro a la cepa (-)– que operan en forma simultánea. Cuando el micelio contiene dos tipos de núcleos producto del apareamiento complementario, se conoce como dicarion. La unión de los núcleos –o cariogamia– es seguida de inmediato por la meiosis, lo que da lugar a cuatro esporas de origen sexual y haploides.

Quitridiomicetos: hongos con esporas flageladas

Los quitridiomicetos son hongos terrestres o acuáticos, la mayoría de los cuales son saprobios o parásitos de plantas, de insectos e incluso de otros hongos. Se conocen 123 géneros y 914 especies. Son los únicos miembros del grupo de los hongos que en alguna parte de su



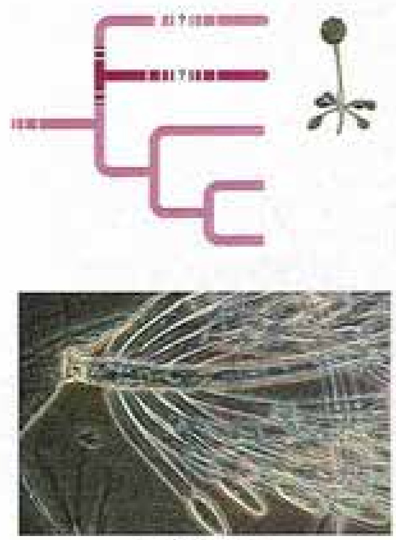
QUITRIDIOMICETO.

ciclo de vida producen células móviles, se postula que ésta habría sido la condición retenida que ya estaba presente en el ancestro del grupo. El cuerpo fúngico es cenocítico y puede formar esporas y/o esporangios de resistencia. Algunos hongos de este grupo afectan la producción agrícola y son causantes de enfermedades como la mancha castaña del maíz o la verruga negra de la papa. Por otra parte, algunas especies del género *Coelomyces* parasitan larvas de mosquitos, por lo que se considera que podrían ser utilizados en el control biológico de insectos (véase cap. 47, ensayo 47-2). Algunos quitridiomicetos viven en asociación mutualista (véase cap. 47, Beneficio recíproco: mutualismo) y anaeróbicamente en el rumen de animales herbívoros, donde descomponen la celulosa y la hacen asimilable para el animal.

Hay considerables diferencias dentro de los quitridiomicetos con respecto a su estructura y su reproducción sexual y asexual. Las formas morfológicamente más simples son las *endobióticos*, es decir, las que viven por entero dentro de las células de su hospedador (ensayo 27-1, *Microorganismos simbiontes en hojas y raíces*). Algunas especies son unicelulares, otras son pluricelulares.

Allomyces es un hongo acuático que fue descubierto en la India en 1911. Su ciclo de vida presenta una alternancia de generaciones entre una fase haploide y una fase diploide (fig. 27-6). Los cuerpos fúngicos de ambos tipos de organismos son imposibles de distinguir hasta que empiezan a formar órganos reproductores. Los organismos de la fase haploide producen gametangios femeninos incoloros y masculinos de color anaranjado, próximos entre sí. Ambos liberan gametos móviles; los gametos masculinos son atraídos por una hormona que producen los gametos femeninos –llamada sirenina– y nadan hacia ellos. Luego, los gametos se fusionan y, posteriormente, ocurre la cariogamia. Entonces, el cigoto formado germina y da lugar al organismo de la fase diploide, el cual forma dos tipos de esporangios: los *mitosporangios* y los *meiosporangios*. Los mitosporangios producen zoosporas diploides las que, una vez liberadas, germinan y se desarrollan para dar lugar a un organismo diploide. Después de la meiosis, los meiosporangios de resistencia, color oscuro, dan origen a las zoosporas haploides las que, al germinar, producen el organismo haploide.

Cigomicetos: reproducción sexual por fusión de gametangios



CIGOMICETO.

Los cigomicetos son hongos terrestres; la mayoría son saprobios que viven en el suelo y se alimentan de material vegetal o de materia animal muerta. Algunos son parásitos de las plantas, insectos o pequeños animales del suelo. Se conocen unos 181 géneros y 1.090 especies. Su cuerpo fúngico está constituido por hifas cenocíticas. Su reproducción sexual se caracteriza por la formación de **cigosporas** que se desarrollan a partir de la fusión de dos gametangios, denominada *contacto* o *copulación gametangial*.

Uno de los miembros más comunes de este grupo es *Rhizopus stolonifer*, el moho negro del pan. El proceso de desarrollo del hongo comienza cuando una espora germina sobre la superficie del pan, la fruta o alguna otra materia orgánica y forma hifas. Algunas hifas se agrupan en ramilletes superficiales llamados *rizoides* (porque su aspecto recuerda al de las raíces) que fijan el hongo al sustrato, secretan enzimas digestivas y absorben materiales orgánicos disueltos. Otras hifas especializadas, los esporangióforos, se elevan del sustrato y en sus extremos se forman los esporangios. A medida que los esporangios maduran, se ennegrecen y le dan al moho su color característico. Finalmente, se abren y liberan numerosas esporas anemófilas, cada una de las cuales puede germinar y producir un nuevo micelio.

La reproducción sexual en *Rhizopus* ocurre cuando las hifas especializadas –o *progametangios*– de dos cepas de apareamiento diferentes se encuentran y se fusionan (fig. 27-7), atraídas entre sí por feromonas (véase cap. 32, ensayo 32-1) que se difunden en forma gaseosa. La reproducción asexual ocurre por la formación de esporangióforos cuyos esporangios producen esporangiosporas que presentan el mismo tipo de compatibilidad sexual que la que les dio origen (ensayo 27-2, *¡Listos, apunten, fuego!*).

Ensayo 27-1

Microorganismos simbiontes en hojas y raíces

La simbiosis ("vivir juntos") es una asociación íntima y de largo plazo entre organismos de dos especies diferentes. Las relaciones simbióticas prolongadas pueden dar por resultado cambios evolutivos profundos en los organismos involucrados, como ocurre en el caso de los líquenes –asociación entre un hongo y un alga verde o una cianobacteria–, una de las simbiosis más antiguas y ecológicamente más exitosas.

Experimentos realizados en las últimas décadas demuestran que los microorganismos simbiontes no patógenos de plantas pueden tener un efecto profundo sobre la habilidad competitiva, la disposición espacial y el crecimiento de sus hospedadores; más aún, se ha demostrado que pueden afectar la dinámica y la composición de las comunidades (véanse caps. 47, Interacciones entre poblaciones y cap. 48, Efectos de la interacción entre poblaciones en la comunidad).

La simbiosis más estudiada es la establecida entre hongos del orden Glomales y posiblemente dos tercios de las especies de plantas. Esta asociación, conocida como *micorriza*, suele considerarse mutualista debido a que tanto el hongo como la planta se benefician. El hongo vive en el suelo y en la planta, y puede tomar nutrientes en ambos medios. Mientras que la planta provee nutrientes, protección y medio de propagación, el hongo protege a la planta frente a patógenos, aumenta su supervivencia y reproducción, reduce el estrés por sequía y provoca un aumento en la captación de nutrientes por parte de la planta. Las plantas colonizadas difieren de las no colonizadas en características químicas, morfológicas y fisiológicas, las que a su vez afectan la respuesta a las condiciones ambientales y a las interacciones con otros organismos, herbívoros, patógenos y competidores.

Otro tipo de simbiosis entre microorganismos y plantas es la que ocurre entre hongos del género *Neotyphodium* y varias especies de gramíneas. Las hifas de estos hongos, llamados *endofitos*, se ubican en los espacios intercelulares de las hojas, tallos y órganos reproductivos de las plantas, donde obtienen azúcares y aminoácidos. Los endofitos se propagan a través del micelio localizado en la semilla del pasto. Así, la semilla representa la unidad de dispersión tanto de la planta como del hongo. En este tipo de asociación, tanto los individuos infectados como los no infectados permanecen en ese estado durante toda su vida; es raro el contagio o la pérdida del hongo. El interés por la investigación en endofitos se remonta a la década de 1970, cuando se comenzó a asociar la intoxicación de ganado en campos de Georgia y Alabama, Estados Unidos, con la presencia de endofitos en las plantas de las que estos animales se alimentaban. Se descubrió que las especies de pastos forrajeros *Festuca arundinacea* y *Lolium perenne* poseen en sus tejidos niveles tóxicos de distintas sustancias producidas por el hongo, como la ergovalina, un alcaloide que provoca pérdida de peso y problemas reproductivos en el ganado.

Además de conferirle defensas a la planta, a través de la toxicidad contra el ganado, la infección por endofitos puede protegerla de otros organismos, como, por ejemplo, de invertebrados herbívoros. El grupo del ecólogo estadounidense Keith Clay ha realizado numerosos experimentos para detectar el papel de los endofitos en las comunidades. Estos investigadores descubrieron que los pastos asociados simbióticamente con endofitos suelen ser más vigorosos y resistentes a la herbivoría que los no afectados, y sugieren que la presencia del endofito podría aumentar la dominancia de la especie hospedadora en la comunidad vegetal al reducir la diversidad local de especies. Sin embargo, aún se conoce muy poco sobre el impacto de la relación planta-endofito en la estructura y dinámica de las comunidades.

Tanto la simbiosis micorrícica como la endofítica comúnmente se consideran asociaciones mutualistas (véase cap. 47, Beneficio recíproco: mutualismo). Sin embargo, ambas pueden transformarse en asociaciones parasíticas si el costo de mantener al simbionte en determinadas condiciones ambientales es alto para el hospedador. Pero no quedan dudas de que la presencia de estos simbiontes "invisibles" puede modificar componentes específicos de las comunidades, como la transferencia de energía y nutrientes a lo largo de la cadena trófica por encima y por debajo del suelo (véase cap. 49).

La investigación en este campo, recién en sus comienzos, presenta grandes interrogantes: ¿qué ocurre cuando dos simbiontes, uno de órganos aéreos y otro de órganos subterráneos, se encuentran en la misma planta. ¿Hay competencia o cooperación entre ambos? ¿Cuál es el balance para la planta que los aloja? Seguramente, experimentos críticos, cuidadosamente diseñados, permitirán comprender en profundidad las consecuencias ecológicas de estas simbiosis entre plantas y microorganismos, así como las vías por las que pueden afectar la evolución de cada uno de los miembros.



En azul se ve el micelio, previamente teñido, en el espacio intercelular de una semilla de Lolium multiflorum infectada. Las hifas son largas y poco ramificadas

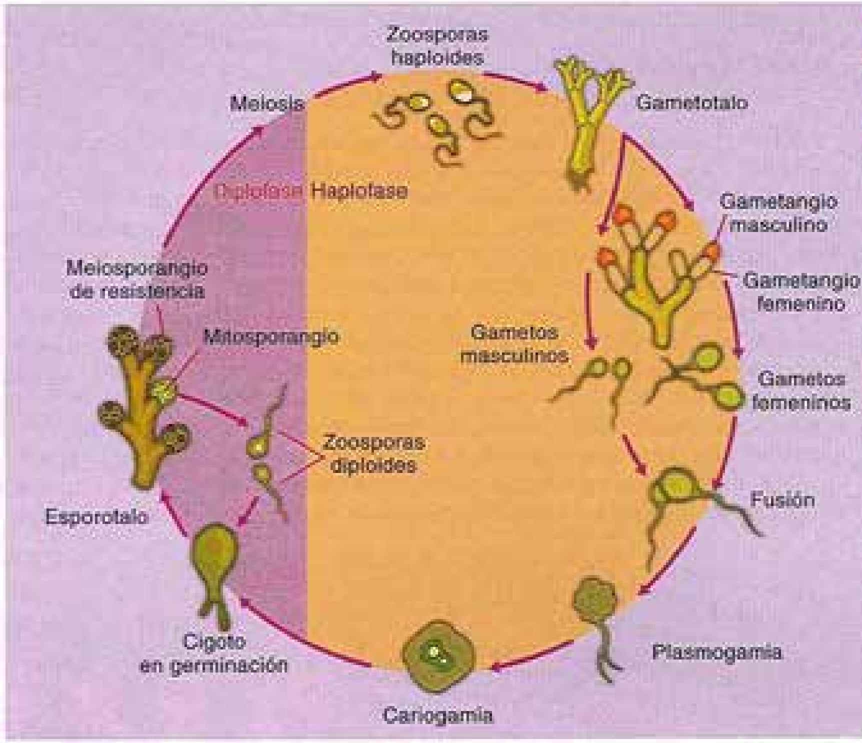


FIG. 27-6. CICLO DE VIDA DEL HONGO ACUÁTICO ALLOMYCES MACROGYNUS. *Esta especie perteneciente al grupo quitridiomicota presenta una alternancia de generaciones. La fase haploide produce gametangios femeninos y masculinos próximos entre sí. Ambos liberan gametos móviles. Los gametos masculinos nadan hacia los femeninos atraídos por una hormona. Luego, los gametos se fusionan y posteriormente ocurre la cariogamia. El cigoto formado germina y da lugar a la fase diploide, en la cual se forman dos tipos de esporangios: los mitosporangios producirán zoosporas diploides, las cuales, una vez liberadas, darán al germinar un cuerpo fúngico diploide. Los meiosporangios de resistencia, de color oscuro, darán origen, después de la meiosis, a zoosporas haploides, que al germinar producirán la fase haploide.*

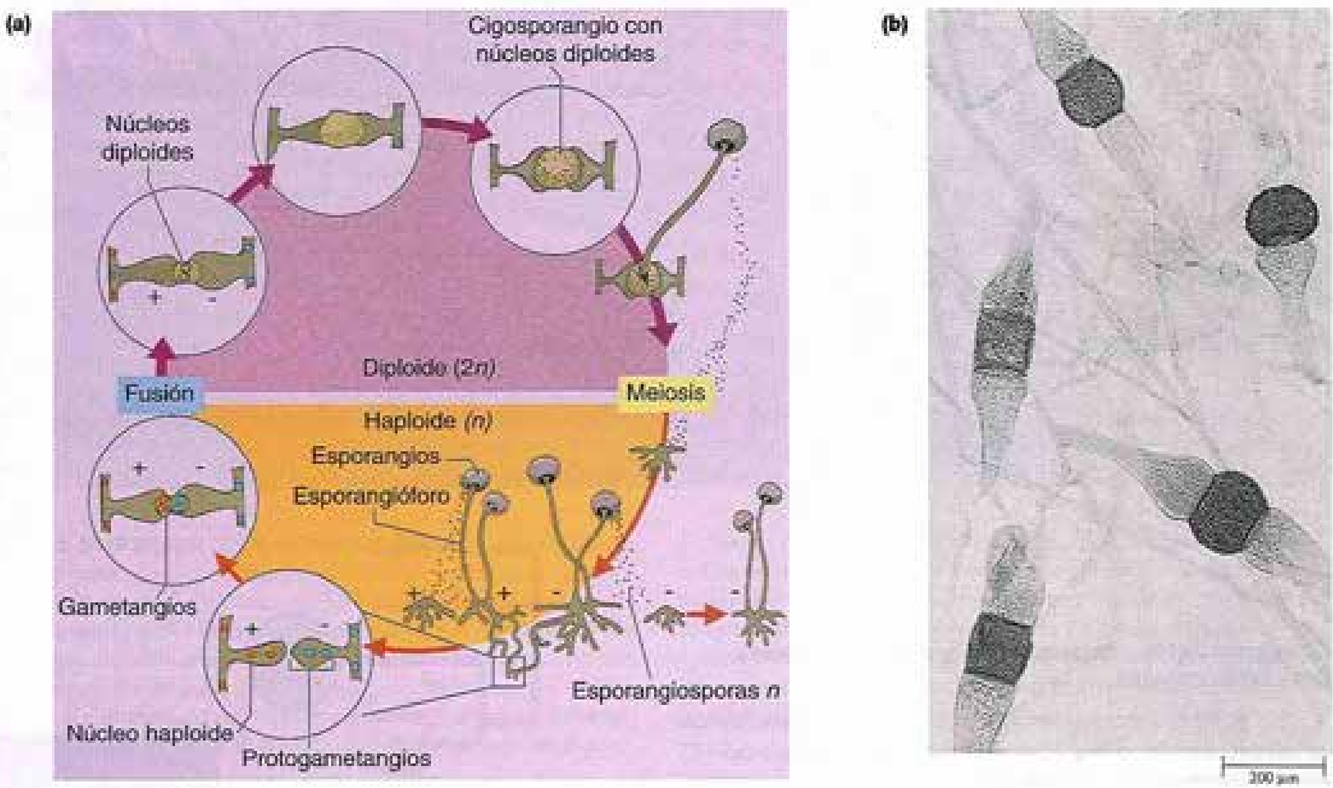


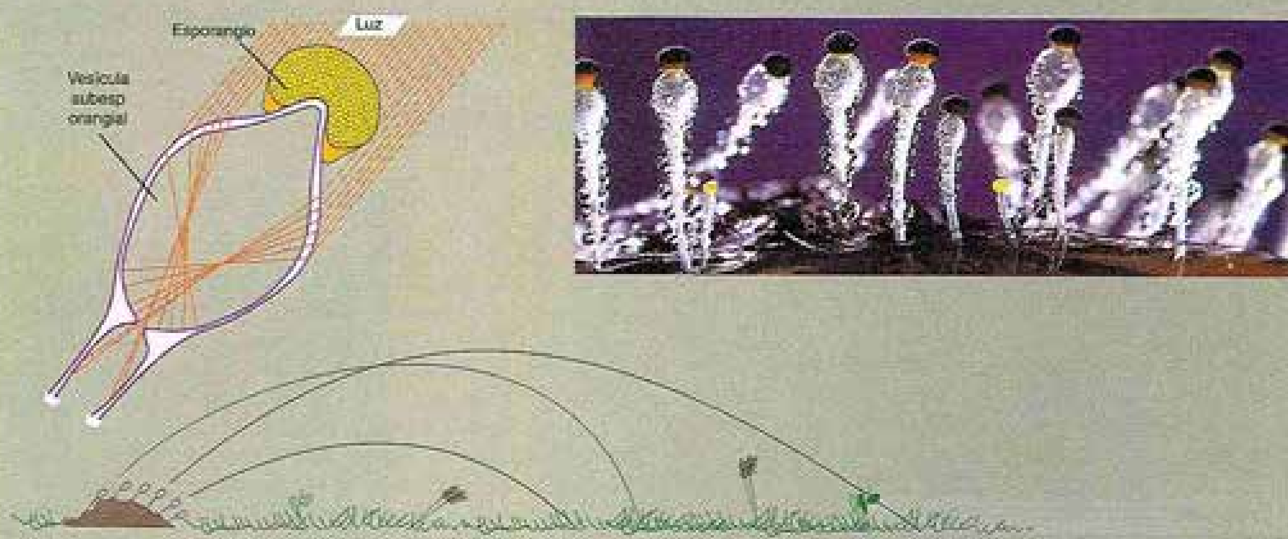
FIG. 27-7. CICLO DE VIDA DEL MOHO NEGRO DEL PAN RHIZOPUS STOLONIFER. (a) *Durante la mayor parte del ciclo de vida, el moho es haploide. El micelio de este hongo está formado por hifas ramificadas que lo fijan al sustrato y absorben los nutrientes. En la reproducción asexual se producen esporangiosporas, que son transportadas por el viento, germinan y originan un nuevo grupo de hifas. La reproducción sexual ocurre cuando las hifas no especializadas de dos cepas compatibles, designadas como + y –, se encuentran y se fusionan. Se forman entonces los gametangios que luego se fusionan. La célula multinucleada resultante forma una pared dura, pigmentada y verrugosa que se transforma en un cigosporangio con varios cigotos. Después de un periodo de latencia, los cigotos experimentan meiosis y el cigosporangio germina, produciendo un nuevo esporangio del cual se liberan esporas haploides.* **(b)** *Imagen microscópica de los cigosporangios.*

Ensayo 27-2

¡Listos, apunten, fuego!

Durante milenios de evolución, los hongos han adquirido una variedad de mecanismos que aseguran la amplia dispersión de sus esporas. Uno de los más ingeniosos se encuentra en *Pilobolus*, un cigomiceto que crece sobre el estiércol. Los esporangióforos de este hongo, que alcanzan una altura de 5 a 10 mm, presentan fototropismo positivo, es decir, crecen en dirección a la luz. Una región expandida del esporangióforo, localizada justo por debajo del esporangio –y que se denomina apropiadamente vesícula subesporangial–, funciona como una lente que enfoca los rayos del sol sobre un área fotorreceptora situada en su base. A su vez, la región del esporangióforo más distante de la luz enfocada crece más rápido que otras regiones, lo cual hace que el esporangióforo se curve hacia la luz.

Una vacuola situada en la vesícula subesporangial contiene una alta concentración de solutos, lo que determina que el agua penetre por ósmosis. Finalmente, la presión se hace tan grande que la vesícula revienta, disparando al esporangio intacto en dirección a la luz. La velocidad inicial se aproxima a 50 km/hora y los esporangios frecuentemente recorren más de 2 metros, que es una distancia enorme si se considera que un esporangio maduro mide sólo 80 micrómetros de diámetro. Para aproximarnos a la idea de la magnitud relativa de este recorrido, este desplazamiento sería equivalente a un salto de 48 km dado por una persona en un único intento. Cada esporangio se adhiere al lugar en el que aterriza, y si lo hace sobre una hoja de hierba, lo cual es una posibilidad razonable dado que fue disparado hacia la luz, puede ser ingerido por un animal que esté pastoreando. En ese caso, pasará intacto a través del tracto digestivo del animal y será depositado en el estiércol, donde el ciclo volverá a comenzar.



Esporangióforos maduros de Pilobolus justo antes de descargar los esporangios. Las diferentes trayectorias de los esporangios disparados desde el mismo grupo de esporangióforos asegura la dispersión del hongo.



Glomeromicetos: simbiontes obligados propagados por clamidosporas

Los glomeromicetos son simbiontes obligados, asociados con raíces de plantas con las cuales forman endomicorrizas (véase cap. 47, Beneficio recíproco: mutualismo). Se conocen 10 géneros y 150 especies. Carecen de reproducción sexual. Su dispersión se realiza por el micelio, a través de segmentos de raíces colonizadas y por medio de esporas de resistencia o **clamidosporas**, siempre de origen asexual. Están presentes en los suelos de todos los ecosistemas terrestres. El micelio es cenocítico con paredes quitinosas. Las hifas fúngicas penetran las células corticales de la raíz y forman arbúsculos –estructuras compuestas por un haustorio intracelular muy ramificado–



GLOMEROMICETO.



FIG. 27-8. VISTA SUPERFICIAL DE UNA RADÍCULA ENDOMICORRÍCICA DE LA GRAMÍNEA FESTUCA. *Las raíces de esta gramínea perenne muestran hifas enrolladas en algunas de las células. Las asociaciones micorrícicas son especialmente importantes para los pastos que crecen en suelos pobres en nutrientes o a grandes alturas.*

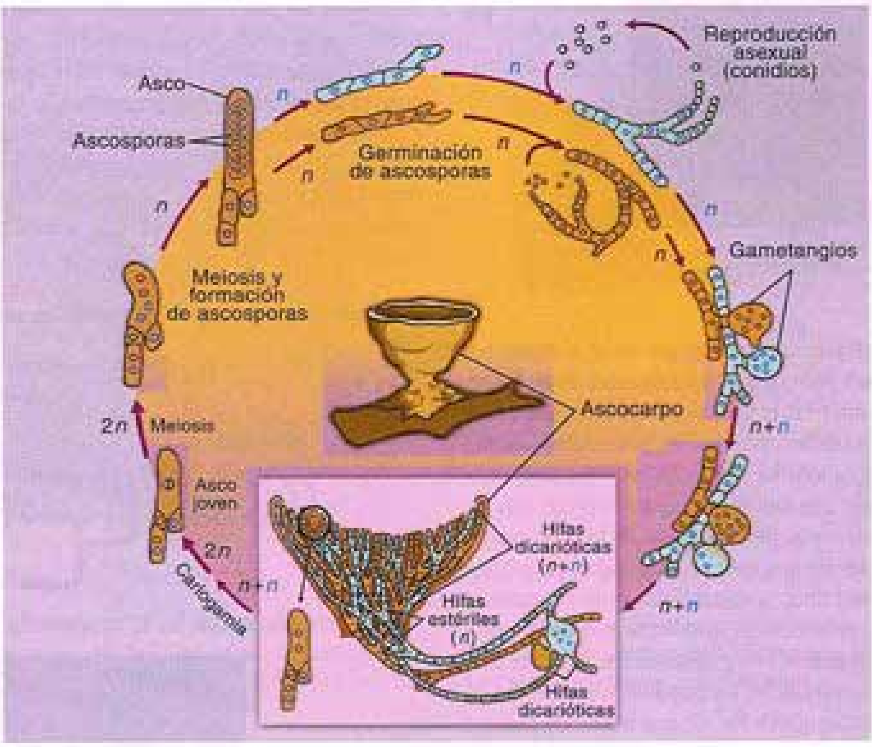


FIG. 27-9. CICLO DE VIDA DE UN ASCOMICETO TÍPICO. *Una ascospora (superior izquierda) germina y produce un micelio monocariótico (que contiene un solo tipo de núcleo) haploide. Este micelio se reproduce mediante la formación de esporas asexuales (conidios). Cuando los micelios monocarióticos de diferentes cepas de apareamiento forman gametangios, el escenario está listo para la reproducción sexual. Se forma un puente entre los gametangios femenino y masculino que permite que los núcleos masculinos haploides penetren en el gametangio femenino. Las hifas que proliferan a partir de este gametangio son dicarióticas, es decir, cada célula contiene un par de núcleos haploides, uno de cada tipo progenitor (indicados en diferente color). Estas hifas dicarióticas junto con hifas monocarióticas entremezcladas, originan el ascocarpo o cuerpo fructífero. En el ascocarpo, las hifas dicarióticas crecen, se diferencian y forman los ascos, dentro de los cuales se fusionan los núcleos haploides. En el núcleo diploide resultante ocurre la meiosis y se producen cuatro nuevos núcleos haploides. Estos núcleos se dividen luego mitóticamente y el asco maduro contiene así ocho ascosporas maduras. Con la liberación y germinación de las ascosporas, el ciclo comienza nuevamente.*

Galería de imágenes

(fig. 27-8) y vesículas. En los arbúsculos se realiza el intercambio de nutrientes entre ambos simbiontes: la planta transfiere al hongo hidratos de carbono que elaboró por fotosíntesis y el hongo le traspasa nutrientes, principalmente fósforo, que capta del suelo de manera más activa y eficiente mediante un micelio que se encuentra asociado a la raíz pero crece externamente a ella: micelio extrarradical. En algunos casos presentan vesículas, que son estructuras globosas de almacenamiento de lípidos, pero no todos los glomeromicetos las producen.

Ascomicetos: esporas sexuales en pequeños sacos





ASCOMICETO. *Colmenilla común Morchella esculenta.*

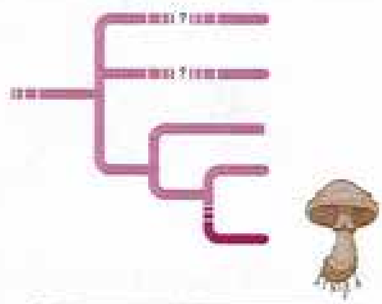
Los ascomicetos son el grupo de hongos que reúne el mayor número de especies, con 3.409 géneros y 32.739 especies. Entre los ascomicetos están las levaduras y los mildiús pulverulentos, muchos de los mohos negros y verde azulados comunes, las colmenillas y las trufas. Estas últimas, debido a su intenso sabor, son muy apreciadas por los gastrónomos y constituyen uno de los productos biológicos más caros del mundo. Algunos miembros de este grupo de hongos causan diversas enfermedades en las plantas, como el tizón del nogal y la enfermedad vascular del olmo; otros son productores de micotoxinas (recuadro 27-2, *El pan de la locura*). También se encuentran algunas especies que pueden detener el crecimiento de bacterias por inhibición de la síntesis de su pared celular, las proteínas y/o el DNA bacteriano (véase cap. 10, recuadro 10-3). Por ello son fuente de diversos antibióticos (véase también cap. 24, ensayo 24-3). Un ascomiceto bien conocido es el moho rojo del pan, *Neurospora*, que desempeñó un papel central en la historia de la genética moderna al ser tomado como modelo experimental (véase cap. 10, fig. 10-1).

Como ya se mencionó, los ascomicetos representan un caso típico en el que las hifas se encuentran divididas por septos. Cada compartimiento por lo general contiene un núcleo separado, pero los tabiques tienen poros a través de los cuales pueden moverse el citoplasma y los núcleos. El ciclo de vida de un ascomiceto (fig. 27-9) incluye típicamente tanto la reproducción asexual como la sexual. Las esporas asexuales se forman comúnmente aisladas, o en cadenas, en el ápice de una hifa especializada. Se caracterizan por ser muy pequeñas y numerosas y se denominan **conidios** (del griego *konis*, polvo).

La reproducción sexual en los ascomicetos implica siempre la formación de un **asco** ("pequeño saco o bolsa"), estructura que caracteriza a este grupo (fig. 27-10a). Según la especie, la formación de ascos está precedida por la fusión de gametangios o hifas no especializadas provenientes de cepas de apareamiento complementario. Los núcleos se disponen en pares, o dicariones, que se dividen en forma sincrónica a medida que crece la hifa. Finalmente, algunos núcleos se fusionan; ésta es la única etapa verdaderamente diploide del ciclo de vida. Los núcleos diploides de inmediato experimentan meiosis y producen cuatro núcleos haploides que luego, por lo general, se dividen por mitosis y originan ocho núcleos haploides (fig. 27-10b). Cada uno de estos núcleos se rodea de una pared rígida; un asco maduro contiene ocho de estas esporas (ascosporas). En la mayoría de los ascomicetos, los ascos se forman en estructuras complejas llamadas **ascocarpos**. A la madurez, los ascos se vuelven turgentes y finalmente estallan y liberan a sus ascosporas explosivamente al aire.

Las levaduras son ascomicetos unicelulares cuyos ascos no se reúnen en ascocarpos. Muchas levaduras viven en ambientes con alto contenido en azúcar, como el néctar de las flores o las superficies de los frutos y, como señalamos en el capítulo 5, son responsables de la fermentación del jugo de fruta para formar vino. Las levaduras son característicamente células ovales y pequeñas que se reproducen en forma asexual por gemación. La reproducción sexual en las levaduras ocurre cuando dos células (o dos ascosporas) se unen y forman un cigoto. El cigoto puede producir yemas diploides o cuatro núcleos haploides por meiosis. También puede haber una división mitótica subsiguiente. Dentro del cigoto, que ahora es un asco, se constituyen paredes alrededor de los núcleos haploides, formando ascosporas, las que quedan libres cuando la pared del asco se desintegra.

Basidiomicetos: esporas sexuales sobre basidios





BASIDIOMICETO. *Hongo en estante que crece en la madera en descomposición.*

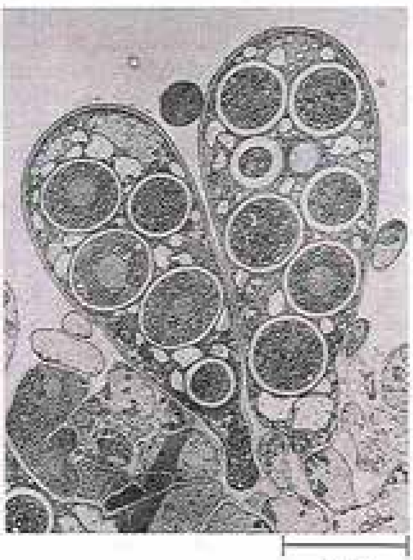
Los basidiomicetos constituyen el grupo de hongos más familiar, ya que incluyen a los hongos de sombrero, conocidos en muchos países con el nombre de setas. Se conocen unos 1.353 géneros y unas

Recuadro 27-2

El pan de la locura

Muchos ascomicetos son parásitos de las plantas. El *ergotismo*, una de las enfermedades más famosas producidas por hongos, es causada por el cornezuelo del centeno, *Claviceps purpurea*. Aunque el cornezuelo raras veces causa un daño serio a un cultivo de centeno, es peligroso porque una pequeña cantidad mezclada con granos de centeno es suficiente para causar una enfermedad grave en los animales domésticos que ingieren el grano, o en las personas que consumen pan elaborado con esa harina. El ergotismo, antiguamente denominado "fiebre de San Antonio", con frecuencia se acompaña de gangrena, espasmos nerviosos, alucinaciones psicóticas y convulsiones. Ocurría a menudo durante la Edad Media y las personas que entonces padecían estos síntomas se consideraban brujas o poseídas por el demonio. En una epidemia producida en el año 994 murieron más de 40.000 personas. El cornezuelo del centeno provoca la contracción muscular y de los vasos sanguíneos y, por consiguiente, tiene varios usos médicos. También es la fuente inicial de la droga psicodélica dietilamida del ácido lisérgico (LSD). En la actualidad se cultiva en algunos países para la producción de psicofármacos, bajo estrictas normas de control.

(a)



(b)

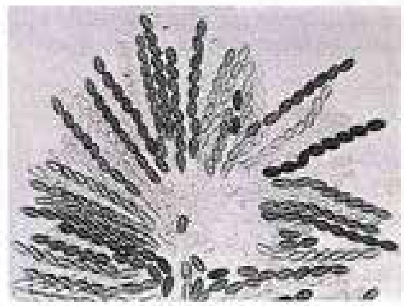


FIG. 27-10 ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS DE UN ASCOMICETO. (a) *Fotografía de dos ascos en los cuales están madurando las ascosporas, observados mediante microscopio electrónico.* ***(b)*** *Fotografía de los ascos del moho rojo del pan, Neurospora. Cada asco contiene ocho ascosporas haploides, alineadas en el orden en el cual se produjeron por meiosis y división mitótica subsiguiente. El número de ascosporas es variable, pero en general es múltiplo de cuatro.*

29.914 especies. La seta –fructificación o **basidiocarpo**– es el cuerpo fructífero en donde se producen las esporas. Está compuesto por masas de hifas fuertemente compactas (recuadro 27-3, *Brujas, ovnis y hongos*).

Los basidiomicetos, al igual que los ascomicetos, tienen hifas subdivididas por tabiques perforados por poros complejos o doliporos. La reproducción sexual se inicia por la fusión de hifas haploides que forman un micelio dicariótico (fig. 27-11). El micelio dicariótico puede durar años, formando una estructura compleja. Finalmente, cuando se desarrolla el basidiocarpo, algunos de los núcleos se fusionan y forman núcleos diploides que de inmediato sufren meiosis. La fusión y la meiosis siempre ocurren en una hifa especializada llamada **basidio** (del griego *basidium*, garrote). Las esporas (basidiosporas) se forman externamente sobre el basidio. Muchos de los basidiomicetos de mayor tamaño han perdido la capacidad de producir esporas en forma asexual.

Los basidiomicetos más populares pertenecen al grupo de los "hongos de sombrero" o *Agaricales*, que se caracterizan por tener forma de sombrilla con un pie generalmente central. Las esporas de estos hongos se encuentran en los surcos o laminillas situadas debajo del sombrero o *píleo*. Si se separa el pie del sombrero de uno de estos hongos maduros y se coloca sobre un trozo de papel blanco con las laminillas hacia abajo, liberará masivamente sus esporas que forman una copia en negativo de la estructura del conjunto de laminillas llamada impronta. La parte fértil de un basidiocarpo, donde se hallan los basidios, se denomina *himenio*. Las esporas de los distintos grupos presentan una amplia gama de colores, formas, ornamentaciones y tamaños; estos caracteres se utilizan para la identificación de las especies. Mu-

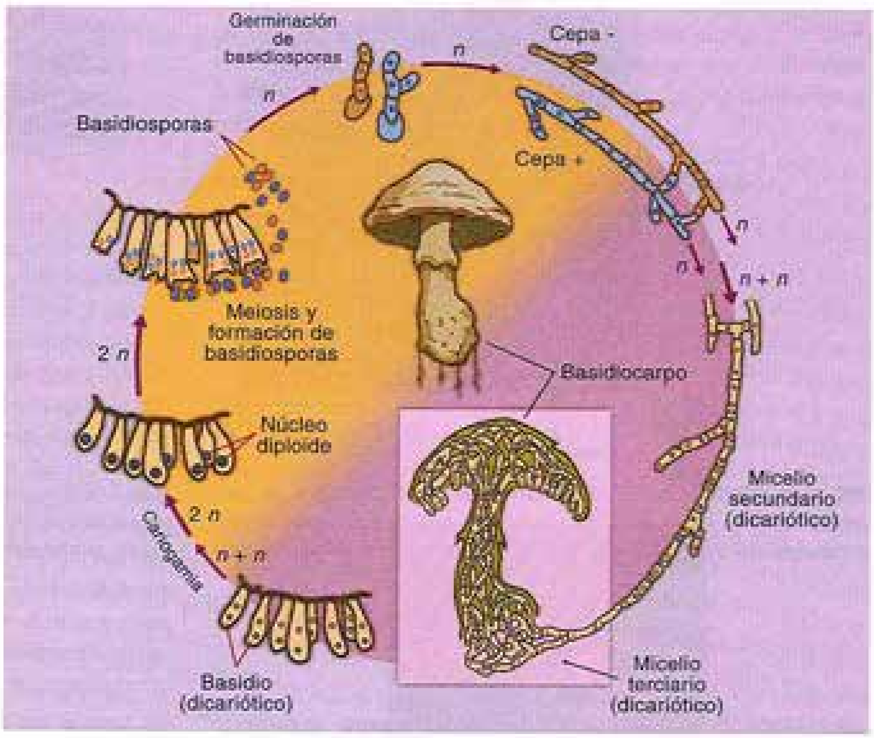
Recuadro 27-3

Brujas, ovnis y hongos

En los basidiomicetos, el micelio a partir del cual se producen los basidiocarpos forma una trama difusa que puede crecer radialmente varios metros. Las fructificaciones por lo habitual se forman en los bordes externos del círculo, donde el micelio crece más activamente debido a que ésta es el área en la cual hay más disponibilidad de nutrientes. En consecuencia, las fructificaciones aparecen en círculos y, a medida que el micelio crece, el diámetro de los círculos se va haciendo cada vez mayor. Muchas veces, cuando dentro de un círculo crecen hierbas, éstas tienen un color distinto y un desarrollo menor como consecuencia de la actividad del micelio. Estos círculos de basidiocarpos, que pueden aparecer en un prado de la noche a la mañana, se conocen como "corros o anillos de brujas". Desde la Edad Media, su aparición fue asociada con fenómenos sobrenaturales. Aun en la actualidad, los "anillos de brujas" son atribuidos por muchas personas a episodios sobrenaturales, como, por ejemplo, al descenso de naves extraterrestres. Esta confusión proviene de la observación de las hierbas del centro del anillo, que tienen el aspecto de estar quemadas. Este rápido desarrollo de los basidiocarpos se debe a que la mayoría del protoplasma nuevo se produce en forma subterránea, en el micelio. Luego, el protoplasma penetra en las nuevas hifas del cuerpo fructífero a medida que éste se forma por encima del suelo. En este proceso, el micelio requiere una gran cantidad de agua, por lo que es común que los basidiocarpos "aparezcan" después de lluvias abundantes. Es frecuente ver en los campos de la Argentina estos anillos del conocido hongo esponja, con fructificaciones del tamaño de un balón de fútbol.

Galería de imágenes

FIG. 27-11. CICLO DE VIDA DE UN BASIDIOMICETO. *Las basidiosporas (superior izquierda) germinan y producen micelios monocarióticos primarios (n). Los micelios dicarióticos secundarios (n + n) se forman por la fusión de las hifas monocarióticas compatibles. Los micelios secundarios crecen, se diferencian y forman las estructuras reproductivas (basidios). En un agarico, los basidios se forman en el himenio en una estructura laminar denominada laminilla. Después de que el basidio aumenta de tamaño, los dos núcleos, uno de cada cepa de apareamiento, se fusionan. El estadio 2n es muy breve; casi de inmediato ocurre la meiosis, que da por resultado la formación de cuatro núcleos; de cada uno de ellos se desarrolla una basidiospora (n). Después de que las basidiosporas se liberan, el basidiocarpo se desintegra.*



chos agaricos silvestres son apreciados por su sabor y son recolectados para ser vendidos al público en los mercados. Esta pequeña industria mueve cientos de millones de dólares en el mundo. Algunos agaricos también se pueden cultivar. La producción mundial de hongos comestibles tiene una clara tendencia a incrementarse año tras año. La mayoría de las setas venenosas conocidas también son hongos de sombrero. Tal vez la más peligrosa de ellas sea la mortal *Amanita phalloides*. Esta especie suele crecer debajo de robles o árboles del género *Quercus*, ya que forma micorrizas –asociaciones simbióticas con las raíces de estos árboles–. La ingestión de ínfimas cantidades es suficiente para producir la muerte, por lo común unas 48 horas después de su ingestión (una sola fructificación o sombrero es suficiente para lograr la intoxicación mortal en un adulto). Algunas especies tóxicas, como *Psilocybe cubensis* (la fuente de la psilocibina), se ingieren por sus efectos alucinógenos. Entre los agaricos se encuentra uno de los organismos vivos más grandes de la Tierra, *Armillaria ostoyae*, descubierto en el Malheur Nacional Forest en Oregon, Estados Unidos. El micelio dicariótico de este hongo ocupa una superficie de 890 hectáreas, se especula que puede tener 2.400 años de edad y mediante estudios genéticos se ha comprobado que corresponde a un solo individuo. El hongo usa cordones hifales –rizomorfos– para tomar agua y nutrientes de las raíces, y así causa la muerte de los árboles (fig. 27-12).



FIG. 27-12. ***INFECCIÓN A GRAN ESCALA POR ARMILLARIA.*** *Fotografía aérea que muestra el efecto ocasionado por el desarrollo del hongo del género Armillaria al infectar las raíces de un bosque virgen de coníferas en Montana, Estados Unidos. Se pueden observar grandes manchas formadas por el crecimiento del micelio.*



FIG 27-13. CARBÓN DEL MAÍZ. *Enfermedad fúngica común en esta planta producida por un basidiomiceto. Las masas negras de aspecto terroso son esporas.*

Otros tipos de basidiomicetos incluyen hongos denominados vulgarmente *bejines* (algunos de los cuales pueden alcanzar hasta un metro de diámetro), estrellas de tierra, nidos de pájaros, falos hediondos y hongos gelatinosos. Las royas y los carbones (fig. 27-13) son basidiomicetos parásitos, algunos de los cuales causan pérdidas importantes en los cultivos de cereales, y también lo son los llamados "hongos en repisa o en estante", hongos de colores brillantes muy comunes en los troncos de los árboles secos o vivos. Otro basidiomiceto, el "hongo de la podredumbre blanca", o yesquero, destructor voraz de la madera, se está investigando actualmente por su potencial capacidad de destrucción de desechos tóxicos. Este hongo contiene una enzima compleja que puede degradar no sólo los polímeros que encuentra en la madera, sino también sustancias como el DDT, la dioxina y una amplia gama de contaminantes orgánicos.

Los hongos imperfectos



FUNGI IMPERFECTI. ***HIFAS DEL GÉNERO*** **PENICILLIUM** *observadas al microscopio óptico.*

Como mencionamos, los hongos imperfectos o *Fungi imperfecti* son organismos cuya reproducción sexual en general se desconoce. Dado que ésta no es una característica homóloga, no es posible considerar que estos organismos constituyan un grupo natural, es decir, un linaje evolutivo, sino que probablemente se trate de un grupo heterogéneo y polifilético, debido a lo cual no es posible representar sus relaciones de ancestralidad. En muchos casos, cuando en una especie se descubre una fase sexual antes desconocida, deja de considerarse un hongo imperfecto y pasa a ser clasificado entre los ascomicetos o basidiomicetos según produzca ascos o basidios.

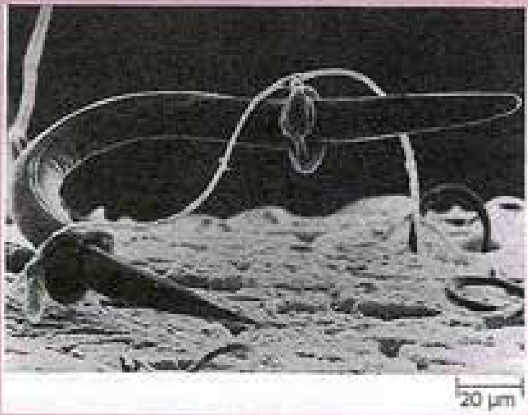
Este grupo incluye 2.828 géneros y unas 16.200 especies. Algunos hongos imperfectos son parásitos que causan enfermedades en plantas y animales. Las enfermedades humanas más comunes causadas por especies de este grupo son infecciones de la piel y de las mucosas conocidas como *tiñas* (que incluye el "pie de atleta") y *muguet* (al cual son particularmente susceptibles los bebés). Algunas especies de hongos imperfectos del género *Penicillium* son de importancia económica debido al papel que desempeñan en la producción de ciertos quesos (por ejemplo, roquefort y camembert) y de antibióticos, incluida la penicilina. Este compuesto descubierto por Alexander Fleming en *Penicillium chrysogenum*, en 1928, se considera uno de los descubrimientos más importantes del siglo XX (véase cap. 24, ensayo 24-3). La ciclosporina, un compuesto que suprime las reacciones inmunitarias que intervienen en el rechazo de los órganos trasplantados (véase cap. 40), es sintetizada por el hongo imperfecto *Tolypocladium inflatum* que vive en el suelo. La ciclosporina, formada por 13 aminoácidos –uno de los cuales es sintetizado sólo por este hongo– ha hecho posible un notable aumento en el número de trasplantes cardíacos exitosos. Especies del género *Aspergillus* producen micotoxinas; estos compuestos se almacenan en los alimentos (de preferencia en cereales) y por ser termoestables no se destruyen con la cocción; al ser liposolubles son transmitidos a la leche materna en la sustancia grasa. Las micotoxinas se consideran las sustancias cancerígenas naturales más potentes descubiertas por el hombre. Especies del género *Trichoderma* son utiliza-

Recuadro 27-4

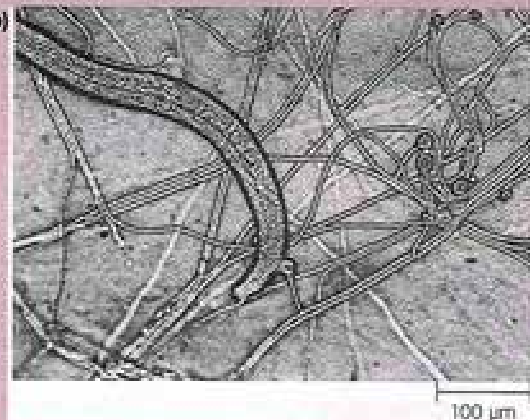
Hongos depredadores

Entre los hongos más especializados se encuentran los hongos depredadores, verdaderos hongos carnívoros que presentan diversos mecanismos de captura de pequeños animales que utilizan como alimento. Algunos secretan una sustancia pegajosa sobre la superficie de sus hifas, en la que quedan atrapados protistas, rotíferos, insectos pequeños u otros animales. Más de 50 especies de hongos imperfectos capturan pequeños gusanos cilíndricos (nematodos) que abundan en el suelo. En presencia de una población de nematodos (o sólo del agua en la cual los gusanos han estado creciendo), las hifas de los hongos producen asas. Se piensa que la estimulación de las paredes celulares abre ciertos canales en la membrana plasmática y se incrementa la cantidad de material osmóticamente activo en las células, lo cual hace que el agua entre y las expanda con rapidez. Así, estas asas se hinchan y cierran la abertura como un lazo corredizo cuando un nematodo roza su superficie interna, atrapándolo velozmente.

(a)



(b)



Hongos depredadores. ***(a)*** *El hongo imperfecto depredador Arthrobotrys dactyloides ha atrapado un nematodo. Las trampas son anillos formados por tres células cada uno, que se hinchan rápidamente hasta el triple de su tamaño original y estrangulan al nematodo. Una vez atrapado el gusano, las hifas crecen dentro de su cuerpo y lo digieren. Al activarse, las células del anillo pueden hincharse por completo en menos de una décima de segundo. Esta especie fue adecuadamente nombrada "nefasto hongo estrangulador" por el fallecido W. H. Weston, de la Universidad de Harvard, quien hizo grandes contribuciones al conocimiento actual de los hongos.* ***(b)*** *Otro hongo que atrapa nematodos, Dactylella drechsleri. Esta especie atrapa a los gusanos con unos pequeños nudillos adhesivos y Weston lo bautizó el "hongo del chupetín letal".*

das en la actualidad para el control biológico de otros hongos que atacan plantas de importancia económica para el hombre. Existen también en ese grupo especies de hongo capaces de depredar diversas especies de protistas y pequeños animales (recuadro 27-4, *Hongos depredadores*).

Relaciones simbióticas de los hongos

Aunque la mayoría de los hongos son saprobios, y viven sobre la materia orgánica muerta, un gran número de especies son parásitos de plantas y animales y causan una variedad de enfermedades. Los hongos también intervienen en simbiosis como la que poseen los líquenes y las micorrizas, asociación que provee importantes ventajas adaptativas.

Los líquenes, colonizadores exitosos

Un **liquen** es la asociación simbiótica entre un hongo específico, denominado *micobionte*, y un alga verde o una cianobacteria denominada *ficobionte* o *fitobionte*. El producto de esta combinación tiene propiedades muy distintas de las del organismo fotosintético o del hongo independientes, y también son distintas las condiciones ambientales en las cuales pueden sobrevivir. Los líquenes están muy difundidos en la naturaleza; se encuentran desde las regiones áridas del desierto hasta el Ártico y crecen sobre suelos desnudos, troncos de árboles, rocas bañadas por el sol, postes, y en los picos montañosos barridos por el viento de todo el mundo; también se encontraron creciendo en cavidades de aire dentro de rocas antárticas, a unos pocos milímetros por debajo de la gélida superficie de la roca. Los líquenes con frecuencia son los primeros colonizadores de áreas rocosas desnudas. Sus actividades inician el proceso de formación del suelo, al crear gradualmente un ambiente en el que luego pueden introducirse musgos, helechos y otras plantas. En la actualidad se conocen 13.500 especies y se estima que restarían por describir unas 6.000.

Los líquenes no necesitan de ninguna fuente de alimento orgánico y, a diferencia de muchas algas de vida libre y cianobacterias, pueden permanecer vivos aunque se desequen. Sólo requieren luz, aire y algunos minerales. Al parecer, absorben minerales del sustrato (esto lo sugiere el hecho de que determinadas especies se encuentren característicamente sobre tipos específicos de rocas, suelos o troncos de árboles). Los líquenes absorben con rapidez sustancias del agua de lluvia

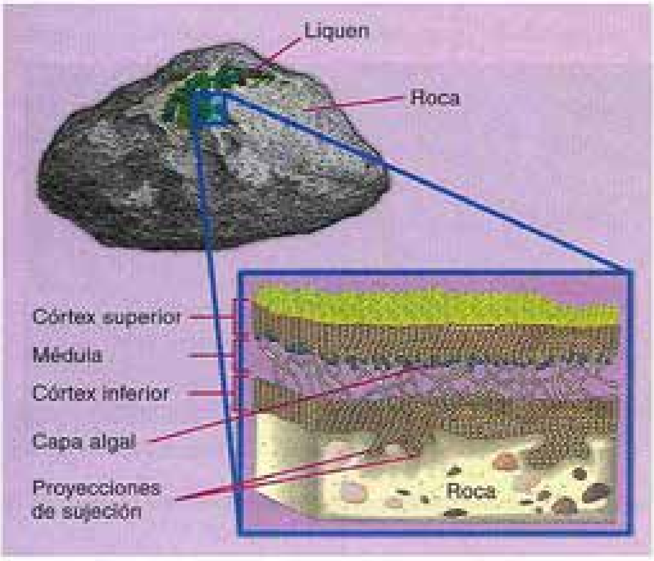


***FIG. 27-14. ESTRUCTURA DEL LIQUEN* LOBARIA VERRUCOSA.** *Este liquen está formado por cuatro capas: el cortex superior, que es una capa protectora de hifas fúngicas fuertemente gelatinizadas; una capa algal, en donde las células del alga se hallan esparcidas entre unas hifas laxas de pared muy fina; la médula, una capa ancha, poco densa, de hifas ligeramente gelatinizadas; y el cortex inferior, cubierto de finas proyecciones que adhieren el liquen al sustrato.*

y son particularmente susceptibles a los compuestos tóxicos transportados por el aire, en especial al anhídrido sulfuroso (que desorganiza las membranas biológicas y así impide la fotosíntesis), y en menor magnitud, a los metales pesados y al *smog*. Así, la presencia o la ausencia de líquenes es un índice sensible de la contaminación de la atmósfera.

Muchas de las algas y cianobacterias encontradas en los líquenes se encuentran también comúnmente como especies de vida libre. Los líquenes no tienen nombres científicos independientes, sino que sus nombres están referidos al micobionte. En el 42% de las especies descritas hasta el momento, el componente fúngico es un ascomiceto. El número de organismos fotosintéticos asociados simbióticamente con estos hongos es relativamente pequeño, tan sólo 40 géneros, de los cuales 25 son algas y 15 cianobacterias. Los más frecuentes son las algas verdes *Trebeuxia* y *Trentepohlia* y la cianobacteria *Nostoc*. En casi el 90% de todos los líquenes se encuentra un miembro de alguno de estos tres géneros.

El liquen puede estar formado por varias capas (fig. 27-14), en las que por lo general el micobionte cubre por debajo y por arriba al alga o cianobacteria. Los líquenes reciben diferentes nombres según el desarrollo de su cuerpo: se denominan *crustosos* cuando tienen aspecto de una costra, *foliosos* cuando se asemejan a una hoja y *fructicosos* cuando son ramificados y erectos (fig. 27-15). Aunque ambos componentes pueden ser separados en el laboratorio y cultivados, la resíntesis del liquen en un medio de cultivo artificial es difícil de realizar y no ocurre en todos los casos (fig. 27-16).

La forma de reproducción más común de los líquenes ocurre por simple fragmentación o mediante la formación de propágulos que contienen tanto hifas fúngicas como células fotosintéticas. También pueden formarse nuevos individuos por la captura de un alga o cianobacteria apropiada por parte de un hongo de liquen cuando se encuentra en estado de hifa de vida libre. En algunas ocasiones, las células fotosintéticas capturadas son destruidas por el hongo, en cuyo caso éste también muere. Si las células fotosintéticas sobreviven, se produce un liquen.

Micorrizas, una próspera asociación

Las **micorrizas** son asociaciones simbióticas entre los hongos y las raíces de plantas vasculares. En esta asociación, la planta transfiere al hongo hidratos de carbono sintetizados en el proceso de fotosíntesis y el componente fúngico transfiere nutrientes y agua, que son captados

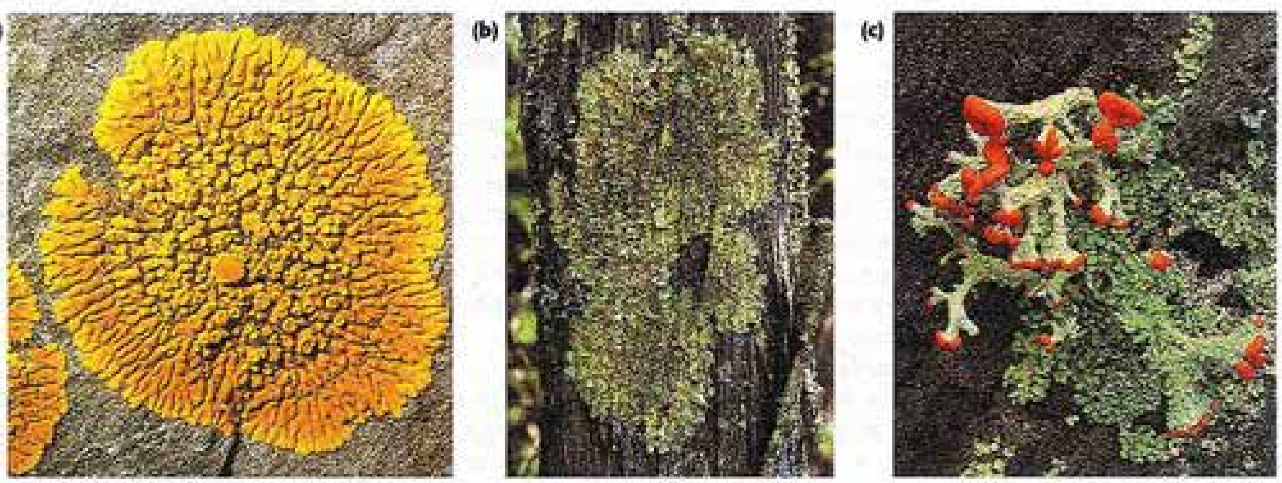


FIG. 27-15. DISTINTAS VARIEDADES DE LÍQUENES. *(a)* *Líquenes crustosos ("incrustantes") creciendo en una roca desnuda.* ***(b)*** *Liquen foliáceo (con forma de hoja) creciendo en un árbol.* ***(c)*** *Liquen soldado británico (Cladonia cristatella), un liquen fructicoso ("arbustivo"). Cada "soldado", así llamado por el color escarlata, mide entre uno y dos centímetros de altura.*

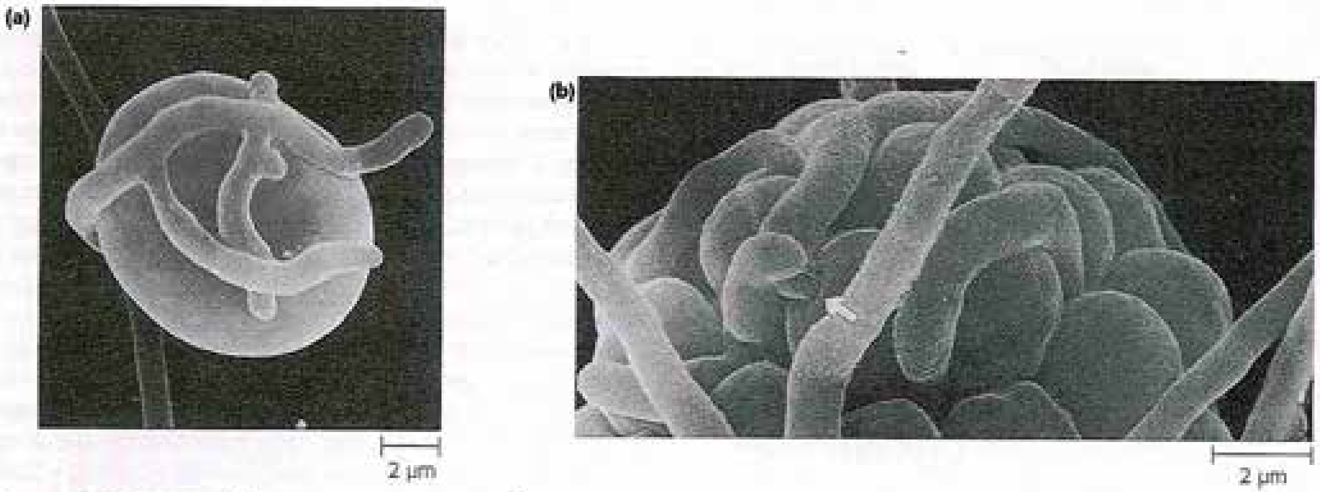


FIG. 27-16. MICROFOTOGRAFÍA DEL LIQUEN SOLDADO BRITÁNICO CLADONIA CRISTATELLA. *Imagen obtenida mediante microscopio electrónico de barrido, que muestra el establecimiento en un cultivo estéril en el laboratorio.* ***(a)*** *Una interacción temprana entre el micobionte y el fotobionte en el liquen.* ***(b)*** *Penetración de una célula de alga por un haustorio fúngico (flecha).*

del suelo por las hifas de un modo más eficiente. La importancia de las micorrizas se reconoció por primera vez en relación con los esfuerzos para hacer crecer orquídeas en invernaderos. Las orquídeas tienen semillas microscópicas que germinan y forman una diminuta almohadilla de tejido denominada *protocormo*. Los cultivadores de orquídeas encontraron que las plantas raras veces se desarrollaban más allá de la etapa de protocormo a menos que fueran infectadas por un tipo particular de hongo. Posteriormente se encontró que si las plántulas de muchos árboles forestales se hacen crecer en soluciones nutritivas y luego se trasplantan a praderas u otros suelos de pastura, no crecen, y finalmente mueren por desnutrición, aunque el análisis muestre que hay abundantes nutrientes en el suelo. Sin embargo, si una pequeña cantidad (0,1% en volumen) del suelo de un bosque que contenga hongos se agrega al suelo que rodea a las raíces de las plántulas, éstas crecerán rápida y normalmente. Se piensa ahora que las micorrizas están presentes en más del 85% de todas las familias de plantas.

En las endomicorrizas, cuyo componente fúngico es un glomeromiceto, el hongo se dispone tanto en forma intercelular como intracelular en las células de la corteza radical. Las hifas también se extienden hacia el suelo circundante, con lo que incrementan la absorción de agua, de fósforo y de otros nutrientes. Debido a que las endomicorrizas están asociadas a plantas de importancia agronómica, se estudian por su papel relevante en la producción agrícola. Las endomicorrizas se encuentran en casi el 80% de todas las plantas vasculares. En otras asociaciones, conocidas como ectomicorrizas, las hifas forman una vaina alrededor de la raíz (llamada red de Hartig), pero no penetran realmente en sus células (fig. 27-17). Las ectomicorrizas son características de ciertos grupos de árboles y arbustos, entre los que se incluyen pinos, hayas y sauces. El hongo habitualmente es un basidiomiceto, pero en algunas asociaciones, intervienen ascomicetos, incluidas las trufas. Resulta sorprendente pensar que muchos árboles y bosques enteros no podrían existir sin la presencia de estos hongos.

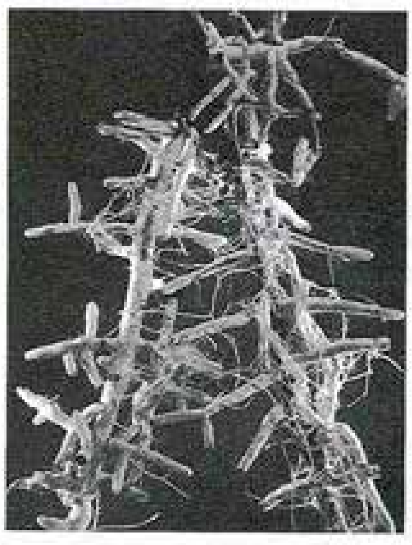


FIG. 27-17. RADÍCULAS ECTOMICORRÍCICAS. *Las hormonas secretadas por el hongo hacen que la raíz de la planta se ramifique siguiendo un patrón especial. Este patrón de crecimiento y la vaina hinchada de la hifa imparten una apariencia característica a las ectomicorrizas. Los angostos cordones que se extienden desde las micorrizas son haces de hifas que funcionan como prolongación del sistema de raíces, aumentando de este modo la llamada rizosfera, que comprende la parte del suelo próxima a las raíces con su peculiar microbiota.*

Aún no se conoce en su totalidad la relación exacta entre las raíces y los hongos. Aparentemente, las raíces secretan azúcares, aminoácidos y, posiblemente, algunas otras sustancias orgánicas que son usadas por los hongos. Al parecer, los hongos convierten los minerales del suelo y del material en descomposición en sustancias utilizables y los transportan a la raíz. Se ha demostrado experimentalmente que las micorrizas transfieren fósforo desde el suelo a las raíces y existen eviden-

cias de que la absorción del agua por parte de las plantas también es facilitada por los hongos. Una de las observaciones recientes más intrigantes es que, en ciertas circunstancias, las micorrizas parecen funcionar como un puente a través del cual el fósforo, los carbohidratos y probablemente otras sustancias pasan de una planta hospedadora a otra.

Un estudio de los fósiles de plantas vasculares primitivas ha mostrado que las micorrizas eran tan frecuentes en ellas como en las plantas vasculares modernas. Esto ha llevado a la interesante sugerencia de que la evolución de las asociaciones con micorrizas puede haber sido el paso crítico que permitió que las plantas realizaran la transición a los suelos desnudos y relativamente estériles de la tierra aún desierta.

La diversidad de este linaje permite apreciar que el grupo de los hongos reúne una amplia gama de organismos cuya plasticidad adaptativa y su capacidad para desarrollar notables asociaciones con otras formas de vida ha favorecido la colonización exitosa de una gran variedad de ambientes.

En síntesis

El antecesor hipotético de los hongos y los animales

1. Los hongos y los animales forman el grupo de los ofistocontes, cuyo antecesor común probablemente era flagelado y contenía quitina como molécula estructural.
2. En la clasificación que agrupa a los seres vivos en cinco reinos, los hongos (eumicetos) constituyen el reino Fungi. Aplicando criterios que tienen en cuenta características morfológicas, moleculares y reproductivas, los hongos, se han dividido en cinco phyla: quitridiomicetos, cigomicetos, glomeromicetos, ascomicetos y basidiomicetos. Existe un grupo adicional, el de los hongos imperfectos, que reúnen a las especies en las que no se ha observado reproducción sexual. Los oomicetos, hasta no hace mucho considerados parte del reino Fungi, recientemente fueron incluidos en el grupo protoctista de los Stramenopila.

Características de los hongos

3. Las características derivadas más destacadas de los hongos no surgen del estudio de estructuras celulares u observables a simple vista, sino que provienen de datos moleculares.
4. Unas pocas especies son unicelulares, el resto tiene un cuerpo fúngico multicelular y filamentoso. Los filamentos reciben el nombre de hifas y el conjunto de hifas constituye el micelio. Las hifas pueden tener tabiques o no (en este último caso reciben el nombre de cenocitos). Los tabiques de los ascomicetos tienen poros simples que permiten el paso de los núcleos y el citoplasma. Los tabiques de los basidiomicetos, en cambio, tienen poros complejos (doliporos) que no permiten el paso de los núcleos.
5. El micelio es difuso y microscópico, las estructuras expuestas son sólo una pequeña parte del organismo. En algunos grupos, estas estructuras visibles son llamadas cuerpos fructíferos y están especializadas en la producción de esporas.
6. El principal componente de las paredes de las hifas es la quitina, un polisacárido que aparece en algunos animales pero nunca en las plantas.
7. Los hongos son heterótrofos que almacenan glucógeno y lípidos (a diferencia de las plantas, que almacenan almidón). Algunos son parásitos facultativos, obligados o simbiontes; otros se alimentan de materia orgánica muerta (saprobios). Secretan enzimas que reducen los alimentos a moléculas pequeñas y fáciles de absorber. Los parásitos tienen hifas especializadas (haustorios) que absorben los nutrientes directamente de las células de otros organismos. Junto con las bacterias, los hongos son los principales descomponedores de la materia orgánica.
8. Algunos hongos son perjudiciales para la especie humana, ya que atacan cultivos, alimentos, plantas, animales domésticos, viviendas, ropas o el cuerpo de las personas. Otros son esenciales para la producción de alimentos como el pan, el queso, la cerveza y el vino. También se utilizan para la producción de enzimas, ácidos orgánicos y antibióticos. Algunas variedades comestibles, como los champiñones, son producidas comercialmente. Los hongos también son la fuente de una gran variedad de antibióticos y otros medicamentos.

Ciclos de vida y estructuras reproductivas

9. La mayoría de los hongos se reproducen en forma sexual y asexual. La reproducción sexual debe pasar por tres etapas: contacto de protoplasma (plasmogamia), fusión de núcleos (cariogamia) y meiosis. La plasmogamia puede ocurrir de distintas formas: por fusión de los gametos liberados del gametangio, por fusión de gametangios o por fusión de hifas no especializadas de dos cepas compatibles. La unión de los núcleos (cariogamia) es seguida por la meiosis que origina cuatro esporas haploides de origen sexual. En Basidiomicota, la meiosis está retrasada en el tiempo y la hifa contiene al dicarion, es decir dos núcleos genéticamente diferentes pero compatibles. La reproducción asexual ocurre por fragmentación de las hifas o por producción de esporas (conidios). En algunos casos, las esporas (esporangiosporas) son producidas en esporangios localizados en hifas especializadas (esporangióforos).
10. Los quitridiomicetos son hongos terrestres o acuáticos. Muchos son saprobios; otros son parásitos, mutualistas o simbiontes. Son los únicos hongos que en alguna parte de su ciclo de vida producen células móviles. El cuerpo fúngico es cenocítico. Forman esporas y/o esporangios de resistencia. Algunos afectan la producción agrícola, porque causan en las plantas enfermedades como la mancha castaña del maíz o la verruga negra de la papa.
11. Los cigomicetos son hongos terrestres, en general saprobios, que viven en el suelo y se alimentan de materia vegetal o animal muerta. Algunos parasitan plantas, insectos o pequeños animales del suelo. El cuerpo fúngico es cenocítico. Su reproducción se-

En síntesis (Cont.)

xual se caracteriza por la formación de cigosporas que se desarrollan a partir de la fusión de dos gametangios (copulación o contacto gametangial).

12. Los glomeromicetos son simbiontes obligados, asociados a raíces de plantas con las cuales forman endomicorrizas. El cuerpo fúngico es cenocítico y tiene paredes quitinosas. Se dispersan a través de segmentos de raíces colonizadas y de esporas de resistencia (clamidosporas) de origen asexual.
13. Los ascomicetos son el grupo de hongos que presenta mayor diversidad. Incluye a las levaduras y los mildiús pulverulentos, muchos de los mohos negros y verde azulados comunes, las colmenillas y las trufas. Algunos de sus integrantes causan enfermedades en las plantas; otros producen micotoxinas o sustancias que detienen el crecimiento bacteriano. Sus hifas se encuentran divididas por septos con poro simple. La reproducción sexual implica siempre la formación de un pequeño saco (asco).
14. Los basidiomicetos incluyen a los hongos de sombrero o setas. La seta (basidiocarpo) es el cuerpo fructífero en donde se producen las esporas. Tienen hifas subdivididas por tabiques que presentan poros complejos. La reproducción sexual se inicia por la fusión de hifas haploides que forman un micelio dicariótico. Cuando se desarrolla la seta, algunos núcleos se fusionan y forman núcleos diploides que sufren meiosis. La fusión y la meiosis siempre ocurren en una hifa especializada (basidio). Muchos basidiomicetos de gran tamaño perdieron la capacidad de reproducirse asexualmente.
15. Los hongos imperfectos son organismos cuya reproducción sexual se desconoce. Es probable que se trate de un grupo heterogéneo y polifilético. En muchos casos, cuando en uno de ellos se descubre una fase sexual, según produzca ascos o basidios, el organismo es incluido en el grupo de los ascomicetos o en el de los basidiomicetos. Algunas especies del género *Penicillium* se utilizan en la producción de quesos y antibióticos. Otros hongos imperfectos producen micotoxinas, las sustancias cancerígenas naturales más potentes que se conocen.

Relaciones simbióticas de los hongos

16. Aunque la mayoría de los hongos son saprobios y viven sobre la materia orgánica muerta, algunos son parásitos o simbiontes. Los líquenes y las micorrizas son ejemplos de simbiosis que involucran hongos.
17. Un liquen es la asociación simbiótica entre un hongo específico (micobionte) y un alga verde o una cianobacteria (fitobionte o ficobionte). Las propiedades del organismo simbionte y las condiciones en que vive son diferentes de las propiedades y condiciones en que viven sus integrantes aislados. Los líquenes no necesitan fuentes de alimento orgánico y pueden permanecer vivos aunque se desequen. Sólo requieren luz, aire y algunos minerales que absorben del sustrato. Se reproducen principalmente por fragmentación o mediante propágulos. Sus actividades inician el proceso de formación del suelo, al crear gradualmente un ambiente en el que luego se introducirán musgos, helechos y otras plantas. Son muy susceptibles a los compuestos tóxicos en el aire. Su presencia o ausencia es un indicador del grado de contaminación de la atmósfera.
18. Las micorrizas son asociaciones simbióticas entre los hongos y las raíces de plantas vasculares. La planta transfiere al hongo hidratos de carbono y el componente fúngico transfiere nutrientes y agua a la planta. Se estima que las micorrizas están presentes en más del 85% de todas las familias de plantas. En este tipo de simbiosis, el hongo se dispone intracelular e intercelularmente en las células de la raíz. Las hifas también se extienden hacia el suelo circundante y así incrementa la absorción de agua, de fósforo y de otros nutrientes. En las ectomicorrizas, las hifas forman una vaina alrededor de la raíz, pero no penetran realmente en sus células.

Cuestionario

1. En su cuadro *Los mendigos* (1567), Pieter Brueghel (El Viejo) retrató a cinco hombres con las piernas amputadas. Se propuso que un hongo podría ser una de las posibles causas de la invalidez de estas personas. ¿Puede considerarse válida esta idea?
2. En un organismo multicelular, todas las células individuales deben tener un suministro de alimento y agua.
   - **a.** En el caso de los hongos, ¿qué adaptación se vincula con la respuesta a este problema?
   - **b.** Ante la inexistencia de células móviles, ¿qué adaptaciones permiten enfrentar la dificultad que supone obtener nuevo suministro de alimento cuando su fuente se agota?
3. Hasta ahora, los hongos que no presentan reproducción sexual se consideran un grupo distinto de los que se reproducen sexualmente. ¿Qué tipo de consideraciones o hallazgos podrían modificar esta situación?
4. Los organismos cenocíticos muestran poca diferenciación. Cuando ésta ocurre, por ejemplo en la formación de gametangios, es precedida por la construcción de un tabique. ¿Por qué?
5. ¿En qué forma se habrían beneficiado de los hongos los organismos fotosintetizadores que colonizaron el ambiente terrestre?



Eukarya IV: el linaje de los animales I

La vida es contingencia histórica y astuta curiosidad, es la aleta batiente y el ala planeadora del ingenio animal, la vanguardia de la biosfera conectada, compendiada por los miembros del reino animal.

LYNN MARGULIS Y DORION SAGAN

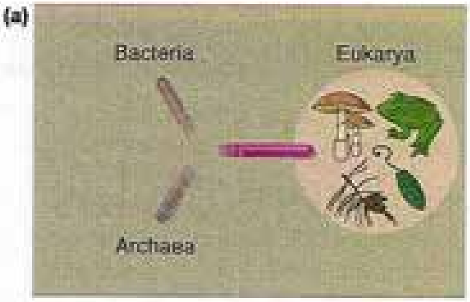
Los animales son organismos eucariontes, heterótrofos y multicelulares. Por ser heterótrofos directa o indirectamente dependen de los autótrofos fotosintéticos para nutrirse. Estas características también se encuentran presentes en los hongos. Sin embargo, existe una diferencia fundamental entre estos dos grupos de organismos: el tipo de nutrición. Los animales se nutren principalmente por ingestión, en tanto que los hongos obtienen alimento por absorción de sustancias orgánicas o inorgánicas disueltas. Si bien muchas otras características separan a ambos grupos, las evidencias moleculares demuestran que, junto con los coanoflagelados, los animales y los hongos integran un grupo monofilético al que se ha denominado **ofistocontes** (fig. 28-1).

En este capítulo y en el siguiente recorreremos las características propias de los animales y analizaremos los diferentes grupos que se incluyen en este linaje, cuya increíble diversidad abarca desde organismos tan simples como las esponjas hasta el grupo de los cordados al cual pertenece nuestra especie.

¿Qué son los animales?

En el árbol de la figura 28-1 se puede ver la relación entre los metazoos (animales pluricelulares) y su grupo hermano, los coanoflagelados, con el que comparten un antecesor común. Los coanoflagelados son eucariontes unicelulares, de vida libre o colonial. Se caracterizan por tener un largo cilio en un extremo de su cuerpo, rodeado por una especie de collar constituido por proyecciones citoplasmáticas. En las esponjas, un grupo incluido dentro de los animales, esta estructura se observa en células denominadas **coanocitos**. Ningún otro animal posee coanocitos, aunque existen células homólogas.

No hay una definición única y simple para los animales y su clasificación ha experimentado numerosos cambios desde épocas remotas hasta la actualidad (ensayo 28-1, *Los vericuetos de la clasificación*). La principal dificultad para caracterizar a este grupo radica en la inmensa diversidad de formas de vida y tipos morfológicos que incluye. Además de las características mencionadas inicialmente podemos agregar algunas otras que han utilizado diversos autores para definir a los animales:



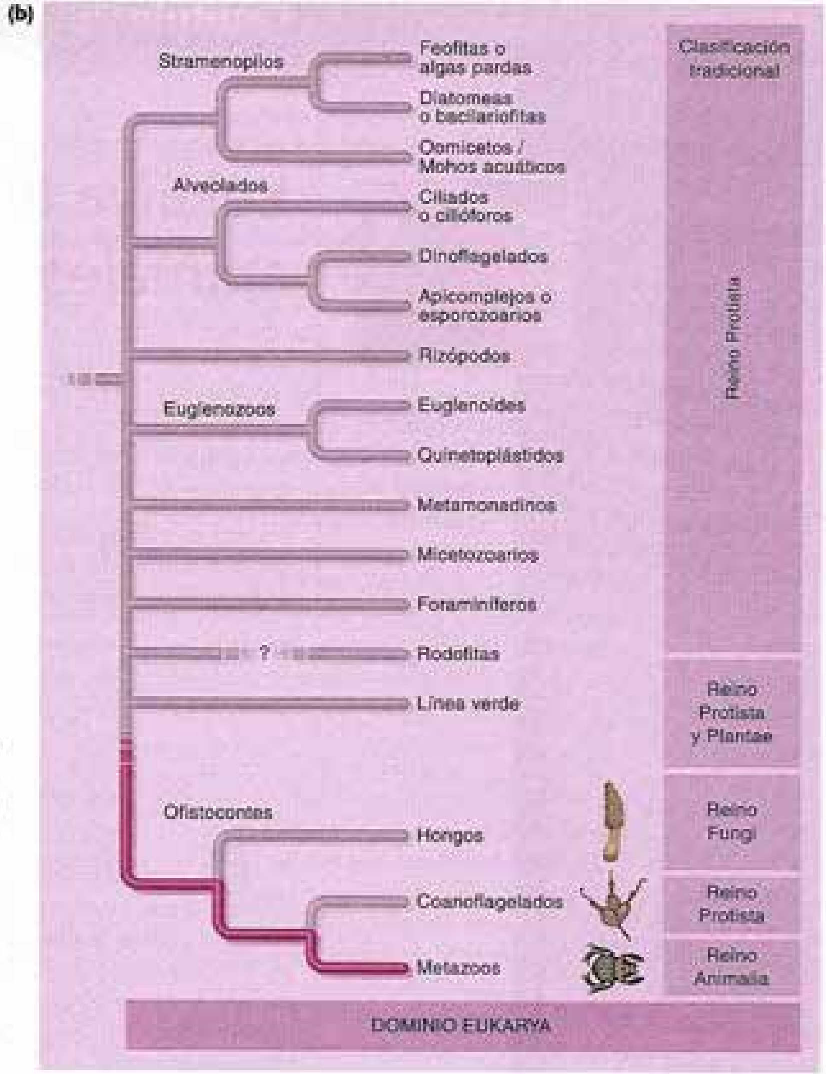


FIG. 28-1. RELACIONES FILOGENÉTICAS HIPOTÉTICAS. (a) *Relaciones filogenéticas generales entre los eucariontes y los demás seres vivos;* ***(b)*** *relaciones filogenéticas hipotéticas entre los metazoos y el resto de los eucariontes. En el recuadro de la derecha se puede observar cómo se agrupaban estos organismos en la clasificación tradicional. Los nombres ubicados en el extremo de cada rama, al lado de los pequeños esquemas de los organismos representativos de cada grupo, no indican categorías taxonómicas sino la denominación común de ese grupo de organismos. Como mencionamos para los grupos de organismos vistos anteriormente, las relaciones entre los distintos grupos son hipotéticas y cambiantes; el camino que elegimos transitar es uno entre varios posibles.*

- presencia de colágeno (proteína larga y filamentosa);
- estructura del espermatozoide;
- reproducción anisogamética (con diferenciación entre gametos masculinos y femeninos);
- formación de gametos por meiosis (y no de esporas);
- presencia de un estadio de blástula en el desarrollo embrionario (etapa del desarrollo caracterizada por una capa de células que recubre una cavidad central; véase cap. 42, Se forma la blástula: la segmentación);
- tipo de unión entre las células (como los desmosomas y las uniones estrechas; véase cap. 30, Las uniones entre células).

Adicionalmente, debe mencionarse que algunos biólogos prefieren basarse en características genéticas propias de los animales, como la presencia de genes Hox (véase cap. 15, Genes hox), para definirlos.

Por último, debe destacarse que la mayoría de los animales son diploides y los gametos son los únicos representantes de la fase haploide del ciclo biológico (véase cap. 7, fig. 7-17c). Aunque la reproducción sexual es el patrón más común entre los animales, algunas especies también son capaces de reproducirse en forma asexual (razón por la cual esta característica no se utiliza para definir al grupo). En la forma más primitiva y más simple de la reproducción sexual, los gametos producidos por diferentes individuos son liberados en el agua, donde se unen. Aunque la fecundación externa fue conservada en muchos animales, en este grupo también surgió la fecundación interna, que constituye una importante novedad evolutiva (véase cap. 41, fig. 41-1). Las larvas son formas inmaduras que aportan una versatilidad adicional en la búsqueda del alimento y en la dispersión durante una etapa determinada del ciclo de vida de los animales.

El origen de los animales y su clasificación

Los animales, como las plantas, tienen su origen en los tradicionalmente denominados protistas. Sin embargo, en el caso de los anima-

Ensayo 28-1

Los vericuetos de la clasificación

Aristóteles inició la tarea de clasificación dividiendo a los animales en grupos con determinadas características, por ejemplo, los que tienen sangre y los que no la tienen. Sus sistemas de clasificación sufrieron modificaciones muy leves a lo largo del tiempo y perduraron hasta los siglos XVIII y XIX. Uno de los naturalistas que introdujo pequeños cambios en la clasificación aristotélica fue el botánico inglés John Ray (1628-1705) quien, en 1693, propuso una subdivisión en grupos según la presencia o la ausencia de algunas características externas. Este método fue perfeccionado por Linneo, quien estableció taxones de orden superior, aunque persistieron algunos errores y su clasificación fue incluso menos precisa que la de Aristóteles. Sin embargo, como vimos en el capítulo 23, el aporte de Linneo ha sido considerable en la sistemática. En el siglo XIX, Lamarck (véase cap. 17, Las ideas de Lamarck) distinguió en forma precisa a los invertebrados de los vertebrados. Si bien estos dos grupos no son naturales, es decir, monofiléticos, esta distinción sigue siendo de utilidad y no se ha abandonado. Cuvier, por su parte, basándose en la anatomía interna, estableció una clasificación de los animales en la que distinguía cuatro grupos: vertebrados, moluscos, articulados y radiados. Lamarck, quien tenía posiciones diferentes de las de Cuvier, reconoció nuevas categorías taxonómicas de invertebrados, como los arácnidos y los anélidos. En cuanto a la teoría taxonómica, Lamarck trató de ordenar los taxa en una serie única, en función de su grado de "perfección", desde el más simple hasta el más complejo y perfecto. Sin embargo, Lamarck admitía que podía haber ramas laterales que divergen "por las fuerzas de las circunstancias". Como vimos, fue la teoría de Darwin la que produjo un cambio significativo en la concepción de las relaciones entre los seres vivos. Sin embargo, esta concepción tardó en verse reflejada en la clasificación. En los años posteriores a la publicación de *El Origen de las Especies*, las discusiones y las controversias se acrecentaron. Se crearon muchos grupos de orden superior de invertebrados, se reagruparon grupos intermedios (orden o familia) y se plantearon nuevos problemas teóricos. A partir de la consolidación de la teoría sintética de la evolución (en la década de 1940) surgió una nueva escuela de pensamiento sistemático que fue conocida como evolucionismo y que resaltó la importancia de que la clasificación fuera consistente con la evolución de los taxones. Importantes exponentes de esta escuela de pensamiento fueron el ornitólogo Ernst Mayr y el paleontólogo George G. Simpson. Posteriormente surgieron otras escuelas sistemáticas con sus propias metodologías y sustentos teóricos (veáse cap. 23, El cladismo y el ideal monofilético). Aún hoy las controversias siguen y el estudio de las teorías, fundamentos y métodos de la clasificación biológica continúa siendo un fructífero y controversial campo de la biología.



Clasificación de los animales según Aristóteles.

les, poseemos pocas pistas acerca de cuál fue el ancestro protista a partir del cual evolucionaron.

Como sabemos, los animales son todos eucariontes multicelulares. Como vimos en el capítulo 25, la célula eucarionte, en virtud de su tamaño y complejidad, tendió a diversificarse desde un comienzo en un gran número de formas unicelulares. Su éxito se habría debido a ciertas propiedades únicas de las células eucariontes, como la capacidad de transportar una gran cantidad de información genética y transmitirla fielmente de generación en generación, y a la especialización de diferentes partes de la célula debido a la división de su citoplasma en compartimientos. También hemos considerado las limitaciones de las células eucariontes para crecer indefinidamente y seguir funcionando en forma eficiente (véase cap. 27, recuadro 27-1). En el caso de los animales, estas restricciones fueron superadas a partir de la adquisición de la multicelularidad. Se postula que esta condición puede haber surgido más de una vez en la historia evolutiva.

Las primeras evidencias de vida animal las proporcionan los animales fosilizados, encontrados en gran abundancia en los cerros de Ediacara, Australia (y otras formaciones de la misma antigüedad halladas en Siberia y Groenlandia) y en un afloramiento rocoso conocido como Burgess Shale, en las Montañas Rocosas del Canadá. Los animales de Ediacara (fig. 28-2), que se habrían originado hace unos 600 millones de años (Precámbrico) y persistieron hasta comienzos del Cámbrico (540 millones de años), eran en su mayoría de cuerpo enteramente blando y planos, aunque también se han encontrado pequeños tubos de carbonato de calcio, probablemente secretados por animales que vivieron en su interior. Algunos autores proponen que esa fauna habría dado origen a los anélidos actuales, las medusas (cnidarios) y los artrópodos, pero es difícil establecerlo con precisión. Otros autores, como S. J. Gould, consideran que estos planes de organización corporal de Ediacara no son antecesores de ningún animal actual y que todos ellos se extinguieron antes de arribar al Cámbrico. La fauna de Burgess Shale (de unos 530 millones de años de antigüedad) (fig. 28-3), perteneciente al Cámbrico, ilustra con claridad lo que se denomina *la explosión cámbrica de la vida* (véase cap. 21, El origen de los animales). Muchos artrópodos de Burgess Shale son formas extinguidas, que no cuentan con representantes en el presente. Otros, en cam-



FIG. 28-2. FAUNA FÓSIL DE EDIACARA. *Entre los organismos de Ediacara se encuentra* Spriggina.

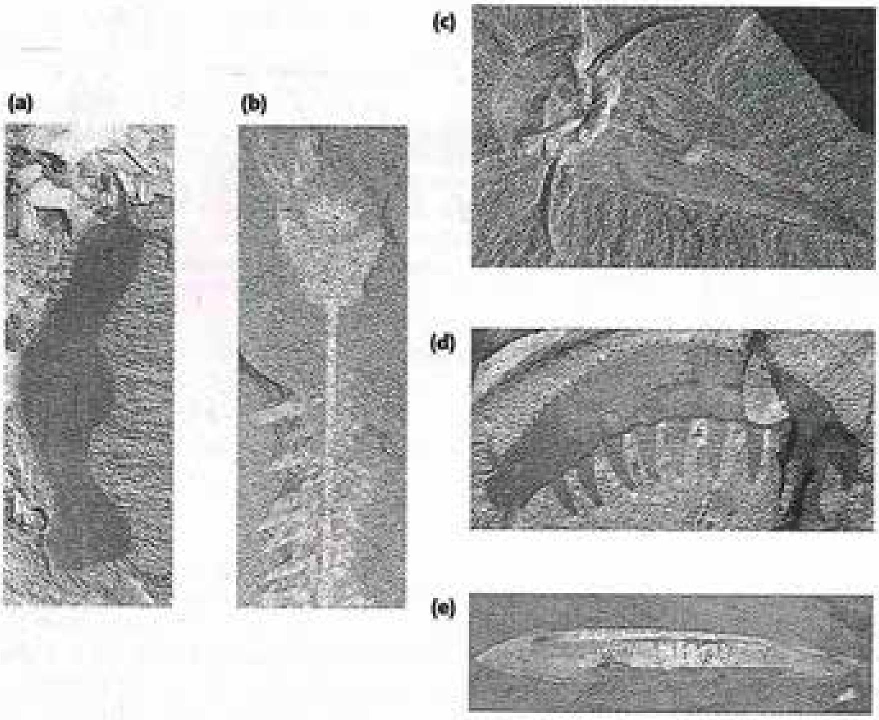


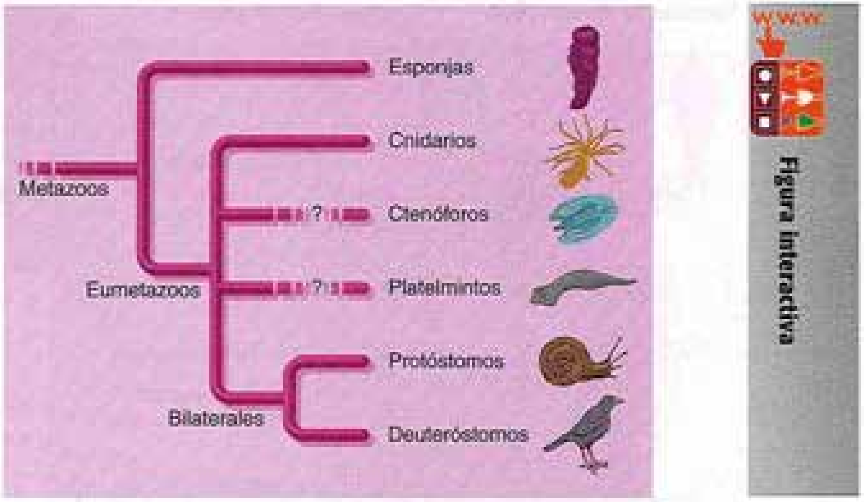
FIG. 28-3. ALGUNOS ANIMALES DE BURGESS SHALE. (a) Amiskwia, *un gusano gelatinoso con aletas prominentes.* ***(b)*** Dinomischus, *un animal pedunculado representante de phyla conocidos solamente en el Cámbrico. Entre los miembros de phyla actuales se reconocen:* ***(c)*** Hyolithes, *un molusco que se distingue por una concha en forma de cono y un casquete protector;* ***(d)*** Aysheaia, *un onicóforo que tiene una semejanza sorprendente con el* Peripatus *actual; y* ***(e)*** Pikaia, *un cordado primitivo de 4 cm de largo, identificado fácilmente por la varilla rígida –o notocorda– que corre a lo largo del cuerpo y por el patrón segmentado de sus músculos.*

bio, habrían dado origen a los cuatro grupos de artrópodos actuales (miriápodos, arácnidos, crustáceos, insectos).

Aparentemente, en aquella antigua fauna de Burgess Shale vivió el antecesor de los cordados, dado que se encontraron fósiles, como *Pikaia*, que tenían un eje dorsal cartilaginoso denominado notocorda (fig. 28-3e). La presencia de la notocorda es una característica propia de los cordados (véase cap. 29, Aparición de la notocorda: los cordados); puede estar presente sólo en los estados larvales, a lo largo de toda la vida del animal o puede ser reemplazada por el desarrollo de la columna vertebral. Esto sería compatible con la hipótesis propuesta por Gould, acerca de que toda la diversidad de la vida, tal cual la conocemos hoy en día, tuvo sus representantes primitivos en aquella fauna de Burgess Shale. La gran diversidad morfológica, expresada en la gran cantidad de phyla presentes en los yacimientos cámbricos, ha llevado a muchos autores a sugerir que en realidad los metazoos deben haber tenido una larga historia precámbrica de la cual no ha quedado registro fósil (o aún no se ha encontrado).

Aunque los fósiles del Burgess Shale y otras formaciones cámbricas de todo el mundo atestiguan los orígenes muy remotos de los phyla actuales, dan muy poca información sobre el orden cronológico de

FIG. 28-4. POSIBLES RELACIONES FILOGENÉTICAS ENTRE LOS ANIMALES O METAZOOS.



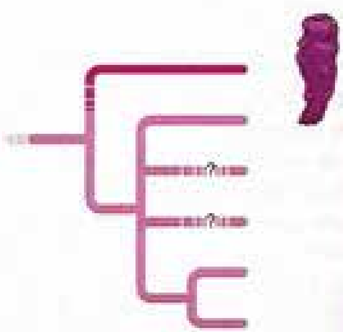
su aparición. Debe tenerse en cuenta que se trata de yacimientos fosilíferos excepcionales. La mayoría de las evidencias que permiten representar las relaciones evolutivas que se muestran en la figura 28-4 provienen del estudio de grupos animales actuales (fig. 28-4).

Los animales modernos se clasifican en alrededor de 30 phyla y se considera que cada uno de ellos es monofilético. Para clasificar a un animal, identificar o caracterizar un taxón o intentar dilucidar las relaciones evolutivas entre los diferentes grupos, se utilizan diversos criterios. Muchos de estos criterios se han utilizado en un momento determinado de la historia y luego se han complementado o reemplazado por nuevos criterios. Entre los criterios considerados se cuentan: la cantidad de capas de tejido en que se organizan las células (animales diblásticos o triblásticos, según tengan dos o tres capas de tejidos embrionarios), el plan básico del cuerpo, su simetría (radial o bilateral) y la disposición de sus partes, el origen de la boca (protostomados, si la boca se origina en un poro del embrión denominado blastoporo o en sus proximidades y deuterostomados, si el blastoporo da origen al ano y la boca constituye una formación secundaria en el extremo opuesto del embrión), la presencia o la ausencia de cavidades corporales y el modo en que estas cavidades se forman, el patrón del desarrollo que se presenta desde el oocito fecundado hasta el animal adulto (por ejemplo, si la segmentación del huevo es espiral o radial), el tipo de crecimiento (por ejemplo, si presentan mudas o es continuo). Actualmente, el uso de caracteres moleculares ha permitido que se disponga de nuevas evidencias para las clasificaciones de los animales. Es necesario recordar que la clasificación de los animales ha sufrido modificaciones importantes en la historia. Esto es especialmente cierto para las agrupaciones por encima del nivel de phylum de los antiguamente denominados "invertebrados inferiores" (esponjas, celenterados y protostomados; véase fig. 28-4). En los últimos 10 años se han propuesto numerosas clasificaciones alternativas para agrupar estos phyla.

Este capítulo está dedicado al estudio de estos invertebrados de baja complejidad, caracterizados por planes corporales relativamente simples. El capítulo siguiente se ocupa de los animales deuterostomados.

Animales constituidos por tejidos que se disgregan: las esponjas

Hasta el siglo XIX, las esponjas se clasificaban como animales–planta (o "zoófitos"), porque durante su vida adulta son sésiles –es decir, están fijas al sustrato–. Sin embargo, aunque persisten las discusiones, gran parte de los biólogos actuales las incluyen dentro del grupo de los animales. Las esponjas se denominan poríferos porque su cuerpo cuenta con numerosos poros.





ESPONJA TUBULAR PÚRPURA.

La característica derivada más destacada de las esponjas es la presencia de un esqueleto endurecido por colágeno y reforzado generalmente por espículas de calcio, de silicio, o ambos, que presenta formas muy diversas.

Galería de imágenes

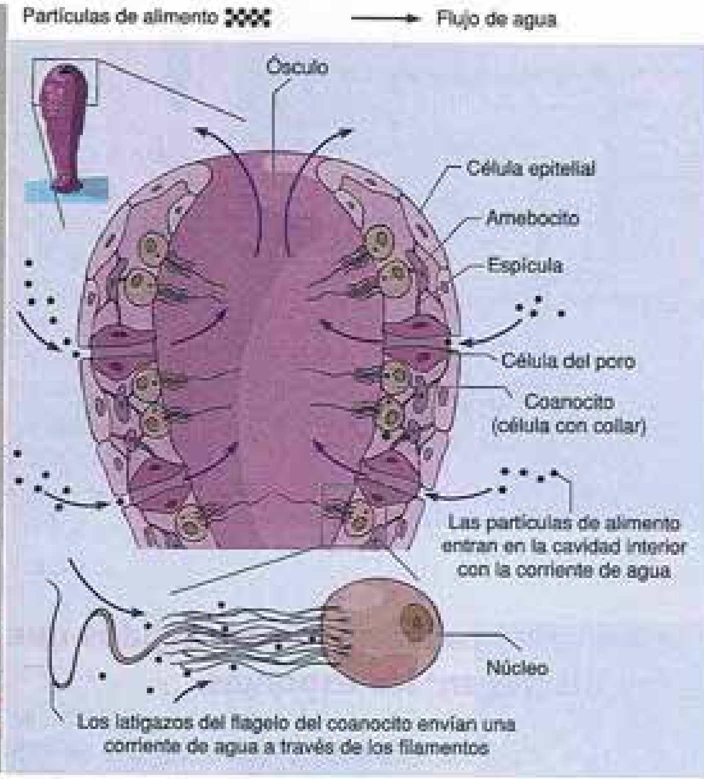


FIG. 28-5. UNA ESPONJA SIMPLE CONTIENE POROS DIMINUTOS. *El agua con partículas de alimento alcanza la cavidad interna de la esponja a través de estos poros y es expulsada por los ósculos. El agua se desplaza, dentro de la esponja, por el efecto de las corrientes locales y por el batir de los flagelos de los coanocitos. El collar de cada coanocito está constituido por aproximadamente 20 filamentos retráctiles y rodea al único flagelo, cuyos latigazos envían una corriente de agua a través de los filamentos. Las partículas diminutas transportadas por el agua son filtradas, se adhieren a uno o más filamentos y luego son conducidas al interior de la célula donde se produce su digestión.*

Las esponjas abundan en los fondos de la mayor parte de los océanos del mundo. Algunas viven a lo largo de las costas, en aguas poco profundas, pero otras, como las frágiles esponjas vítreas, se encuentran a gran profundidad, donde las corrientes son relativamente lentas. Unos pocos tipos son de agua dulce.

Una esponja es en esencia un sistema filtrador de agua, compuesto por una o más cámaras a través de las cuales el agua es impulsada por la acción de numerosas células flageladas.

Cuentan con unos pocos tipos celulares. El más característico es el de los coanocitos o células con collar, células flageladas que tapizan la cavidad interior del cuerpo (fig. 28-5). Una esponja representa un nivel de organización intermedio entre una colonia de células y un organismo multicelular auténtico. Las células no están organizadas en tejidos o en órganos pero existe entre ellas cierto nivel de reconocimiento celular que las cohesiona y las mantiene organizadas. La superficie externa de una esponja está revestida de células epiteliales. Algunas se contraen en respuesta al tacto o a sustancias químicas irritantes y, al hacerlo, cierran los poros y los canales. Cada célula actúa, no obstante, individualmente y hay poca coordinación entre ellas. Entre las células epiteliales y los coanocitos hay una capa intermedia gelatinosa, en la cual están los **amebocitos**. Los amebocitos son células ameboides que cumplen funciones importantes en la reproducción, secretan el esqueleto de espículas inorgánicas o de fibras orgánicas y, lo más importante, llevan partículas de alimento desde los coanocitos a las células epiteliales y a otras células. Todos los procesos digestivos de las esponjas se realizan dentro de células individuales, ya que la digestión es intracelular.

La reproducción de las esponjas muestra muchas de las características de los animales sésiles o de movimiento lento. La reproducción asexual es bastante común, ya sea por fragmentos que se separan del animal progenitor o por gémulas –conjuntos de amebocitos dentro de una capa externa protectora–. En el océano, el medio es relativamente estable, pero el ambiente de agua dulce es mucho más variable, de modo que la producción de formas resistentes como las gémulas es más frecuente en organismos dulceacuícolas.

La reproducción sexual de las esponjas es altamente especializada. Los gametos por lo general derivan de amebocitos de gran tamaño, aunque los coanocitos también pueden formar gametos. Los espermatozoides, similares a los de otros animales, son llevados por corrientes de agua fuera del **ósculo** de una esponja (orificio situado en la parte superior) hacia la cavidad interior de otra esponja. Allí son atrapados por coanocitos y transferidos a amebocitos, que luego los transportan hacia los gametos femeninos maduros. Este tipo de fecundación interna es único entre los animales. La mayoría de las esponjas retienen al individuo joven en su interior durante las etapas tempranas de su crecimiento. La esponja embrionaria desarrolla una larva multiflagelada nadadora de vida libre que, después de pasar poco tiempo en el plancton, se establece en un sitio apropiado y se desarrolla como una esponja adulta. La mayoría de las esponjas son hermafroditas, es decir, un mismo individuo tiene estructuras reproductoras masculinas y femeninas y produce gametos de ambos tipos.

Las cerca de 9.000 especies de esponjas se dividen en subgrupos, de acuerdo con su estructura esquelética, que les proporciona protección, rigidez y sostén. Estos subgrupos son: *calcáreas*, *hexactinélidas* y *demosponjas*.

- En las esponjas calcáreas el esqueleto está formado por espículas individuales de carbonato de calcio.

- En las esponjas hexactinélidas, también llamadas vítreas, el esqueleto tiene espículas silíceas, fusionadas en un retículo continuo y frecuentemente muy bello.
- En las demosponjas, el esqueleto está formado por espículas de sílice no fusionadas, o de una proteína dura semejante a la queratina conocida como esponjina, o bien por una combinación de ambas. Los esqueletos proteicos limpios y secos de este grupo son las "esponjas de baño" naturales que se encuentran en los comercios.

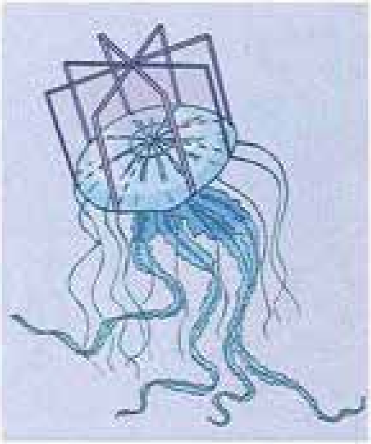


FIG. 28-6. ***SIMETRÍA RADIAL.*** *Cualquier plano que pase a través del eje central del animal divide el cuerpo en mitades iguales.*

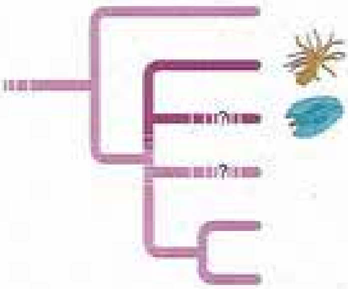
Verdaderos animales: eumetazoos

Los eumetazoos tienen células especializadas en diferentes funciones que actúan como una unidad regulada y coordinada, es decir como un verdadero tejido. En la figura 28-4 se muestran tres ramas derivadas del linaje de los eumetazoos:

- Dos de ellos, los cnidarios y los ctenóforos, presentan simetría radial.
- El tercero, corresponde a los bilaterales, animales que presentan dos ejes (anteroposterior y dorsoventral) cuya simetría bilateral está dada sobre el eje anteroposterior del cuerpo. Es a este último linaje al que pertenecen la gran mayoría de los animales (incluida nuestra propia especie).

Las características derivadas más destacadas que habría tenido el antecesor hipotético de los eumetazoos son:
- Cavidad digestiva diferenciada, con una boca como medio de entrada de los alimentos. De este modo, excepto en algunos pocos casos, la digestión es casi exclusivamente extracelular.
- Verdaderas capas embrionarias: ectodermo y endodermo (véase cap. 42, Establecimiento del plan corporal: la gastrulación) que se diferencian en tejidos determinados. Los grupos que presentan sólo estas dos capas embrionarias se denominan diblásticos.
- Endodermis con células secretoras que producen enzimas digestivas activas en el medio extracelular.
- Uniones entre membranas celulares llamadas desmosomas.
- Matriz extracelular con colágeno organizado en una lámina basal que permite la organización en verdaderos tejidos.
- Ausencia de coanocitos.

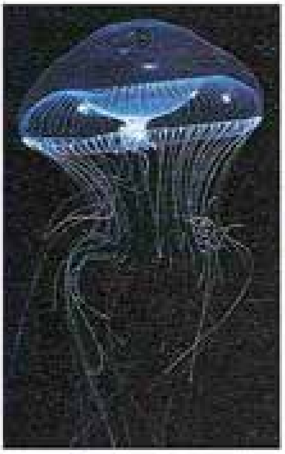
Las características derivadas más destacadas de los cnidarios son:
- Células especializadas en el ataque y la defensa, los cnidocitos.
- Alternancia de una fase pólipo y una fase medusa en su ciclo de vida (en algunas especies sólo se presenta una de ambas fases en el ciclo de vida).
- Larva típica, llamada *plánula*, con epidermis ciliada.



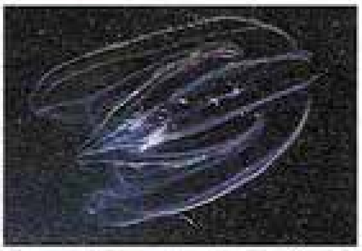
Simetría radial: cnidarios y ctenóforos

Los cnidarios (medusas, anémonas de mar y corales) y los ctenóforos (nueces de mar) agrupan animales de consistencia gelatinosa que, cuando alcanzan el estado adulto, generalmente poseen simetría radial. En este tipo de simetría, las partes del cuerpo se disponen alrededor de un eje, como los rayos en torno del centro de una rueda (fig. 28-6). Cualquier plano que pase por el eje divide el cuerpo en dos partes iguales.

El parecido entre ambos grupos podría deberse al fenómeno de convergencia evolutiva más que a una homología, ya que hay muchas otras diferencias entre ambos y su posición en el árbol filogenético está muy discutida.



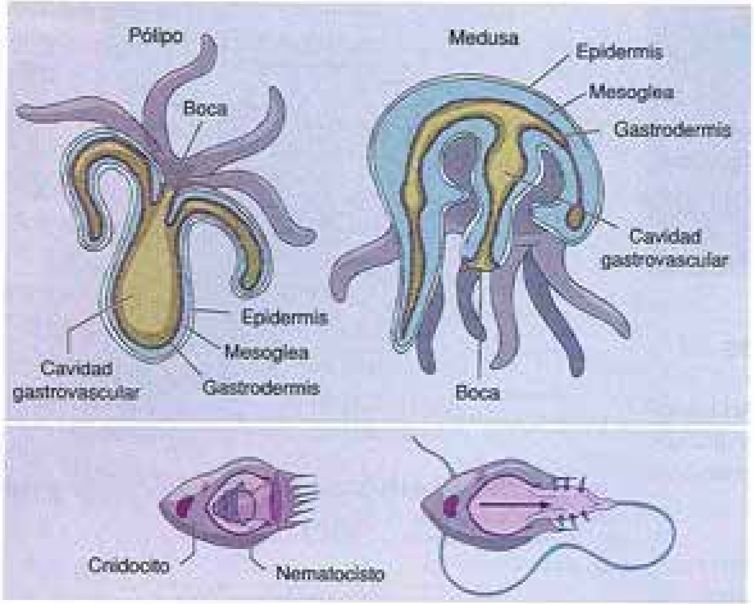
AEQUOREA VICTORIA, ***UNA MEDUSA.***



MNEMIOPSIS LEIDYI, ***UN CTENÓFORO COMÚN EN LAS COSTAS DEL ATLÁNTICO.***

Galería de imágenes

(a)



(b)

FIG. 28-7. PLAN BÁSICO DEL CUERPO DE LOS CNIDARIOS. **(a)** *Los cnidarios tienen dos formas corporales: el pólipo y la medusa. En ambos, el cuerpo tiene dos capas de tejido, la epidermis y la gastrodermis, con una mesoglea gelatinosa entre ambas. La cavidad gastrovascular tiene una sola abertura.* **(b)** *Los cnidocitos –células situadas en los tentáculos y en la pared del cuerpo– son un rasgo distintivo de los cnidarios. Un cnidocito contiene un nematocisto, formado por una cápsula con un tubo espiralado en su interior. Una suerte de gatillo en el cnidocito, en respuesta a un estímulo químico o mecánico, hace que el tubo se evagine como se muestra en la figura. La cápsula se abre y el tubo se evierte. El cnidocito no puede ser "recargado", se reabsorbe y crece una célula nueva en su reemplazo.*

Las características derivadas más destacadas de los ctenóforos son:

- Estructuras adhesivas particulares en los tentáculos, los coloblastos.
- Ocho líneas de cilios fusionados o "peines" (cuya presencia da nombre al grupo; del griego *ctenos*, peine) que utilizan en la locomoción y que están controlados por un órgano apical.
- Boca ventral.

Los cnidarios son esencialmente animales marinos, aunque existen algunos géneros dulceacuícolas, por ejemplo *Hydra* o *Craspedacusta*. Los representantes de este phylum, que comprende alrededor de 9.000 especies, se caracterizan por tener una cavidad gastrovascular con una sola abertura, la boca (fig. 28-7a). Dentro de esta cavidad se liberan enzimas que digieren parcialmente el alimento, en forma similar a lo que ocurre en nuestro estómago. Las partículas más pequeñas son captadas luego por las células que tapizan la cavidad, que completan el proceso digestivo y ceden los productos a otras células del organismo. La circulación del agua a través de la cavidad gastrovascular proporciona O_2 a las células que la tapizan y conduce el CO_2, otros productos de excreción y restos de partículas de alimento no digerido al exterior, a través de la boca. Los ctenóforos, por su parte, tienen un tracto digestivo completo: el alimento entra por la boca y los productos de desecho se eliminan por poros anales.

Como puede verse en la figura 28-7 a, el plan básico del cuerpo de los cnidarios es simple: el animal es en esencia una estructura hueca, en forma de vasija (el pólipo) o de sombrilla (la medusa). El pólipo normalmente es sésil, en tanto que la medusa es móvil. Ambos están formados por dos capas de tejidos: la epidermis y la gastrodermis. Entre estas dos capas de tejido se encuentra una sustancia gelatinosa, la **mesoglea**, constituida por un material semejante al colágeno. En el pólipo, la mesoglea puede ser muy delgada, pero en la medusa suele constituir la principal porción de la sustancia corporal, lo que le confiere su clásico aspecto gelatinoso. La epidermis y la gastrodermis se originan a partir de dos tejidos embrionarios, el ectodermo y el endodermo (son diblásticos). Algunos biólogos sostienen que en los ctenóforos, la mesoglea tiene un origen diferente del de los cnidarios ya que en el caso de los ctenóforos esta capa contiene células semejantes a las células musculares, lo que constituiría un tercer tejido, por lo cual serían animales **triblásticos** rudimentarios.

Los cnidarios son carnívoros y capturan su presa por medio de tentáculos que forman un círculo alrededor de la boca. Los tentáculos llevan **cnidocitos**, células que contienen cápsulas con un filamento llamadas **nematocistos** (fig. 28-7 b) que se descargan en respuesta a estímulos químicos o táctiles. Los filamentos tubulares de los nematocistos pueden ser venenosos, pegajosos o estar provistos de púas que paralizan, enlazan o detienen a las presas. Los ctenóforos no tienen nematocistos y utilizan los coloblastos para atrapar a la presa.

El ciclo de vida de los cnidarios se caracteriza por poseer una larva plánula, que es pequeña, ciliada y de vida libre. Después de la etapa larval, algunos cnidarios alternan la forma pólipo y medusa en su ciclo de vida (fig. 28-8). En estas especies, los pólipos se reproducen asexualmente y las medusas en forma sexual. Es frecuente que los pólipos se agrupen en colonias. En algunos casos, el aumento en el tamaño de las poblaciones de medusas suele provocar perjuicios a los humanos (recuadro 28-1, *Cuando proliferan las medusas*).

Los hidrozoos, pólipos coloniales

Entre los cnidarios más minuciosamente estudiados se encuentra la *Hydra*, un organismo de pequeño tamaño, cuya presencia es frecuente en cuerpos de agua dulce. En la figura 28-9 se muestra la estructura de la pared del cuerpo de la *Hydra* (fig. 28-9). La epidermis está compuesta principalmente por células epiteliomusculares que desempeñan una función de cubierta protectora y también actúan como células musculares. Cada célula tiene, en su base, fibras contráctiles –los mionemas– y así puede contraerse individualmente. La gastrodermis está constituida sobre todo por células vinculadas con la digestión; estas células también contienen fibras contráctiles. En la *Hydra*, co-

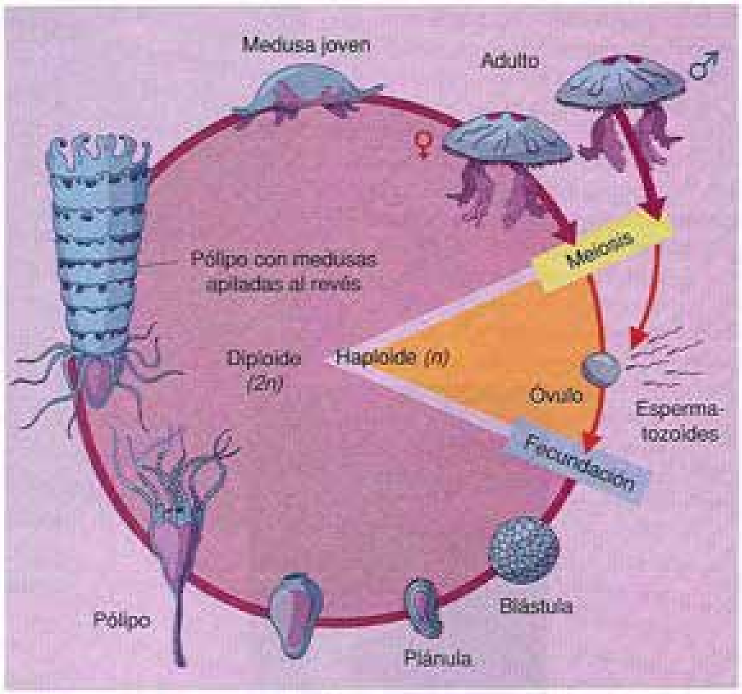


FIG. 28-8. EL CICLO DE VIDA DEL CNIDARIO AURELIA. *Los espermatozoides y los óvulos son liberados por las medusas adultas en el agua circundante. Después de la fecundación, el cigoto resultante desarrolla una esfera hueca de células –la blástula– que se alarga y se transforma en una larva plánula. La plánula eventualmente se establece en el fondo y desarrolla una boca y tentáculos, convirtiéndose así en la forma pólipo. El cuerpo del pólipo crece y comienza a formar medusas que se apilan unas sobre otras como pequeños platillos. En una fase de reproducción asexual rápida, los platillos se desprenden uno tras otro y crecen hasta formar una medusa de tamaño completo.*

Recuadro 28-1

Cuando proliferan las medusas

En los últimos años parece haberse producido un aumento del tamaño de las poblaciones de medusas. Aún no se conocen las causas de este posible incremento, pero podría estar relacionado con factores antropogénicos como la pesca excesiva y/o el aumento de materia orgánica debido a procesos de contaminación –eutrofización– de los ambientes marinos. Las grandes aglomeraciones de medusas causan pérdidas económicas importantes, ya sea porque afectan a la industria turística o a la pesquera o porque obstruyen las tomas de refrigeración de plantas eléctricas como sucedió en la isla Luzón (Filipinas). En 1999, esta isla quedó completamente a oscuras cuando una enorme cantidad de medusas del género *Aurelia* obstruyó las tomas de refrigeración de una planta eléctrica. Se requirieron 50 camiones para retirar las medusas y volver a poner en funcionamiento la planta de electricidad.

mo en otros pólipos, las fibrillas contráctiles de la epidermis se disponen a lo largo del animal y las fibrillas de la gastrodermis, de manera circular, de modo que la pared del cuerpo puede estirarse o abultarse, según el grupo de fibrillas que se contraiga.

La *Hydra* contiene dos tipos de células nerviosas: células receptoras sensoriales y células asociadas con una red nerviosa. Las células receptoras sensoriales son más sensibles a los estímulos químicos y mecánicos y, cuando se estimulan, transmiten impulsos a las células adyacentes, que entonces responden en conjunto. La conexión laxa de células nerviosas que yace en la base de la capa epidérmica es el ejemplo más ilustrativo de un sistema nervioso simple (véase cap. 31, fig. 31-1) que reúne a las células de un organismo entero en una integridad funcional, coordinando las contracciones musculares de la *Hydra* y posibilitando una amplia variedad de actividades (fig. 28-10). Sin embargo, en este caso no existe un centro de operaciones para el sistema nervioso (véase cap. 31). La mayoría de los hidrozoos son animales marinos coloniales que adoptan la forma de pólipo y la de medusa en diferentes estadios de su ciclo de vida. La *Hydra*, un hidrozoo relativamente simple, no pasa por el estadio de medusa. Por su parte, los miembros del género *Obelia* pasan la mayor parte de su vida como pólipos coloniales (fig. 28-11a). La colonia se origina a partir de un solo pólipo, que se multiplica por gemación. Los nuevos pólipos no se independizan, sino que permanecen relacionados por sus cavidades gastrovasculares que forman un canal continuo. Dentro de la colonia hay dos tipos de pólipos: los especializados en la alimentación y los que se dedican a la reproducción; a partir de estos últimos se forman por gemación diminutas medusas. Las medusas producen gametos femeninos o espermatozoides que son arrojados al agua, donde se fusionan

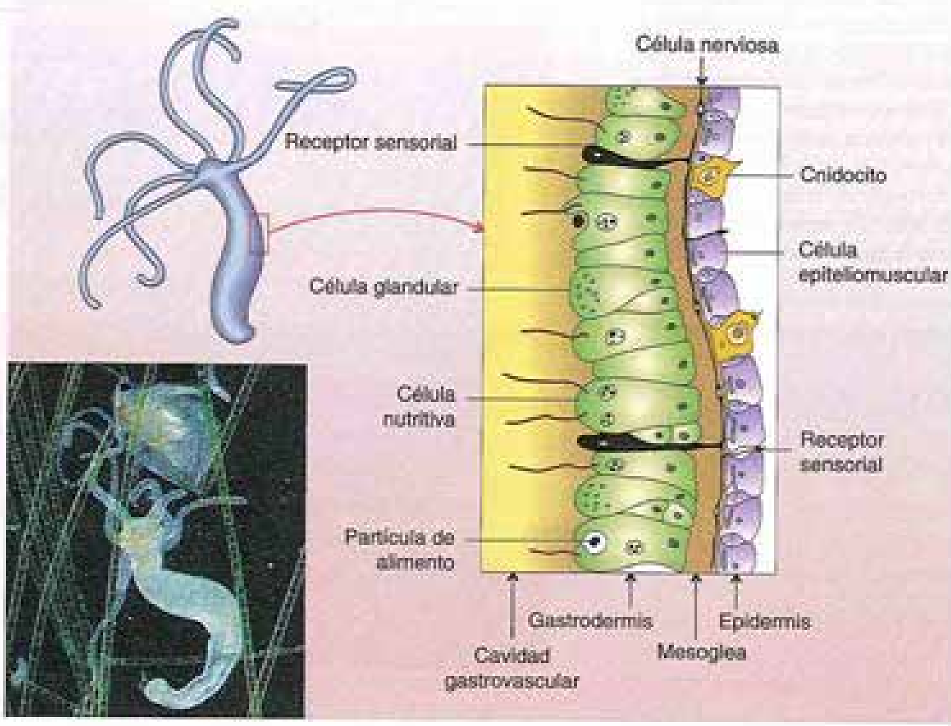


FIG. 28-9. ESTRUCTURA DE LA PARED CORPORAL DE LA HYDRA. *La capa externa de células –la epidermis– cumple funciones de protección, mientras que la capa interna –la gastrodermis– desempeña la función digestiva. Un tipo de célula digestiva, la célula glandular, secreta las enzimas digestivas que se vierten en la cavidad gastrovascular. Las células glandulares también pueden producir una burbuja de gas, que le permite al animal flotar en la superficie. El otro tipo de célula digestiva –la célula nutritiva– usa sus flagelos para mezclar el alimento cuando se está procesando y luego extiende seudópodos que recolectan las partículas de alimento que serán digeridos posteriormente.*

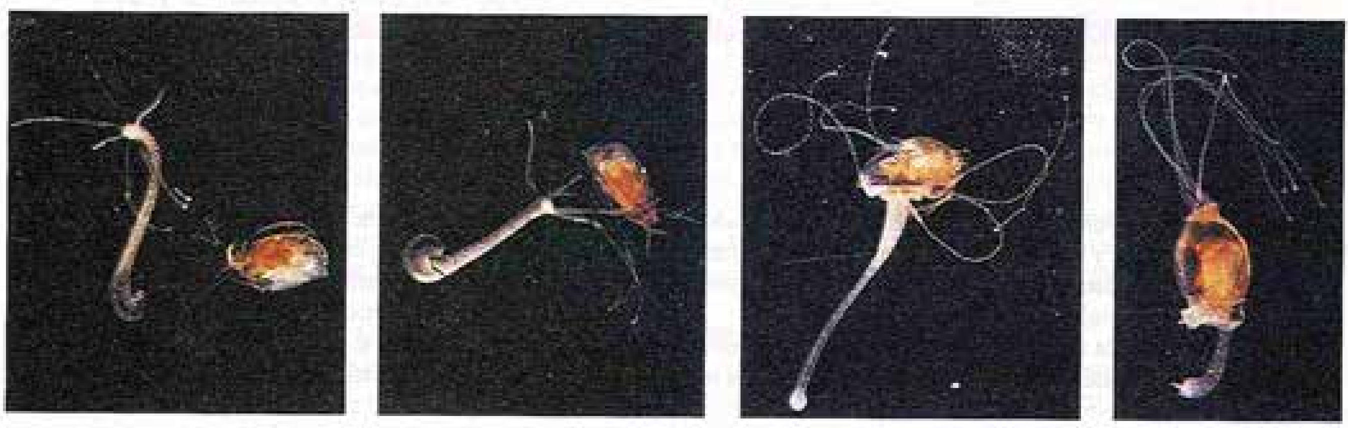


FIG. 28-10. HYDRA EN ACCIÓN. *Algunos animales persiguen su alimento activamente, mientras que otros lo obtienen casi sin moverse. Aquí, una Hydra se encuentra con un pequeño crustáceo (Daphnia), lo aferra con sus tentáculos, lo engulle y lo digiere. Estas actividades están coordinadas por el sistema nervioso simple, pero efectivo, del animal.*

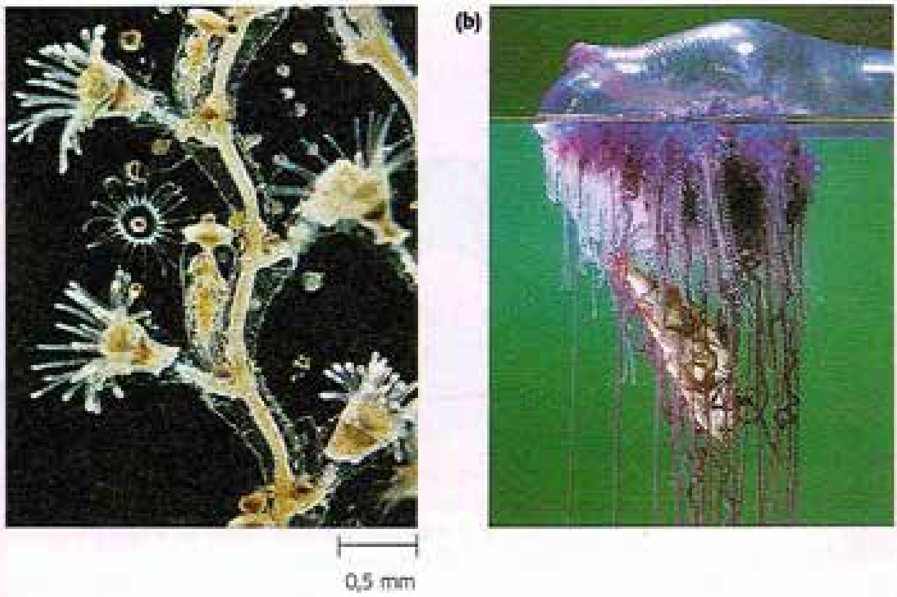


FIG. 28-11. HIDROZOOS COLONIALES. ***(a)*** *Obelia está constituida por dos tipos de pólipo: una forma semejante a la Hydra (que se muestra aquí con sus tentáculos extendidos) que, es el pólipo de alimentación, y una forma reproductora, que carece de tentáculos. Pueden verse dos de estas formas reproductoras en "las axilas de los ramas". A la izquierda hay una medusa recién liberada de vida libre.* ***(b)*** *Los sifonóforos son colonias de pólipos flotantes. La colonia produce un flotador lleno de gas. En la carabela portuguesa que vemos aquí con un pez que ha capturado, el gran flotador también le sirve de vela. Los cordones azules están formados por individuos reproductores y alimentarios; los cordones púrpura, que pueden crecer hasta 15 metros, están constituidos por pólipos urticantes recolectores de alimentos y armados con nematocistos. Una colonia grande puede infligir un daño grave al ser humano y llevar en algunos casos a la muerte por inmersión o como consecuencia de una reacción alérgica grave.*

y forman cigotos. Muchos hidrozoos coloniales presentan una división de trabajo como la descrita y se parecen mucho a un organismo individual (fig. 28-11b).

Escifozoos, medusas aguavivas

Un segundo grupo importante de cnidarios son los escifozoos –"animales copa"–, cuya forma dominante es la medusa. La forma pólipo es relativamente simple, se reproduce en forma asexual por gemación, da origen a nuevas medusas y no forma colonias complejas. Las medusas escifozoas –conocidas más comúnmente como aguavivas– en general son de mayor tamaño y más especializadas que las medusas hydrozoas. Pueden medir desde menos de 2 cm hasta 4 m de diámetro y los tentáculos pueden alcanzar hasta 10 m de longitud. La mesoglea de algunas aguavivas contiene células ameboides, que transportan alimento desde las células de la gastrodermis. En los escifozoos, las células epiteliomusculares –que están más especializadas que las de la *Hydra*– yacen por debajo de la epidermis y se contraen rítmicamente para impulsar a la medusa a través del agua. Las contracciones son coordinadas por concentraciones de células nerviosas en el borde de la campana. Estos animales presentan dos tipos de órganos sensoriales: los *estatocistos* son órganos especializados que suministran información mediante la cual un animal puede orientarse respecto de la gravedad; los ocelos son grupos de células pigmentadas y fotorreceptoras relacionadas. Se ubican típicamente en la base de los tentáculos.

Antozoos, "flores y arbustos marinos"

Los antozoos ("animales flores"), las anémonas de mar y los corales son cnidarios que no presentan estado de medusa en su ciclo de vida (fig. 28-12). Estos pólipos se reproducen asexualmente por gemación, división o fragmentación, y en forma sexual mediante la producción de gametos. El cigoto desarrolla una larva plánula que puede viajar a cierta distancia de los progenitores antes de fijarse a un sustrato adecuado y convertirse en animal adulto. En la mayoría de las colonias de corales, las células de la epidermis secretan paredes externas protectoras –habitualmente de carbonato de calcio– en las que puede



FIG. 28-12. ANÉMONAS FANTASMAS. *Su apariencia de flor es engañosa. Las anémonas marinas son animales carnívoros que, al igual que la Hydra, han suprimido el estado medusa. Igual que en otros cnidarios, sus tentáculos están equipados con nematocistos urticantes. Los tentáculos llevan alimento a la cavidad gastrovascular, que está dividida longitudinalmente por tabiques.*

retraerse cada uno de los delicados pólipos. Debido a esta capacidad, estos animales son formadores de piedra caliza y muy importantes desde el punto de vista ecológico (recuadro 28-2, *Los arrecifes de coral*).

Animales con simetría bilateral

Otro linaje que surgió del antecesor de los eumetazoos actuales es el de los animales bilaterales (véase fig. 28-4). Dentro de este linaje hay algunas excepciones a esta organización corporal: los equinodermos, por ejemplo, tienen simetría radial cuando son adultos aunque pasan por un estado de simetría bilateral durante su desarrollo.

Recuadro 28-2

Los arrecifes de coral

El arrecife de coral es la más diversa de todas las comunidades marinas. La estructura del arrecife mismo está formada por cnidarios que viven en colonias. Cada pólipo de la colonia secreta su propio esqueleto rico en calcio, que luego pasa a formar parte del arrecife. Alrededor de la mitad de la sustancia viva de un arrecife de coral puede consistir en algas verdes que viven dentro de él. Los pólipos del coral y las algas que forman el arrecife pueden crecer solamente en aguas de escasa profundidad, cálidas, bien iluminadas, donde la temperatura rara vez desciende por debajo de los 21 °C.

Las masas de coral más grandes del mundo constituyen las islas Marshall, en el Pacífico, y la gran barrera de coral de 2.000 km de longitud que se extiende a lo largo de la costa del noroeste de Australia. En el Atlántico hay otros arrecifes en aguas tropicales y llegan por el norte hasta las islas Bermudas, calentadas por las aguas de la corriente del Golfo.

(a)



(b)



(a) Coral gorgonia vivo fotografiado en el Mar Caribe. Nótense los pólipos individuales que se extienden desde sus esqueletos calcáreos. (b) Una porción de un arrecife de coral en las Nuevas Hébridas, islas del Pacífico al este de Australia. El coral "cuernos de ciervo" se encuentra en primer plano.

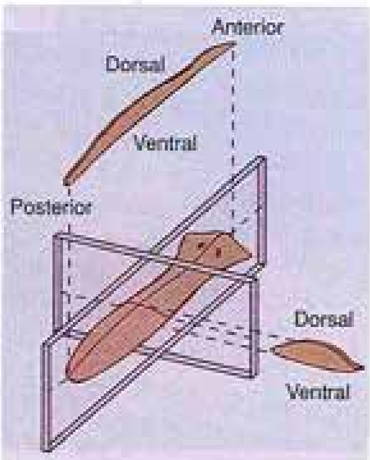


***FIG. 28-13. SIMETRÍA BILATERAL.** Las mitades derecha e izquierda del cuerpo son imágenes especulares una de otra. Las superficies superior e inferior (o posterior y anterior, en el hombre) se denominan dorsal y ventral. La "cabeza" y "cola" están diferenciadas y constituyen los extremos anterior y posterior.*

En los animales con simetría bilateral, el cuerpo se organiza a lo largo de un eje longitudinal: la mitad derecha es una imagen especular aproximada de la mitad izquierda (fig. 28-13). Un animal con simetría bilateral también tiene diferenciadas una parte superior y una inferior o, en términos más precisos, un lado dorsal y uno ventral. Estos términos se aplican incluso cuando el organismo esté invertido cabeza abajo o cuando su postura es erguida, como en la especie humana; en nuestro caso, dorsal significa atrás y ventral significa adelante. La mayoría de los organismos bilaterales también tienen extremos distintos, "cabeza" y "cola" diferenciadas, que son los extremos anterior y posterior. Estos animales en general muestran **cefalización**, es decir, una concentración de células sensoriales y nerviosas, así como de las estructuras asociadas con la captación del alimento en el extremo anterior del cuerpo.

Los animales bilaterales son triblásticos. Entre el ectodermo y el endodermo se ubica una tercera capa de células, el mesodermo (véase cap. 42, Establecimiento del plan corporal: la gastrulación). Estas tres capas aparecen muy temprano en el desarrollo y originan los distintos tejidos especializados del adulto. Por ello se conocen como *capas germinales*. Básicamente, del ectodermo derivan los tejidos de revestimiento y nervioso y los exoesqueletos; del endodermo derivan los órganos digestivos; la mayoría de las partes restantes del cuerpo proceden del mesodermo. Algunos sistemas como el excretor tienen origen en distintas capas embrionarias en los diferentes grupos animales. Este patrón general tiene un sentido funcional. Las células sensoriales y nerviosas se diferencian a partir de la capa externa, el ectodermo, que está más expuesto a los estímulos del medio. De modo semejante, las estructuras digestivas se diferencian a partir de la capa interna, el endodermo, que rodea a la cavidad que contiene el alimento.

Los animales triblásticos pueden tener o no **celoma**, una cavidad llena de líquido que se desarrolla dentro del mesodermo (fig. 28-14). Durante mucho tiempo se consideró que la presencia del celoma y su patrón de desarrollo era una característica fundamental para la clasificación de los grandes grupos de animales. Sin embargo, en la actualidad se propone que algunos animales acelomados (sin celoma) son descendientes de un antecesor celomado y que habrían perdido el celoma en forma secundaria. Por esta razón, la clasificación clásica en celomados, acelomados y una tercera categoría, los seudocelomados, que fue útil durante un largo tiempo, ha dejado de utilizarse.

Otra característica de los animales bilaterales es la **segmentación** o **metamería**, es decir, la división del cuerpo en módulos o segmentos repetidos. En algunos casos, la segmentación es evidente, como ocurre en las lombrices de tierra. Pero en otros se ha modificado considerablemente y es menos conspicua. La modificación suele consistir en la fusión de varios segmentos, proceso que se denomina **tagmosis**. La tagmosis permite la diferenciación del cuerpo en diferentes regiones con funciones particulares como la cabeza, el tórax y el abdomen de los insectos. Estas regiones se denominan **tagmas**.

Las dos ramas principales del árbol filogenético de los animales bilaterales surgen como resultado de procesos de diferenciación tempra-

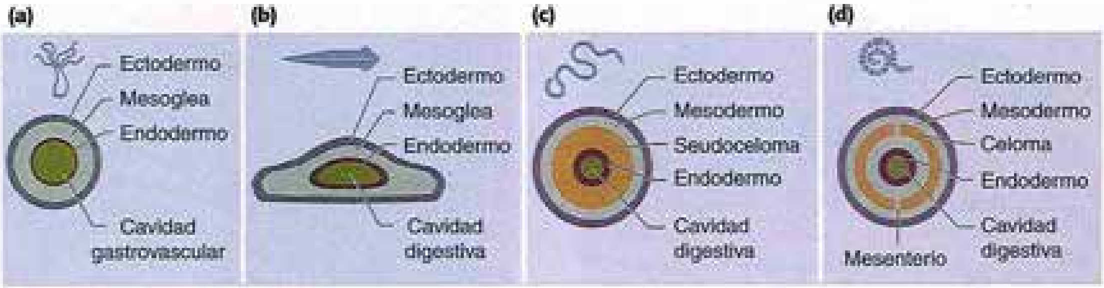
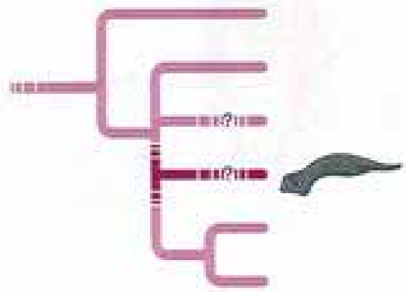


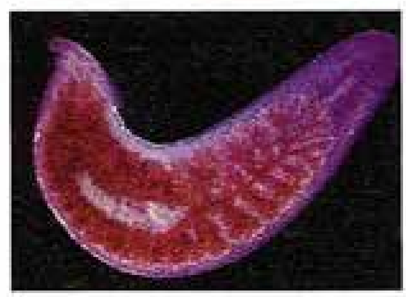
FIG. 28-14. DISPOSICIONES BÁSICAS DE LAS CAPAS DE TEJIDOS DE LOS ANIMALES, MOSTRADAS EN CORTE TRANSVERSAL. (a) *Un cuerpo que consiste en dos capas de tejido solamente es característico de los cnidarios y de los ctenóforos.* ***(b)*** *Los acelomados –como los gusanos planos– tienen tres capas de tejido y éstas se encuentran íntimamente adosadas.* ***(c)*** *Los seudocelomados –como los nematodos– tienen tres capas, en los cuales se desarrolla un seudoceloma entre el endodermo y el mesodermo.* ***(d)*** *Los celomados (moluscos, anélidos y la mayoría de los otros animales, incluso los vertebrados) tienen tres capas de tejido con una cavidad, el celoma, que se desarrolla dentro de la capa media (o mesodermo). Los mesenterios mesodérmicos mantienen suspendido el intestino dentro de la pared del cuerpo.*

nos en el desarrollo embrionario. En ambas ramas, cuando un gameto femenino u oocito es fecundado, el cigoto formado comienza a dividirse y forma una masa compacta de células denominada mórula; luego, las células se acomodan en la periferia dejando el interior del embrión hueco. El embrión en esta etapa se denomina **blástula** y la cavidad interna, **blastocele**. Luego, el blastocele se comunica con el exterior por la formación de una abertura que se denomina **blastoporo** (volveremos sobre estos conceptos en el capítulo 42). La gran diferencia entre estas dos ramas se relaciona con la estructura que se originará a partir de este blastoporo:

- Cuando a partir del blastoporo, o cerca de él, se desarrolla la boca (estoma), los animales se incluyen en el grupo de los **protóstomos** ("boca primaria").
- Cuando a partir del blastoporo, o cerca de él, se desarrolla el ano y la boca se forma de modo secundario en algún otro lugar, pertenecen al grupo de los **deuteróstomos** ("boca secundaria").

Se cree que estas diferencias, tan fundamentales, se han originado muy temprano en la evolución animal, antes de que ocurrieran las ramificaciones que originaron los grupos modernos.





PLANARIA.

Platelmintos: gusanos planos

Uno de los grupos más conflictivos para la clasificación es el de los gusanos planos. Algunos autores sostienen que se originaron antes de la división entre protóstomos y deuteróstomos, mientras que otros lo consideran un grupo de protóstomos. Dado que su ubicación en el árbol filogenético está muy discutida, trataremos a los platelmintos en forma aislada hasta que exista una hipótesis sólida acerca de la posición de esta rama en el árbol de la vida.

Los gusanos planos son los animales de simetría bilateral más simples. Presentan tres capas germinales bien definidas; dos o más tipos de tejidos pueden combinarse y formar órganos. Al igual que los cnidarios, pero a diferencia de la mayoría de los otros animales bilaterales, los gusanos planos tienen una cavidad digestiva provista de una sola abertura. Pueden ser de vida libre (carnívoros o detritívoros) o endoparásitos. Son acelomados, de cuerpos macizos y no tienen sistema circulatorio con el cual transportar O_2, moléculas de alimento, o desechos. El O_2 se difunde desde el exterior a través de la superficie del cuerpo; como la forma del cuerpo es aplanada, las células nunca están demasiado lejos de la superficie. Así, las distancias que debe recorrer el O_2 son cortas. Por otra parte, la cavidad digestiva está ramificada, lo que permite que las partículas de alimento lleguen a todas las regiones del cuerpo (fig. 28-15).

Algunos zoólogos postulan que los gusanos planos han evolucionado a partir de los cnidarios: una larva plánula ciliada habría alcanzado la madurez sexual sin pasar por los estados pólipo o medusa.

Los platelmintos se clasifican clásicamente en Turbellaria, que agrupa formas de vida libre como las planarias, en Trematoda, que incluye a las duelas, y en Cestoda, que reúne a las tenias.

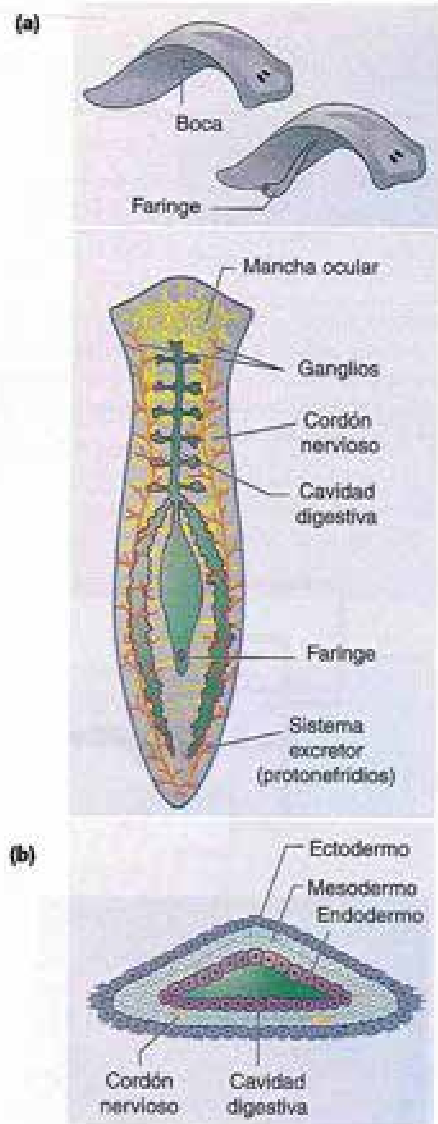


FIG. 28-15. ANATOMÍA EXTERNA E INTERNA DE LAS PLANARIAS. ***(a)*** *Las planarias, animales carnívoros, se alimentan por medio de su faringe extensible.* ***(b)*** *El sistema nervioso está formado por fibras que se integran en dos cordones dispuestos uno a cada lado del cuerpo. Las agrupaciones de células nerviosas constituyen dos ganglios vinculados a manchas oculares u ocelos fotosensibles. El sistema excretor está compuesto por protonefridios.* ***(c)*** *Son animales acelomados. En un corte transversal se observan tres capas de tejidos corporales, derivados de las tres capas germinales. La única cavidad corporal es la cavidad digestiva.*

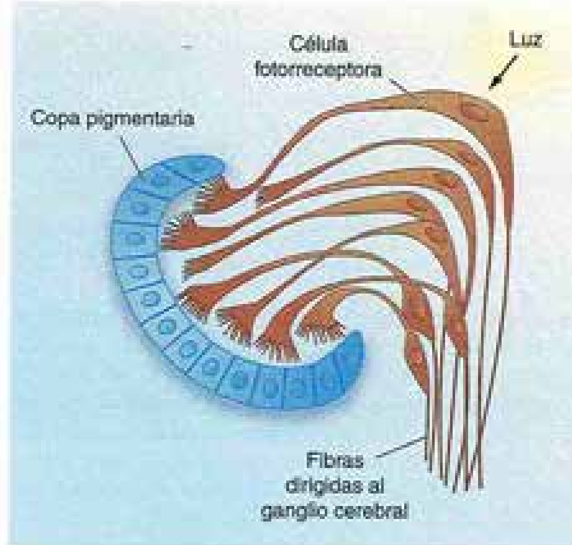


FIG. 28-16. OCELO DE PLANARIA. *El estímulo luminoso es recibido por las terminaciones de las células fotorreceptoras adyacentes a la copa pigmentaria.*

Turbelarios, gusanos planos de vida libre

Los gusanos planos del linaje de los Turbelarios constituyen un grupo grande y variado, miden desde menos de un milímetro hasta cerca de 30 cm (especies de *Pseudoceros* del océano Pacífico). Son organismos de vida libre marinos, terrestres o dulceacuícolas. Escogeremos un solo tipo como ejemplo: la planaria de agua dulce (véase fig. 28-15). El ectodermo de una planaria está constituido por células epiteliales cúbicas, muchas de las cuales son ciliadas, en particular las de la superficie ventral. Las células epiteliales ventrales secretan una sustancia mucosa, que forma una cinta a lo largo de la cual se mueve la planaria por medio de sus cilios. Las planarias se encuentran entre los animales más grandes que pueden usar cilios para la locomoción. En las especies de mayor tamaño, los cilios habitualmente mueven el agua u otras sustancias a lo largo de la superficie del animal, como ocurre en el tracto respiratorio humano.

Al igual que otros turbelarios, las planarias son carnívoras. Se alimentan de carne muerta, o bien de otros animales de movimiento lento, por medio de un órgano muscular –la faringe–. La faringe presenta un extremo libre que puede extenderse a través de la abertura bucal. Las contracciones musculares de la faringe tubular causan fuertes movimientos de succión, que trituran la carne en trozos microscópicos y los llevan a la cavidad digestiva, donde son fagocitados por las células de revestimiento. En la planaria, el sistema excretor está constituido por protonefridios, una red de finos túbulos que corren a lo largo del cuerpo del animal (véase fig. 28-15). Las ramas laterales de los túbulos contienen células flamígeras; cada una tiene una cavidad pequeña donde bate un penacho de cilios que hace circular el agua a lo largo de los túbulos hasta los poros de salida situados entre las células epiteliales. El sistema de células flamígeras parece regular principalmente el balance de agua; es probable que la mayoría de los productos metabólicos de desecho abandonen el cuerpo aplanado por difusión.

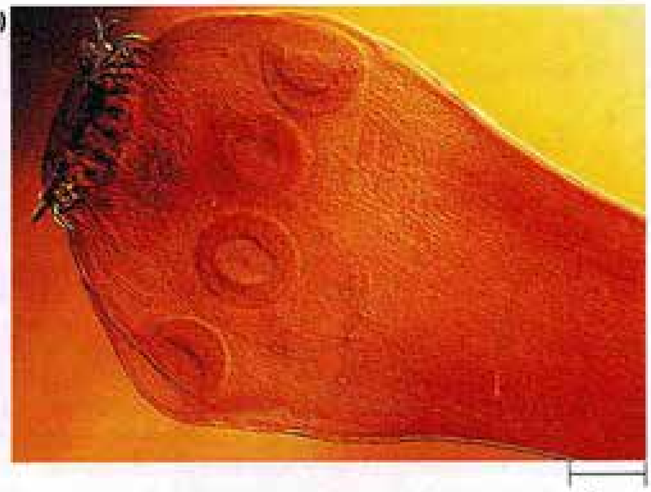
Las planarias presentan dos cordones nerviosos de conducción principales, uno a cada lado del cuerpo plano. Estos cordones conectan el plexo de células nerviosas con dos agrupaciones neuronales situadas en el extremo anterior del cuerpo (véase fig. 28-15). Estas agrupaciones de cuerpos de células nerviosas forman ganglios.

Las planarias presentan ocelos que, habitualmente, son copas pigmentarias invertidas (fig. 28-16). No tienen lentes y no pueden formar una imagen. Sin embargo, permiten distinguir la luz de la oscuridad e identificar la dirección de donde viene la luz. Entre las células epiteliales se encuentran las células receptoras sensibles a ciertos compuestos químicos y al tacto. La región de la cabeza es particularmente rica en quimiorreceptores (véase cap. 31, La evolución de los sistemas nerviosos).

(a)



(b)



(c)

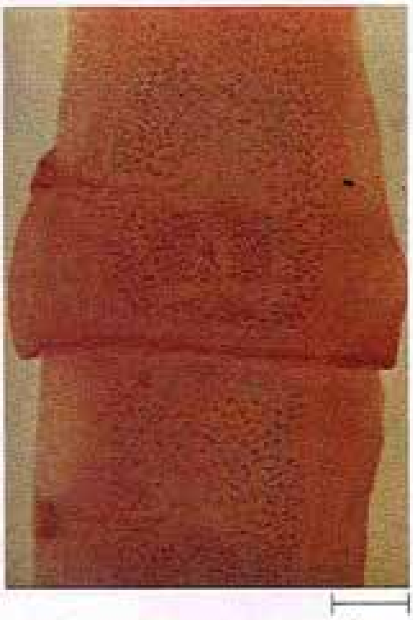


FIG 28-17. DIFERENTES TENIAS Y SU ESTRUCTURA ANATÓMICA.* *(a) Dipylidium caninum, *una tenia común de perros y gatos. Los tenias son parásitos intestinales que carecen de sistema digestivo propio. Se fijan por medio de ganchos de la cabeza.* ***(b)*** *Microfotografía de* Taenia pisiformis, *otra tenia común de los perros, que está equipada con ganchos y ventosas. Absorben moléculas de alimento (digeridos por sus hospedadores) a través de sus paredes corporales.* ***(c)*** *En su cuerpo, detrás de la cabeza, se diferencian segmentos conocidos como proglótides. En esos proglótides maduros de* Taenia pisiformis, *las áreas oscuras son las estructuras reproductoras; la abertura es el poro genital. Cada proglótide es una unidad hermafrodita, en la cual se producen los gametos masculinos y femeninos. Los proglótides se sueltan cuando están maduros. Típicamente, poseen dos hospedadores. En el primero –un invertebrado– forman larvas, y en el segundo –un vertebrado– forman adultos.*

Si se coloca un pequeño trozo de hígado fresco en el agua de cultivo, al difundirse sus jugos, las planarias alzarán la cabeza y, si no han comido recientemente, se lanzarán directa y rápidamente (a escala de planaria) hacia la carne, a la que luego se adherirán para alimentarse.

Las planarias son hermafroditas, al igual que la mayoría de los gusanos planos y, cuando se aparean, cada miembro de la pareja deposita espermatozoides en el saco copulatorio del otro. Luego, estos espermatozoides viajan a lo largo de un tubo especial, el oviducto, y fecundan los oocitos cuando éstos maduran.

Trematodos y cestodos, parásitos altamente especializados

Dentro del grupo de los platelmintos también se encuentran a los trematodos o duelas y las tenias (cestodos), formas parásitas que pueden causar enfermedades serias y a veces fatales en los vertebrados. Los miembros de ambas clases parásitas tienen una capa celular externa dura que es resistente a los fluidos corporales de sus hospedadores, en particular a los líquidos digestivos. La mayoría también tiene ventosas o ganchos en sus extremos anteriores, por medio de los cuales se fijan a sus víctimas. Los trematodos se alimentan a través de una boca, pero las tenias, que no tienen boca, cavidades digestivas o enzimas digestivas, simplemente se enganchan y absorben moléculas de alimento predigerido por su hospedador a través de su piel (fig. 28-17a).

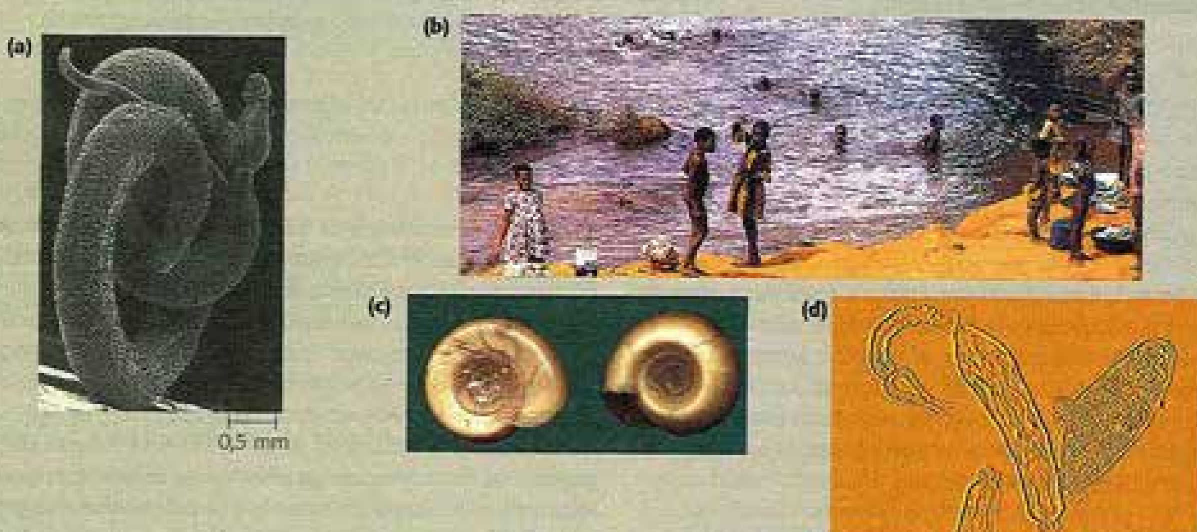
Se supone que todos los parásitos, incluidos los gusanos planos parásitos, se han originado a partir de formas de vida libre. Durante el largo proceso de adaptación a este tipo de vida, muchos endoparásitos han perdido ciertos tejidos y órganos (tales como la cavidad digestiva y las manchas oculares) y desarrollado otro tipo de estructuras accesorias (como los ganchos de fijación de algunas tenias; véase fig. 28-17 b). Estas adaptaciones con frecuencia incluyen un ciclo de vida complejo que involucra a dos o más hospedadores (ensayo 28-2, *El problema de la esquistosomiasis*).

Ensayo 28-2

El problema de la esquistosomiasis

Muchos de los platelmintos trematodos parásitos tienen un ciclo de vida complejo que involucra a dos hospedadores diferentes. Tal es el caso de tres especies del género *Schistosoma*, cuyo ciclo de vida transcurre en caracoles de agua dulce del género *Biomphalaria* y en seres humanos. Un solo caracol infectado por una larva ciliada al cabo de seis meses puede expulsar hasta 100.000 pequeñas larvas nadadoras. Si alcanzan la piel humana, las larvas la penetran, se alimentan dentro del hospedador, maduran y ya en estado adulto se aparean en el torrente sanguíneo. Las hembras –que tienen una espina afilada– depositan sus huevos en los capilares de la pared de la vejiga o del intestino del hospedador (según la especie). Los síntomas de la esquistosomiasis (también llamada bilharziosis o fiebre del caracol) son causados por los huevos que se alojan en el hígado y en el bazo bloqueando los vasos sanguíneos y por los desgarros y hemorragias que producen sus espinas afiladas en los tejidos afectados. Los huevos abandonan al hospedador humano, pasando a través de la pared del vaso sanguíneo a la vejiga o al tracto intestinal, y se expulsan con la orina o las heces. Si los huevos se depositan en agua dulce, de inmediato nacen las larvas ciliadas que pueden alcanzar a la especie particular de caracol en la que se multiplicarán en forma asexual. Esta enfermedad está muy extendida en África, de donde procedían quienes habrían de diseminarla en América a partir del siglo XVII, cuando comenzó el comercio de esclavos. Esta diseminación de huevos por personas parasitadas continúa hasta nuestros días, en diversas ciudades cosmopolitas como Londres, París, Berlín o Madrid. Sin embargo, sólo en la América tropical las larvas surgidas de tales huevos hallaron fortuitamente caracoles que permitieron su desarrollo y posterior transmisión al ser humano y así se originaron nuevas regiones endémicas de la enfermedad. Los caracoles del género *Biomphalaria* (el único que incluye especies susceptibles al parásito) sólo existen –fuera del África– en nuestro continente, en una amplia región que incluye desde Centroamérica y el Caribe hasta la Patagonia. Tras el contacto del parásito africano con diversas poblaciones de caracoles americanos entraron en juego sutiles mecanismos biológicos de coevolución que restablecieron el ciclo biológico del parásito y produjeron el establecimiento de nuevos focos de la enfermedad. La relación alcanzada entre parásito y caracol en cada hábitat es un determinante dinámico de la intensidad de cada foco. Los primeros casos americanos se diagnosticaron en 1902 en las Antillas y desde entonces la difusión de la enfermedad ha sido muy notoria. Los caracoles prosperan en las aguas quietas, como las que se hallan en canales de riego y lagos artificiales y es por ello que ciertas transformaciones del ambiente tienen especial impacto en la propagación de esta enfermedad. Por ejemplo, la esquistosomiasis se difundió con rapidez por la alta cuenca del Nilo después de la construcción de la represa de Assuan y de la excavación de canales de irrigación permanentes. En el Brasil, el área endémica –al principio restringida al empobrecido nordeste– tuvo una fuerte expansión hacia el sudoeste debido a los movimientos migratorios hacia regiones más prósperas y a la construcción de embalses para riego o producción de electricidad. Existe una zona hiperendémica sobre cursos de agua tributarios del río Paraná (cuyo régimen hidrológico fue modificado mediante más de 100 represas) y se estima en 6 millones el número de personas afectadas. En la Argentina, la región Nordeste es considerada por algunos especialistas como una zona de riesgo para esta enfermedad.

El aumento de los casos de esta enfermedad es un ejemplo más de la falta de previsión del riesgo ambiental y social que involucran determinadas obras como, por ejemplo, los embalses. Asimismo, enfatizando la importancia de considerar el potencial impacto de las transformaciones ambientales en la salud humana, cabe advertir que la esquistosomiasis es una enfermedad de las consideradas "tropicales" debido a que *Schistosoma* es sensible a las bajas temperaturas. Sin embargo, el cambio climático global (véase cap. 51) podría favorecer la presencia de estos parásitos en latitudes que en la actualidad aún consideramos "seguras".



(a)** Microfotografía electrónica de barrido de un macho y una hembra de* Schistosoma mansoni*, uno de los tres especies que provocan esquistosomiasis en los seres humanos. La hembra delgada está envuelta en el cuerpo mucho más grande del macho. Cada hembra deposita aproximadamente 300 huevos por día. Los gusanos adultos viven entre 5 y 30 años, durante los cuales continúa la producción de huevos.* ***(b)** En las aguas de Assuan, Egipto, debido a la presencia de caracoles que participan en el ciclo de vida del parásito, los niños que se bañan se infectan rápidamente con larvas de* Schistosoma*.* ***(c) Biomphalaria tenagophila*, caracoles sudamericanos intermediarios en el ciclo de vida de* Schistosoma*.* ***(d)** Imágenes de cercarias observadas con microscopia óptica.*

Boca primitiva: los protóstomos

Los protóstomos o prostotomados constituyen un grupo muy diverso y las hipótesis acerca de las relaciones filogenéticas entre sus miembros están en plena construcción. En todos los protóstomos, el celoma –que resulta de la escisión del mesodermo y el sistema nervioso– es una estructura doble y ventral. Como veremos más adelante, en los cordados, el cordón nervioso principal se encuentra, en contraste, en el lado dorsal del cuerpo.

Sin embargo, algunos biólogos sistemáticos, basados en datos moleculares y en características anatómicas, coinciden en distinguir dos grandes linajes, los lofotrocozoos y los ecdisozoos. El árbol filogenético representado en la figura 28-18 está basado en datos moleculares y morfológicos (fig. 28-18).

- El grupo de los lofotrocozoos incluye tanto a animales que poseen una corona de tentáculos alrededor de la boca, el *lofóforo*, que son funcionales para la recolección de alimentos y para el intercambio gaseoso, así como aquellos animales que presentan una larva de vida libre –la *larva trocófora*– caracterizada por poseer una banda de cilios rodeando el cuerpo y otro grupo de cilios formando un penacho en el extremo apical. La segmentación del huevo en los lofotrocozoos es de tipo espiral, es decir que a medida que el huevo se divide, las células se disponen en forma oblicua con respecto a un eje imaginario que lo atraviesa. A diferencia de los ecdisozoos, los lofotrocozoos crecen por un aumento de tamaño continuo de sus órganos y tejidos. El grupo de los lofotrocozoos se ha reconocido a través del estudio de caracteres de tipo molecular, que aportan varias sinapomorfías para validarlo. Sin embargo, muchos autores que dan mayor relevancia a los caracteres de tipo morfológico no reconocen la existencia de los lofotrocozoos como grupo.
- El grupo de los ecdisozoos incluye animales que tienen un esqueleto externo característico que los protege –la cutícula–. No crecen en forma continua, sino por medio de mudas. Otra característica que los diferencia de los lofotrocozoos es que carecen de cilios.

El grupo de los protóstomos incluye a la inmensa mayoría de las especies animales y comprende un alto porcentaje de los phyla de este linaje. Mencionaremos aquí unos pocos grupos representativos y centraremos la atención sólo en ellos. Algunos otros grupos se describen en forma sucinta en el cuadro 28-1.

Entre los lofotrocozoos que poseen lofóforo se encuentran los forónidos y los braquiópodos (como puede apreciarse en la fig. 28-18), aunque otros autores discuten la ubicación de estos dos phyla dentro de los protostomados y los incluyen dentro de los deuterostomados. La diversidad de los lofotrocozoos es inmensa, por lo cual describiremos sólo dos phyla muy diversos de este grupo, los moluscos y los anélidos. Ambos tienen segmentación del huevo de tipo espiral. La mayoría de los representantes de estos dos grupos presentan, además, larvas de tipo trocófora.

Como representante de los ecdisozoos hemos seleccionado a los artrópodos, grupo que reúne el mayor número de especies animales, caracterizados por tener un exoesqueleto y apéndices pares articulados, y a los nematodos, animales de características muy diferentes de los artrópodos, pero que comparten con éstos la propiedad de crecer por medio de mudas.

Los moluscos: lofotrocozoos de cuerpo blando

Su nombre deriva del latín *mollis*, blando, y se refiere a la consistencia del cuerpo de estos animales, que generalmente están protegidos por una concha calcárea dura. Sin embargo, algunas formas, como las babosas y los pulpos, han perdido la concha en el curso de la evolución, o éstas se han reducido notablemente de tamaño, como ocurre en los calamares.

Algunas características derivadas de los moluscos son:

- Un tegumento especializado, el manto, que puede secretar carbonato de calcio capaz de formar espículas o placas.
- Una estructura bucal quitinosa, la rádula.

Los moluscos son enormemente diversos en sus formas y comportamientos. Se han descrito más de 50.000 especies vivientes y otras 35.000 fósiles, por lo que este grupo ostenta el segundo puesto en cantidad de especies luego de los artrópodos; esto da cuenta de su diversificación y éxito evolutivo. Se trata en su mayor parte de organismos acuáticos (marinos y de agua dulce), pero muchos han colonizado el medio terrestre en forma exitosa y se puede encontrarlos en casi todos los ambientes. El cuerpo, cuyo tamaño oscila entre un milímetro y catorce metros en el calamar gigante (especie de *Architeuthis*), no está segmentado y la simetría bilateral puede estar alterada en forma secundaria por torsión.

En la figura 28-19 puede observarse el plan corporal de los principales grupos de moluscos: bivalvos, gasterópodos y cefalópodos (fig. 28-19). Aunque difieren en su aspecto externo, todos los moluscos modernos tienen el mismo plan corporal fundamental, con tres zonas corporales distintas: un céfalo-pie, que contiene los órganos sensoriales y de locomoción, una masa visceral, que contiene los órganos de la digestión, la excreción y la reproducción y un manto o tejido especializado que recubre la masa visceral y secreta la concha. La cavidad paleal –o del manto– es un espacio entre el manto y la masa visceral que alberga a las branquias y en ella se vierten los productos de los sistemas digestivo, excretor y reproductor. El agua irrumpe en la cavidad paleal, impulsada por los cilios branquiales, y pasa a través de las branquias proveyendo O_2. La *rádula*, una cinta móvil provista de dientes quitinosos renovables, se encuentra en todos los grupos, excepto en los bivalvos (fig. 28-20). El aparato radular es utilizado para raer algas, plantas u otros alimentos y también para enviar los alimentos hacia el tracto digestivo. Este aparato puede presentar especializaciones que le permiten perforar las caparazones de las presas en las formas depredadoras, o presentar la forma de "pico de loro" en los cefalópodos. Algunas especies también usan la rádula para defenderse.

El sistema circulatorio de los moluscos consiste en un órgano de bombeo muscular, el corazón, y vasos que llevan la sangre desde el corazón y hacia él. A excepción de los cefalópodos, los moluscos poseen circulación abierta: la sangre no circula confinada dentro de los vasos sino que es bombeada por el corazón hacia los espacios que se encuentran entre los tejidos, pasa luego por las branquias y finalmente retorna al corazón. Este espacio lleno de sangre se conoce como *hemocele* (cavidad sanguínea). En los moluscos, el hemocele reemplaza en gran medida al celoma, que ha quedado reducido a una pequeña área alrededor del corazón y a las cavidades de los órganos de reproducción y excreción (los metanefridios; véase cap. 39, fig. 39-2). Los cefalópodos tienen un sistema circulatorio cerrado, con vasos continuos y corazones

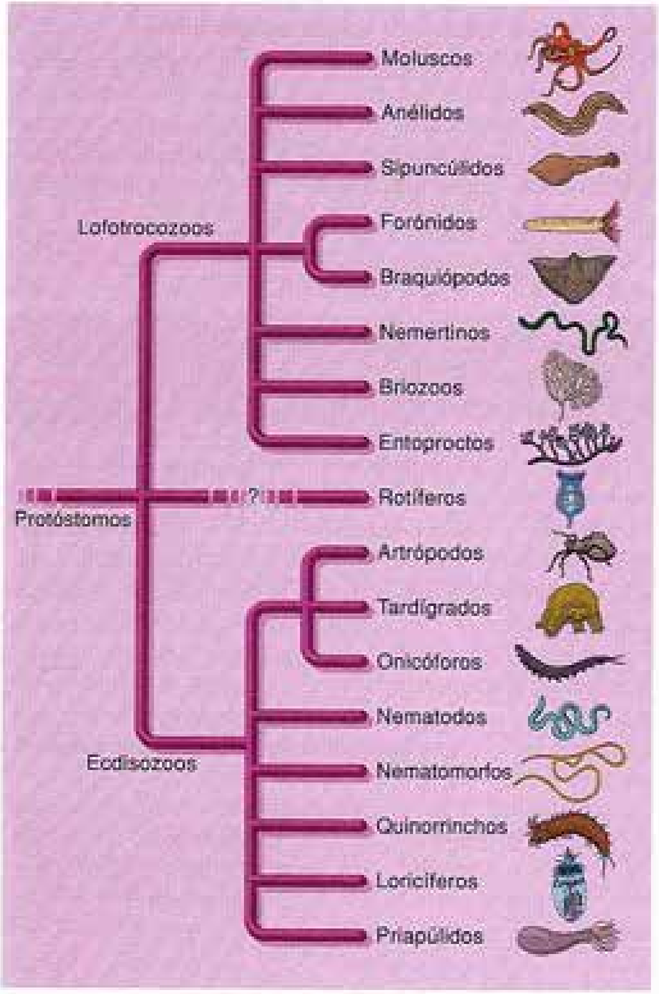
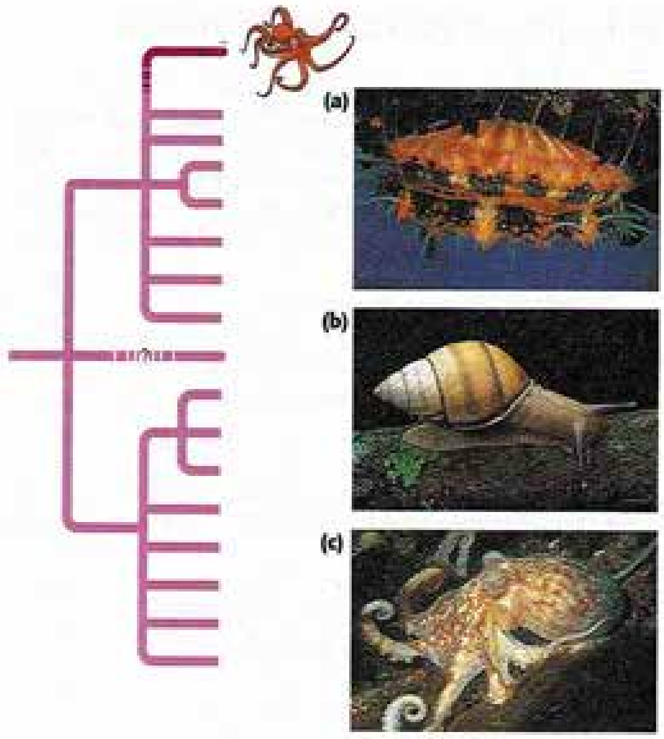


FIG. 28-18. POSIBLES RELACIONES FILOGENÉTICAS ENTRE LOS PROTÓSTOMOS. *Este árbol sólo muestra algunos de los grupos que actualmente se consideran protóstomos. Sus modos de vida, hábitat y reproducción son muy diversos. Ciertos autores proponen que los nematodos y los nematomorfos forman un grupo monofilético, al igual que los quinorrinchos, los loricíferos y los priapúlidos. Se discute también la conformación del grupo de los ecdisozoos, ya que la información con la que se cuenta para incluir a los nematodos en ese grupo es muy escasa como para sacar conclusiones definitivas. Los datos que sustentan esta hipótesis filogenética provienen principalmente del análisis comparativo de la fracción 18S del RNA ribosómico.*



DIVERSIDAD DE MOLUSCOS.
(a) *Bivalvo.* ***(b)*** *Gasterópodo.* ***(c)*** *Cefalópodo.*

accesorios que impulsan la sangre a través de las branquias. Los cefalópodos son los moluscos con mayor movilidad y grado de actividad, por lo cual tienen un consumo mayor de oxígeno y requieren un sistema circulatorio más complejo.

Bivalvos

Las cerca de 8.000 especies vivientes de bivalvos incluyen animales tan comunes como las almejas, las ostras, las vieiras y los mejillones. Derivan su nombre de las dos valvas en que se divide la concha. Las valvas izquierda y derecha están conectadas dorsalmente por una charnela con un ligamento flexible. Uno o dos músculos aductores grandes cierran herméticamente la concha en momentos de peligro.

En esta clase, el cuerpo se encuentra comprimido entre las valvas y, en general, no presenta una "cabeza distintiva" (véase fig. 28-19 b). Los bivalvos son llamados a veces pelecípodos, palabra que significa "pie en hacha", porque el pie muscular a menudo está muy desarrollado. Valiéndose de este "pie en hacha", la almeja puede enterrarse en la arena o el barro con una notable velocidad. Sin embargo, muchos bivalvos secretan cordones de proteína que les permiten fijarse firmemente a las rocas. El polímero adhesivo sintetizado por los mejillones –que consiste en una secuencia repetida de diez aminoácidos– es tan poderoso como un pegamento epóxido y, como puede suponerse, es resistente a la acción del agua salada. Se ha logrado –por medio de técnicas de DNA recombinante– producir cantidades suficientes de este adhesivo con el fin de usarlo, por ejemplo, en odontología y medicina, para unir dientes y huesos rotos.

Abundantes tanto en el agua salada como en la dulce, la mayoría de los bivalvos son herbívoros y se alimentan por filtración, principalmente de algas microscópicas. Sus branquias, que son grandes y complejas, recolectan partículas de alimento.

Los bivalvos tienen tres pares de ganglios de tamaño más o menos similar, el ganglio cerebral, el visceral y el pedal, además de dos pares de largos cordones nerviosos que los interconectan. Tienen estatocistos localizados habitualmente cerca de los ganglios pedales y células sensoriales que les permiten discriminar estímulos táctiles, reaccionar ante cambios químicos y de iluminación. La vieira, por ejemplo, tiene

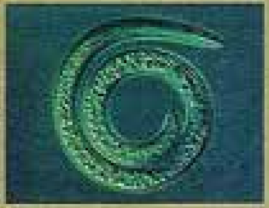
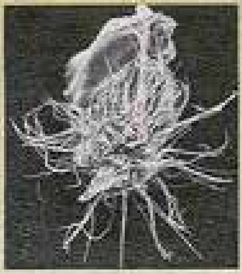
Cuadro 28-1. *Otros grupos de protóstomos*

Grupo	Características	
Rotíferos	Hay más de 1.500 especies conocidas, en su mayoría de agua dulce, algunas marinas y otras pocas viven sobre musgos. Son formas muy pequeñas (entre 0,1 y 1 mm de longitud). La mayoría de vida libre; hay especies sésiles, unas pocas coloniales y algunas parásitas. Tienen un extremo anterior, un tronco y un pie terminal y están cubiertos por una cutícula segmentada u ornamentada. En el extremo anterior se desarrolla la corona, órgano ciliado característico del phylum. A lo largo del tronco, la cutícula está engrosada, suele ser anillada y presentar ornamentaciones a modo de espinas o apéndices articulados. El pie es más angosto que el tronco y también puede estar anillado, incluso puede ocurrir que los aparentes segmentos de la cutícula se inserten unos dentro de otros. El pie suele terminar en cuatro prolongaciones denominadas "dedos". La boca se encuentra en posición ventral y el ano es subterminal y se ubica al final del tronco. Son suspensívoros o carnívoros. Tienen sexos separados y la mayoría de las especies presentan partenogénesis; los machos sólo se observan en determinadas épocas del año. La fecundación es interna.	 *Brachionus*
Sipuncúlidos	Se denominan gusanos cacahuete porque cuando son perturbados se contraen adoptando la forma de un cacahuete o maní. Miden de 1 a más de 60 cm de largo. Tienen una probóscide larga que puede retraerse dentro del cuerpo grueso y globoso. No presentan segmentación ni sedas. Sus larvas trocóforas son muy semejantes a las de los anélidos poliquetos.	 *Dendrostomum pyroides*
Forónidos	Miden de 4 a 25 centímetros de largo, viven en tubos coriáceos, en suelos blandos o sobre ellos, bajo aguas oceánicas de escasa profundidad. Tienen un tubo digestivo en forma de U y un anillo de tentáculos ciliados: el lofóforo. Los lofóforos se proyectan por encima del extremo superior del tubo, pero pueden retraerse hacia el interior cuando el animal es perturbado. Aunque habitualmente se encuentran agrupados, cada animal es independiente de los otros. La mayoría de las especies son hermafroditas y se conoce al menos una especie que se reproduce en forma asexual. Algunos autores consideran que los organismos de este grupo son deuterostomados y no protostomados. Sin embargo, existe un consenso en lo que respecta a considerarlos como el grupo hermano de los braquiópodos.	 *Phoronopsis harmeri*
Braquiópodos	Se conocen como lámparas de mar por la semejanza de su forma con lámparas de aceite griegas o romanas. Hasta muy entrado el siglo XIX se incluían en el grupo de los moluscos bivalvos. Sin embargo, tienen un lofóforo que los distingue claramente de los bivalvos. Además, las dos valvas de los braquiópodos son dorsales y ventrales y no izquierda y derecha como en los bivalvos. Se fijan al sustrato por un pedículo o pedicelo. Actualmente están representados por unas 325 especies, todas marinas y distribuidas en zonas de aguas frías; sin embargo, su registro fósil es sumamente diverso e incluye más de 12.000 especies. Aparecieron en el Cámbrico y tuvieron su momento de esplendor durante el Ordovícico. Fue uno de los grupos más afectados por la extinción en masa del Pérmico-Triásico. Algunos autores consideran que los braquiópodos deberían ubicarse dentro de los deuterostomados.	 *Terebratulina septen*
Nemertinos	Vulgarmente conocidos como gusanos proboscídeos, están representados por alrededor de 900 especies. Son de hábitos marinos, en su mayoría bentónicos, aunque existen un género dulceacuícola y algunas especies terrestres tropicales. Unas pocas especies son parásitas o comensales de bivalvos y cangrejos. Su	 *Tubulanus superbus*

Cuadro 28-1. *Otros grupos de protóstomos (Cont.)*

Grupo	Características	
	epidermis es ciliada. Su tamaño varía de unos pocos milímetros a 30 metros de longitud, aunque la mayoría están por debajo de los 20 centímetros. La característica más saliente del grupo es la proboscis, constituida por una invaginación epidérmica. La proboscis, que utilizan para capturar su alimento, no está conectada directamente con el tubo digestivo en la mayor parte de las especies del phylum (en algunos casos hay una conexión pero es secundaria), sino que es independiente y se evierte al exterior por una pequeña abertura ubicada en el extremo apical denominada "poro de la proboscis". En algunos casos, esta estructura puede estar armada con un estilete calcáreo. La boca es ventral y el ano se encuentra en posición terminal. Tienen sexos separados y una notable capacidad de regeneración. Tienden a autofragmentarse en situaciones de estrés	
Briozoos	Son diminutos animales coloniales que a menudo exhiben una división del trabajo entre sus miembros. Pueden encontrarse en cualquier tipo de superficie firme en agua salada y, con menos frecuencia, en agua dulce. Secretan una cubierta dura y protectora alrededor de sí mismos, desde la cual sólo se extienden los lofóforos individuales. Su nombre, que significa "animales musgo", deriva de la semejanza superficial de sus colonias con manchones de musgo. La mayoría son hermafroditas; las formas de agua dulce se reproducen en forma asexual y sexual. El ciclo de vida de los briozoos incluye una larva móvil. Las larvas se adhieren a granos de arena, y maduran rápidamente; la reproducción es sexual	 *Cryptosula*
Entoproctos	Animales solitarios o coloniales, de hábitos marinos, con excepción de un único género dulceacuícola. La mayoría viven fijos a sustratos como rocas o valvas de moluscos, algunos son comensales de otros animales marinos (p. ej., esponjas, briozoos). Su aspecto es muy similar al de los briozoos. Son formas pequeñas (menos de 5 mm). El cuerpo consta de un pedúnculo por el que se unen al sustrato, un cáliz que contiene los órganos internos y una corona de tentáculos ubicada en el extremo opuesto del pedúnculo. El tubo digestivo tiene forma de U. La boca y el ano se localizan ambos dentro de la corona de tentáculos, condición que los diferencia de los briozoos en los cuales la boca se encuentra dentro de la corona de tentáculos, mientras que el ano se ubica por fuera de ella. La reproducción por gemación es común tanto en las formas coloniales como en las solitarias. Son hermafroditas	 *Barentsia benedeni*
Tardígrados	Diminutos animales segmentados (de no más de 1,2 mm de longitud), llamados frecuentemente "osos de agua". Comunes en el agua dulce y en la película de humedad que recubre los musgos, se desplazan pesadamente sobre sus cuatro pares de gruesas patas. Su cutícula protectora es fina, pero pueden sobrevivir a la desecación. Cuando las condiciones son desfavorables, entran en un estado de animación suspendida y permanecen latentes, en algunos casos durante años, hasta que nuevamente la humedad los reanima. En este estado pueden sobrevivir a temperaturas extremas que ningún otro animal podría tolerar (desde 150 °C a -270 °C). Los sexos están separados, pero en algunas especies no se conocen machos y las hembras producen huevos por partenogénesis	 "Oso de agua"
Onicóforos	Se asemejan a orugas y se los llama comúnmente gusanos peludos. Tienen una combinación particularmente notable de características de anélidos y artrópodos. Las características compartidas con los anélidos incluyen cuerpo relativamente blando, metanefridios dispuestos metaméricamente, pared corporal muscular y aparato reproductor ciliado. Por otra parte, sus mandíbulas, que derivan de apéndices, la cutícula protectora, el cerebro relativamente grande y los aparatos respiratorio y	 *Peripatus*

Cuadro 28-1. *Otros grupos de protóstomos (Cont.)*

Grupo	Características
	circulatorio se asemejan a los de los artrópodos. Sus antenas y ojos son similares a los que presentan los anélidos poliquetos y los artrópodos. Aunque algunos ponen huevos, la mayoría produce progenie viva. Además, en algunas especies, los embriones se desarrollan dentro de una estructura análoga a un útero y se nutren a través de una estructura de tipo placentario, análoga a la placenta de los mamíferos. Los onicóforos modernos son todos terrestres y viven en habitáculos húmedos, principalmente en el hemisferio sur. Sin embargo, la evidencia fósil indica que las primeras especies de este grupo fueron marinas.
Nematomorfos	Conocidos vulgarmente como gusanos crines de caballo, este grupo está representado por unas 235 especies. Está compuesto por organismos de vida libre en estado adulto (se encuentran en agua dulce o en suelos muy húmedos) y larvas parásitas (sobre todo de artrópodos). Su cuerpo es muy largo y delgado (con una longitud próxima a los 36 cm y un diámetro de 1 mm). Su cabeza está bien definida. Son organismos de sexos separados y poseen fecundación interna. Las larvas penetran activa o pasivamente en el hospedador, en este último caso al ser ingeridas en estado de quiste.  Nematomorfo
Quinorrincos	Se trata de organismos vermiformes de muy pequeño tamaño (de menos de 1 mm de longitud). Habitan en los intersticios de la arena marina, desde la zona litoral hasta varios miles de metros de profundidad. Carecen de cilios externos libres (condición que los distingue de los rotíferos, grupo con el que tienen una gran semejanza externa). Se conocen alrededor de un centenar de especies de este phylum. Presentan una cutícula quitinosa segmentada, de modo que el primer segmento corresponde a la cabeza, el segundo al cuello y en los adultos el tronco consta de 11 segmentos. La boca se ubica en un cono anterior extensible que está rodeado por un círculo de espinas. La cabeza puede retraerse dentro del tronco, característica a la que el grupo debe su nombre ("hocico móvil"). Son organismos de sexos separados.  *Centroderes spinosus*
Loricíferos	Son animales marinos de tamaño muy pequeño. La descripción del grupo se basa en el género *Nanoloricus*. La mayor parte del cuerpo (abdomen) está protegida por un par de placas laterales de naturaleza cuticular que constituyen la lórica. Fuera de la lórica se ubica el tórax o cuello que presenta espinas. Este cuello se continúa con un extremo anterior en forma de cono denominado "introverso", que también presenta espinas. En el extremo apical del introverso se ubica un cono bucal rodeado de 8 estiletes. El ano se ubica en el extremo opuesto del animal. Los loricíferos presentan sexos separados.  *Nanoloricus misticus*
Priapúlidos	Este phylum es muy poco diverso, sólo reúne algo más de 10 especies. Se trata de pequeños organismos marinos (0,5 mm a 20 cm) que viven enterrados en el fango desde las zonas costeras hasta las aguas profundas. Su cuerpo tiene forma de gusano o pepino. Presentan una porción anterior o proboscis en forma de barril que representa un tercio del cuerpo del animal. Los dos tercios restantes corresponden al abdomen. En muchas especies de priapúlidos, el extremo posterior del abdomen presenta 1 o 2 apéndices caudales que podrían estar relacionados con la respiración. Son organismos de sexos separados y la fecundación es externa.  *Priapulis caudatus*

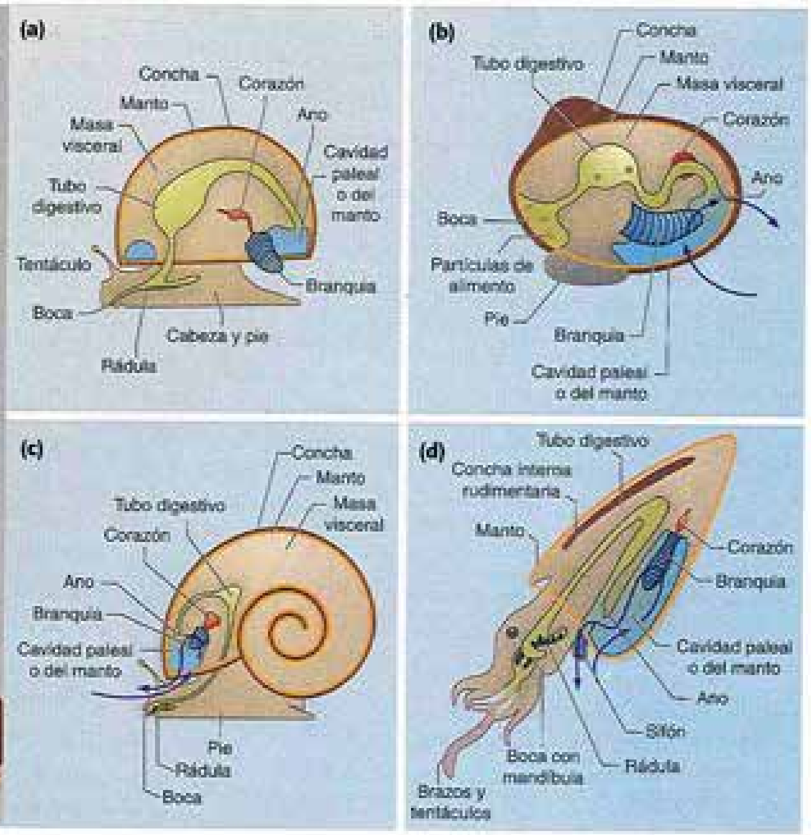


FIG. 28-19. PLAN CORPORAL DE LOS MOLUSCOS. ***(a)*** *Molusco primitivo hipotético.* ***(b)*** *Los bivalvos, como esta almeja, generalmente son sedentarios y se alimentan filtrando el agua que circula por el batir de los cilios que atraviesan las branquias. Tienen dos valvas laterales y carecen de rádula.* ***(c)*** *En los gasterópodos, ejemplificados por el caracol, la masa visceral presenta una torsión de 180 grados. En consecuencia, la boca, el ano y las branquias se encuentran en la parte anterior.* ***(d)*** *En los cefalópodos, como el calamar, la cabeza está modificada en un conjunto de brazos y parte del pie forma un sifón tubular por donde el agua puede ser expulsada con fuerza. Esto permite una locomoción a retropropulsión. Las flechas indican la dirección del movimiento del agua. Los cefalópodos tienen sistema circulatorio cerrado y un saco que contiene una "tinta" que, liberada al agua, forma una "cortina" detrás de la cual se esconden de sus depredadores.*

múltiples ojos cuya estructura se muestra muy compleja; un solo individuo puede tener cien o más ojos localizados en el borde del manto. Sin embargo, sólo parecen ser capaces de detectar luces y sombras.

Se postula que en los moluscos más primitivos los sexos estaban separados y la fecundación era externa. Esta condición primitiva fue retenida por la mayoría de los bivalvos, aunque diversos linajes diferentes adquirieron en forma secundaria patrones de fecundación interna. Las especies hermafroditas y las hembras de algunas especies de sexos separados poseen estructuras reproductivas llamadas "sacos de incubación", que protegen a la progenie durante las primeras fases del desarrollo.

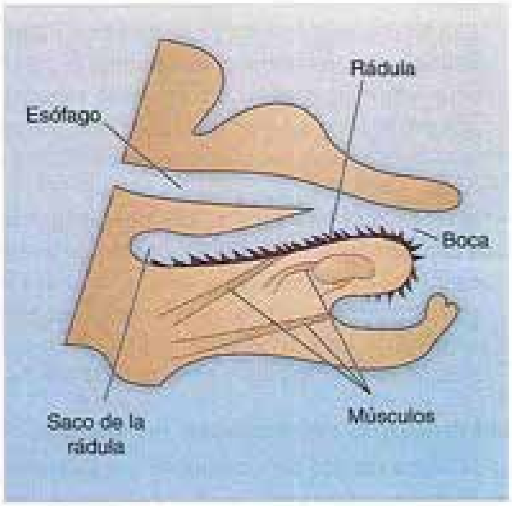
Gasterópodos

Los gasterópodos –que incluyen a los caracoles, buccinos, litorinas, orejas de mar y babosas– son el grupo más grande de moluscos (incluyen al menos 40.000 especies vivientes). Tienen una concha única, que en algunas especies puede perderse secundariamente. Los gasterópodos son comunes en el agua salada y dulce, aunque también los hay terrestres. Su singularidad radica en que algunos miembros son capaces de digerir celulosa y otros carbohidratos estructurales que no pueden ser digeridos por la mayoría de los animales. Además de los herbívoros, los gasterópodos incluyen especies omnívoras, una gran variedad de especies carnívoras especializadas, carroñeras y también algunas parásitas.

Los gasterópodos han perdido la simetría bilateral característica de otros moluscos y se han vuelto asimétricos por un curioso proceso anatómico de desarrollo llamado torsión. La torsión, que es un fenómeno diferente del enrollamiento de la concha, consiste en un giro de 180° del cuerpo con respecto al céfalo-pie, que ocurre a medida que avanza el desarrollo de estos animales. Se inicia por la contracción de un músculo grande, que corre del lado derecho de la concha al lado izquierdo del céfalo-pie. Continúa con el crecimiento asimétrico de un lado del cuerpo, que crece con más rapidez que el otro lado. Como resultado de la torsión, la concha, la cavidad del manto y la masa visceral se mueven de modo tal que las partes que en otros organismos están situadas en la parte posterior del cuerpo, en éstos se encuentran por encima de la cabeza (véase fig. 28-19 c). Como consecuencia de esta organización de los órganos internos, la branquia y el metanefridio derechos están ausentes por completo en muchas especies. En aquellos casos en los que la concha ha desaparecido en el curso de la evolución posterior, como se observa en las babosas, la cavidad paleal por lo general se encuentra desplazada hacia atrás, en la posición original que se supone que tenía en el molusco ancestral, pero las branquias y otros órganos están ausentes.

Los caracoles terrestres no tienen branquias pero las paredes de la cavidad paleal son ricas en vasos sanguíneos, lo que permite que allí se realice el intercambio gaseoso. De esta manera, la cavidad paleal se constituye, en efecto, en un pulmón. Algunos caracoles, cuyos ancestros probablemente fueron terrestres, han regresado al agua, pero no han recuperado las branquias; estos organismos emergen a la superficie a intervalos para atrapar una burbuja fresca de aire en la cavidad paleal, tal como lo hacen los caracoles del género *Pomacea* en los ríos y lagunas de Sudamérica.

Los gasterópodos, que llevan una existencia más móvil y activa que los bivalvos, tienen un sistema nervioso ganglionar provisto de seis pa-



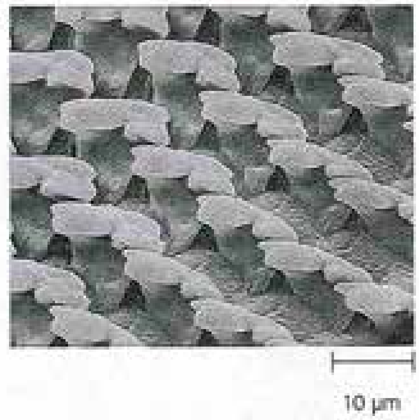


***FIG. 28-20. ESTRUCTURAS DE LA CABEZA DE UN CARACOL. (a)** Esquema del corte longitudinal de la cabeza de un caracol terrestre en el que se muestra la rádula. Los dientes de la rádula raspan y desmenuzan sustancias alimenticias y luego las llevan al esófago. **(b)** Microfotografía electrónica de barrido que muestra los dientes radulares de un diminuto caracol terrestre que se alimenta de trocitos de hojas muertas. Los dientes grandes (arriba a la izquierda) cortan y desmenuzan la hoja; los más pequeños (abajo a la derecha) empujan los trozos en la boca del caracol.*

res de ganglios conectados por cordones nerviosos (fig. 28-21). Presentan una concentración de células nerviosas en el extremo anterior, donde están situados los tentáculos que tienen quimiorreceptores y receptores táctiles. Los ojos pueden presentar una alto grado de desarrollo; sin embargo, sólo detectan cambios en la intensidad lumínica.

En algunos gasterópodos se ha retenido la forma primitiva de reproducción: sexos separados con fecundación externa. Sin embargo, en la mayoría, la fecundación es interna; el hermafroditismo ha aparecido repetidamente en este grupo. En algunas especies, los animales son hermafroditas secuenciales: machos, cuando son más jóvenes y hembras, cuando son más viejos y de mayor tamaño.

Cefalópodos

Los cefalópodos ("cabeza-pies") se pueden considerar, en muchos aspectos, los invertebrados más complejos. Las 650 especies vivientes de este grupo estrictamente marino rivalizan con los vertebrados en complejidad. Depredadores activos, compiten con mucho éxito con los peces. Aunque poseen las características clave de los moluscos, los cefalópodos presentan grandes modificaciones respecto del morfotipo del molusco ancestral (véase fig. 28-19 a, c). La cabeza tiene ojos conspicuos y una boca central rodeada de brazos, alrededor de noventa en *Nautilus*, diez en el calamar y ocho en el pulpo. *Nautilus* es el único género de cefalópodos actuales provisto de concha, que está dividida por septos en una serie de cámaras; el animal ocupa sólo la cámara más externa y el resto de las cámaras actúan como órganos de flotación. Los cefalópodos con concha fueron muy abundantes en el pasado y la mayoría de las especies de este tipo pertenecían a dos grandes grupos: nautiloidea y amonitoidea. Los nautiloideos aparecieron en el Cámbrico superior y florecieron a lo largo de la era Paleozoica, hacia fines de la cual comenzó la declinación del grupo hasta quedar prácticamente extintos en el Mesozoico, en el límite Triásico-Jurásico (véase cap. 21, cuadro 21-1). La única forma actual del grupo es el género *Nautilus* que incluye seis especies (o subespecies según distintos autores). Por su parte, los amonites aparecieron en el período Devónico (durante el Paleozoico pero más tarde que los nautiloideos) y se extinguieron a finales del Mesozoico (límite Cretácico-Terciario) durante la misma extinción en masa que afectó a los dinosaurios.

En el calamar y su pariente, la jibia o la sepia, la concha se restringe a un soporte interno rígido al que suele denominarse "pluma" y que en el pulpo falta por completo.

La ausencia de la concha externa da al manto más flexibilidad, lo que permite, entre otras actividades, la propulsión a chorro por la cual los cefalópodos se desplazan a gran velocidad en el agua. Habitualmente, el agua incorporada a la cavidad paleal baña las branquias y luego es expulsada lentamente a través del sifón (véase fig. 28-19 c). Cuando un cefalópodo está cazando o es perseguido, puede contraer la cavidad paleal en forma súbita, lo cual hace salir, repentinamente, un chorro de agua que dispara al animal hacia atrás; además, el calamar y el pulpo pueden girar el sifón casi en cualquier dirección que elijan. Los cefalópodos también tienen sacos de los que pueden expulsar un fluido oscuro conocido como "tinta", que forma una "nube" detrás de la cual quedan ocultos. Estos fluidos coloreados fueron, en épocas pasadas, la fuente de las tintas comerciales. *Sepia* es el nombre del género de la jibia de la que se obtenía una tinta de color pardo.

Los cefalópodos tienen cerebros complejos, compuestos por muchos grupos de ganglios, los cuales sirven de base a sistemas sensoriales altamente desarrollados que les permiten tener un complejo comportamiento depredador. Sus ojos son notablemente similares a los de los humanos y tienen una agudeza similar aunque, en apariencia, no tienen visión estereoscópica. El movimiento característico de la cabeza parece ser el modo mediante el cual estiman distancias, fijando un objeto desde dos puntos de vista distintos, al igual que los agrimensores triangulan un mojón distante. Estos cerebros grandes tienen coberturas cartilaginosas. Las respuestas rápidas de los cefalópodos son posibles

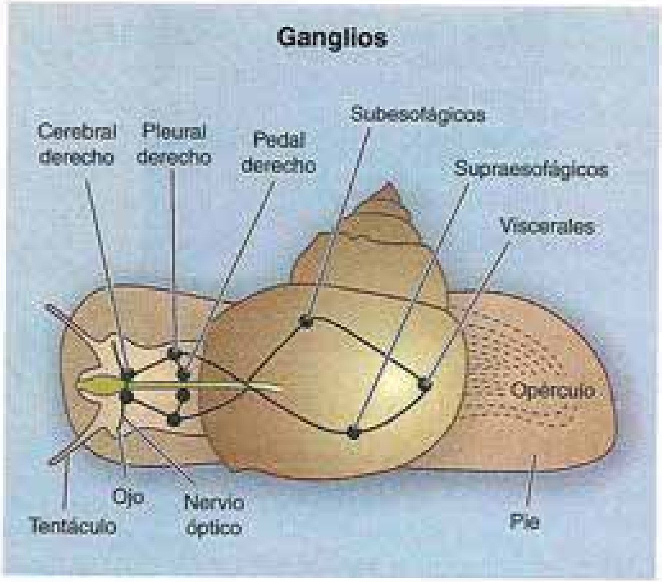


FIG. 28-21. SISTEMA NERVIOSO GANGLIONAR DE UN GASTERÓPODO. *Los ganglios cerebrales inervan los tentáculos y los ojos; los ganglios pleurales, el manto; el ganglio pedal, los músculos del pie; y los ganglios subesofágicos, supraesofágicos y viscerales inervan la masa visceral. Durante el desarrollo, la torsión de la masa visceral en sentido contrario a las agujas del reloj, da por resultado el patrón de figura en forma de ocho que se ve aquí, en el cual un nervio principal pasa por encima y el otro por debajo del esófago. El opérculo, una placa endurecida unida al pie, funciona como una puerta cuando el cuerpo del caracol se retira dentro de la concha.*

por la presencia de un haz de fibras nerviosas gigantes que controlan los músculos del manto.

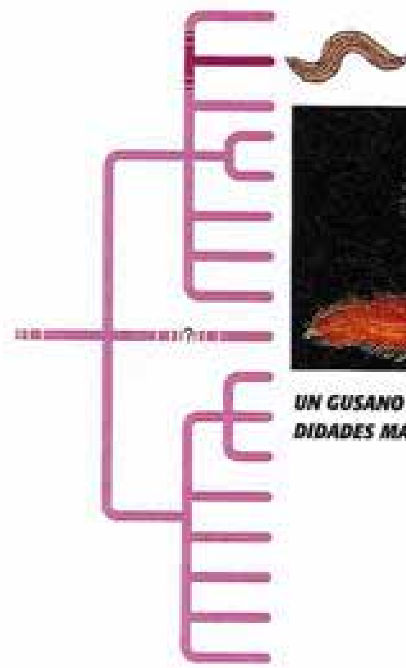
En los cefalópodos, los sexos siempre están separados y la fecundación es interna. El comportamiento de cortejo y apareamiento es complejo y los machos con frecuencia luchan por acceder a las hembras. La fecundación ocurre cuando el macho transfiere, por medio de uno de sus tentáculos, paquetes de espermatozoides (llamados *espermatóforos*) desde su cavidad paleal hasta la cavidad paleal de la hembra. La hembra produce una masa gelatinosa en la que permanecen inmersos los huevos y, así, los embriones en desarrollo quedan protegidos hasta que nacen. Los pulpos juveniles tienen el mismo aspecto que los adultos; sólo difieren en el tamaño. En *Octopus* y algunos otros géneros de cefalópodos, la madre limpia y airea la masa de huevos.

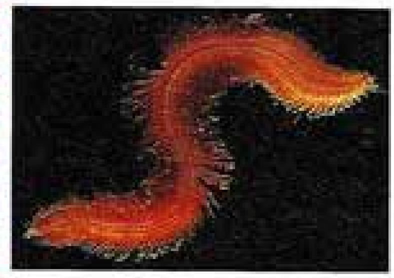
Otros grupos de moluscos

- Unas 250 especies de animales marinos vermiformes –conocidos como solenogastros (fig. 28-22a)– constituyen el grupo de Aplacóforos, que significa sin placas. Aunque no tienen concha y su pie es notablemente reducido, se identifican de manera inequívoca como moluscos por la presencia de una rádula.
- Las aproximadamente 600 especies de quitones (fig. 28-22b) se ubican en el grupo de los poliplacóforos. Comunes en las costas oceánicas barridas por el oleaje, los quitones tienen un cuerpo algo aplanado cubierto por una concha dorsal formada por una serie de ocho placas. A cada lado del cuerpo hay una serie de branquias suspendidas entre el manto y el pie.
- Los monoplacóforos contienen sólo once especies vivientes. La primera especie, *Neopilina galatheae* (fig. 28-22c), fue descubierta en 1952 en una fosa oceánica profunda frente a Costa Rica. Presenta una sola concha dorsal grande de poco más de 2,5 cm de largo y una inusual estructura anatómica: posee cinco pares de branquias, seis pares de metanefridios y ocho pares de músculos retráctiles, con los cuales puede hacer que la concha descienda y proteja su cuerpo blando.
- Los escafópodos incluyen unas 350 especies con conchas con forma de colmillos (fig. 28-22d). Estos habitantes de las costas marinas tienen conchas tubulares y largas, abiertas en ambos extremos. Llevan una vida sedentaria, enterrados en la arena o en el lodo. El agua, que transporta los gases disueltos, entra y abandona la cavidad paleal a través del extremo angosto y expuesto de la concha.

Lofotrocozoos segmentados: los anélidos

Durante un largo tiempo se creyó que los anélidos compartieron un mismo antecesor próximo con los artrópodos, pero evidencias recientes sugieren que esta idea no es correcta.





UN GUSANO POLIQUETO DE LAS PROFUNDIDADES MARINAS.

Las características derivadas más destacadas de los anélidos son:
- Cuerpo segmentado.
- Sedas, setas o quetas, conjuntos de pequeños cilindros quitinosos que se mantienen unidos por una proteína esclerotizada.

El término anélido deriva del latín y hace referencia al aspecto más distintivo de este grupo: la división del cuerpo en segmentos o metámeras, similares a anillos. Son gusanos marinos, de agua dulce y terrestres. También hay formas parásitas. El phylum incluye unas 13.000 especies. No existen evidencias que confirmen la monofilia del grupo de los anélidos, pese a lo cual, en ausencia de interpretaciones alternativas confiables, se sigue considerándolo un phylum único e independiente en las clasificaciones.

Los anélidos tienen un celoma segmentado, un intestino tubular y un sistema circulatorio cerrado. Las metámeras (segmentos que componen el cuerpo) son visibles como anillos en el lado externo y están

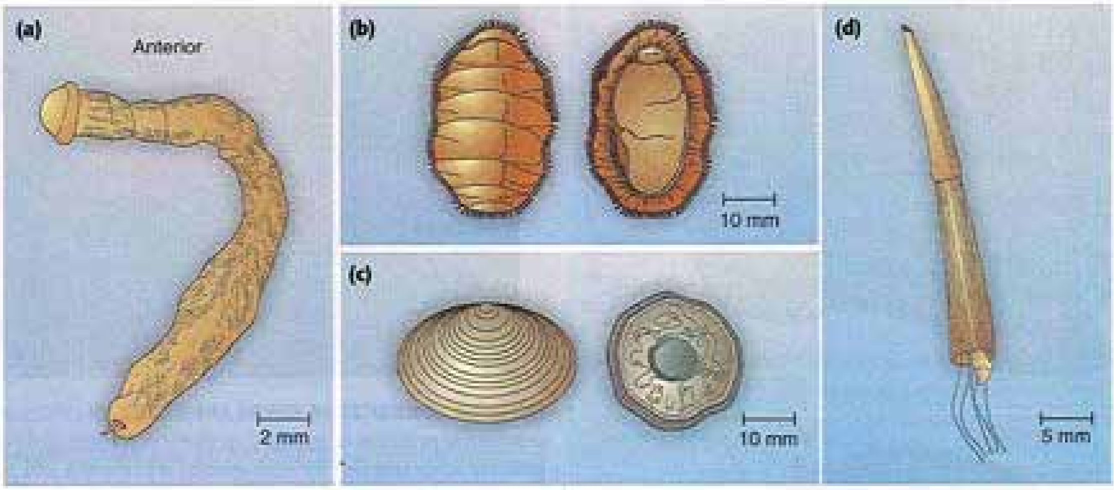


FIG. 28-22. REPRESENTANTES DE OTROS GRUPOS DE MOLUSCOS. ***(a)*** *Un solenogastro (aplacóforo). Su cuerpo vermiforme está cubierto de cerdas finas. Las estructuras que se ven en la parte posterior del animal son las branquias.* ***(b)*** *Vista dorsal (a la izquierda) y ventral (a la derecha) de un quitón (poliplacóforo). La concha dorsal de ocho placas está rodeada por un cinturón del manto, cubierto de espículas duras. En la vista ventral, el pie se ha desviado en la parte izquierda para mostrar las branquias dentro de la cavidad del manto. En la parte anterior del animal está la boca, a través de la cual sobresale la rádula cuando se alimenta.* ***(c)*** *Vista dorsal y ventral de Neopilina galatheae, primer representante viviente conocido de los monoplacóforos. La gran estructura central de la superficie ventral es el pie, circundado por cinco pares de branquias.* ***(d)*** *Colmillo de mar (escafópodo). Este molusco se entierra en la arena o el barro con el gran pie que asoma desde el extremo ancho de la concha. Los tentáculos especializados llevan partículas de alimento o pequeños organismos, entre ellos, diatomeas, a la boca que se encuentra oculta dentro de la concha.*

separados por particiones (septos) en el interior. Al igual que en los moluscos, los desechos nitrogenados del fluido celómico se eliminan a través de los metanefridios que regulan su composición química. Tradicionalmente se reconocen tres grupos de anélidos:

- los oligoquetos (lombrices terrestres, con algunos representantes de agua dulce y marinos),
- los poliquetos (principalmente marinos) y
- los hirudíneos (vulgarmente denominados sanguijuelas, ectoparásitos de animales acuáticos y de vertebrados).

Esta clasificación se está debatiendo en los últimos tiempos y es posible que pronto acabe por ser modificada. Incluso algunos autores piensan que es necesario incluir dentro de los anélidos a un grupo de organismos marinos que hasta el momento se ha considerado dentro de otro phylum independiente: los echiúridos o gusanos cuchara.

Oligoquetos: las lombrices de tierra

El cuerpo de la lombriz forma segmentos regulares, la mayoría idénticos. Las excepciones principales a esta regla de la estructura segmentada se encuentran en los segmentos anteriores en los que se hallan áreas especializadas de los sistemas nervioso, digestivo, circulatorio y reproductor. En la figura 28-23 se ilustra la organización interna de una lombriz de tierra (fig. 28-23).

El cuerpo cilíndrico está envuelto por dos conjuntos de músculos segmentados: uno dispuesto en sentido longitudinal y el otro circundando a los segmentos. Cuando la lombriz de tierra se mueve, fija alguno de sus segmentos mediante las quetas y los músculos circulares de los segmentos anteriores a los segmentos fijados se contraen; así, el cuerpo se alarga hacia adelante. Luego, las quetas delanteras se fijan y los músculos longitudinales se contraen, mientras quedan liberados los segmentos posteriores, que son tirados hacia adelante. El celoma está dividido por septos que se encuentran entre los segmentos y también está dividido en compartimientos izquierdo y derecho, dentro de cada segmento. Esta disposición, en combinación con los dos conjuntos de músculos segmentados, permite un control muy fino sobre los movimientos de pequeñas partes del cuerpo.

El tracto digestivo de la lombriz de tierra es un tubo largo y recto (fig. 28-23 a). La lombriz de tierra hace túneles al pasar material del suelo a través de su tracto digestivo y lo elimina en forma de excrementos, una actividad incesante que ayuda a desmenuzar, enriquecer y airear el suelo. En los últimos años de su vida, Charles Darwin realizó estudios sobre las lombrices de tierra y estimó que estos animales producen unas 15 toneladas por año de depósitos en unos 4.000 metros cuadrados de tierra. Si se considera la densidad de lombrices que se encuentran en una unidad de superficie se calcula que en el curso de un año cada lombriz puede remover alrededor de 600 gramos de tierra.

El sistema circulatorio de la lombriz de tierra (fig. 28-23b) es cerrado y se compone de vasos longitudinales que corren a lo largo de todo el animal. Tiene cinco pares de "corazones" que conectan el vaso dorsal y el ventral. Sus contracciones irregulares fuerzan la sangre hacia atrás, por el vaso ventral. Tanto los corazones como el vaso dorsal tienen válvulas que evitan el reflujo de sangre.

Las lombrices de tierra, a diferencia de los moluscos, no tienen órganos respiratorios especiales; la respiración ocurre por difusión simple a través de la superficie del cuerpo.

El sistema excretor de la lombriz de tierra consiste en un par de metanefridios por cada segmento (fig. 28-23c). El líquido celómico es llevado al embudo por el batir de los cilios y se excreta a través de un

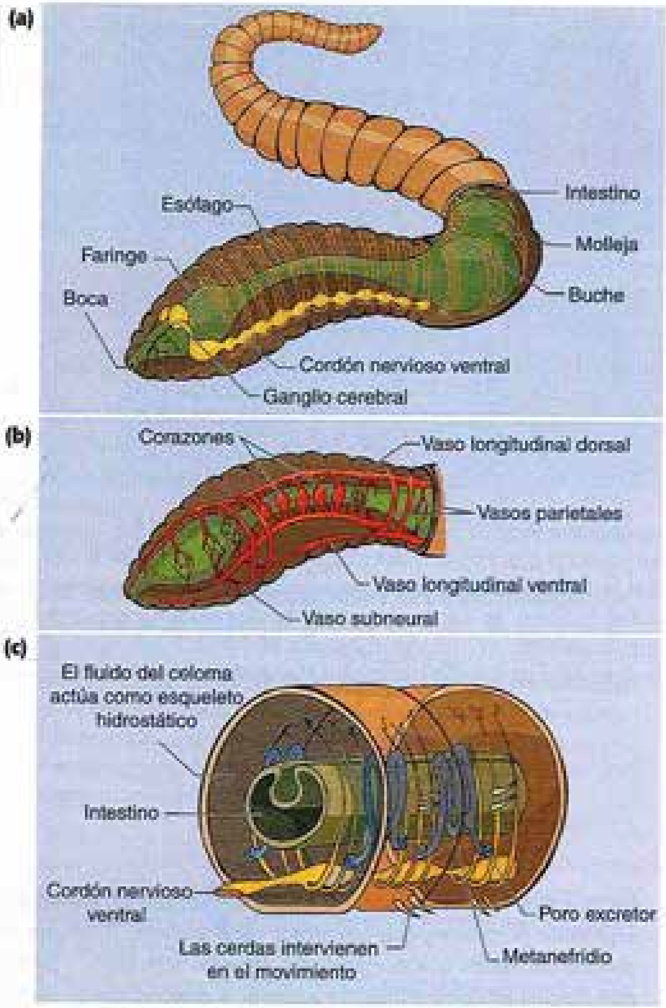


FIG. 28-23. ORGANIZACIÓN INTERNA DE UNA LOMBRIZ DE TIERRA. ***(a)*** *Tubo digestivo de una lombriz de tierra. La boca conduce a una faringe muscular, que succiona la vegetación y otros materiales orgánicos en descomposición, al igual que detritos. Éstos son almacenados en el buche y triturados en la molleja con la ayuda de partículas del suelo. Se observa también la concentración de ganglios en la parte anterior y el cordón nervioso ventral.* ***(b)*** *El sistema circulatorio de la lombriz de tierra está constituido por vasos longitudinales que corren a lo largo de todo el animal, uno dorsal y dos ventrales. Existen cinco pares de corazones conectando el vaso dorsal y el ventral mayor. Los anélidos tienen un sistema circulatorio cerrado en el que la sangre fluye completamente a través de vasos.* ***(c)*** *Tres segmentos de la lombriz de tierra. Cada segmento contiene dos metanefridios, tres pares de nervios –que se ramifican desde el cordón nervioso central que corre a lo largo de la superficie ventral–, una porción del tracto digestivo y una cavidad celómica izquierda y derecha. En cada segmento también hay cuatro pares de cerdas o sedas que permiten fijar una parte del cuerpo mientras otra se mueve hacia adelante.*



FIG. 28-24. LOMBRICES DE TIERRA APAREADAS. *Las cabezas de las lombrices se encuentran en direcciones opuestas y sus superficies ventrales quedan en contacto. El clitelo, una banda engrosada que rodea al cuerpo de cada una de ellas, secreta una sustancia mucosa que las mantiene unidas durante la cópula. Los espermatozoides son descargados, a través de poros presentes en segmentos especializados de cada lombriz, dentro de los receptáculos para espermatozoides que posee su pareja. Después de que las lombrices se separan, el clitelo secreta una banda mucosa, o capullo, en cuyo interior se descargan primero los gametos femeninos y luego los masculinos.*

poro externo. Durante su pasaje a través del metanefridio, el agua necesaria, otras moléculas y diversos iones se reabsorben y los productos de desecho son excretados al exterior.

Las lombrices de tierra tienen una variedad de células sensoriales. Las células del tacto, o mecanorreceptores, contienen pelos que, al ser estimulados, disparan un impulso nervioso. En cada segmento hay grupos de mecanorreceptores. Es probable que los pelos también respondan a vibraciones del suelo, a las cuales es muy sensible la lombriz de tierra. Estos animales no tienen ocelos ni ojos, pero presentan células sensibles a la luz que abundan en los segmentos anteriores y posteriores del cuerpo. Los receptores de humedad, ubicados en los primeros segmentos, son las células más sensibles. Los movimientos de cada segmento están regidos por nervios formados por axones de neuronas motoras cuyos cuerpos celulares se agrupan en un par de ganglios y son activados por el movimiento del segmento contiguo anterior. Así, una lombriz de tierra sin cabeza puede moverse en forma coordinada, pero no puede hacerlo si se le extirpan sus ganglios cerebrales: en ese caso se mueve incesantemente. Esto indica que los ganglios cerebrales inhiben y modulan la actividad. Ciertas fibras nerviosas se reúnen en un cordón nervioso doble fusionado, que corre a lo largo de la superficie ventral del cuerpo y que deriva de un anillo que rodea la faringe en el extremo anterior del animal (véase fig. 28-23a). Los cordones nerviosos contienen fibras de conducción rápida que hacen posible que la lombriz de tierra contraiga su cuerpo entero muy rápido, por ejemplo, al introducirse en su túnel cuando se la perturba.

Las lombrices de tierra son hermafroditas y algunas pueden reproducirse por partenogénesis. En la mayoría de las especies, dos lombrices quedan unidas por secreciones mucosas del *clitelo*, una zona particular de la epidermis ubicada en el tercio anterior del animal, que posee un conjunto especial de células glandulares. Luego, ambas intercambian espermatozoides y se separan (fig. 28-24). Dos o tres días después, el clitelo forma una segunda vaina mucosa rodeada por una rígida capa protectora externa de quitina. Esta vaina es empujada hacia adelante a lo largo del animal por movimientos musculares de su cuerpo. Cuando pasa sobre los segmentos que tienen poros –gonoporos femeninos–, recoge una cantidad de oocitos maduros y luego, continuando su avance recoge los espermatozoides depositados en los receptáculos espermáticos o espermatecas. Una vez que la banda muco-

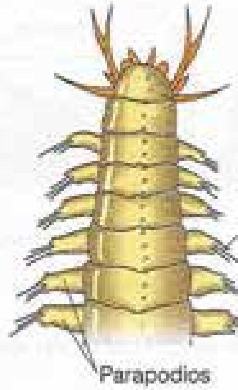


FIG. 28-25. REGIÓN CEFÁLICA DE UN POLIQUETO. *A diferencia de la lombriz de tierra, los poliquetos tienen una cabeza bien diferenciada con apéndices sensoriales y parapodios laterales ("pies laterales") con muchas sedas.*



FIG. 28-26. HIRUDÍNEOS. *Las sanguijuelas son chupadoras de sangre y tienen tubos digestivos que permiten su almacenamiento. Varían en tamaño entre 1 y 30 centímetros y se encuentran principalmente en aguas interiores o en lugares terrestres húmedos donde parasitan a vertebrados. Unas pocas especies son depredadoras; se alimentan de gusanos e insectos a los que tragan enteros. En la fotografía se muestra una sanguijuela medicinal, del género Hirudo, del tipo usado comúnmente para las sangrías. La sangría, una de las formas de tratamiento médico más comunes hasta el siglo XIX, fue usada para tratar a pacientes que sufrían de tos convulsiva, gota, ebriedad, reumatismo, dolor de garganta y asma, entre otras afecciones. Por lo general, se sangraba a los pacientes "hasta que se desmayaban". Mediante este procedimiento podían llegar a perder hasta un litro y medio de sangre.*

sa se ha deslizado por encima de la cabeza de la lombriz, sus costados se reúnen; así, los huevos fecundados quedan encerrados en una pequeña cápsula de la que nacen las nuevas lombrices.

Poliquetos

Tal vez los oligoquetos y los hirudíneos sean las formas más conocidas de este grupo, pero los poliquetos son sin duda los más diversos dentro de los anélidos, con más de 9.000 especies reconocidas.

Los poliquetos, casi todos marinos, difieren en varios aspectos de las lombrices de tierra y otros oligoquetos, principalmente porque tienen una variedad de apéndices que incluyen tentáculos, antenas y piezas bucales especializadas. En los poliquetos la cefalización es más evidente que en los oligoquetos.

Cada segmento contiene dos extensiones carnosas –los parapodios– que participan en la locomoción (fig. 28-25). Asimismo, dado que están muy irrigados por vasos sanguíneos, son importantes en el intercambio gaseoso. En los poliquetos, como en otros animales segmentados, hay una tendencia a la división del trabajo entre los segmentos, lo que lleva a la fusión de segmentos o tagmosis. Los poliquetos tienen diversos estilos de vida. Algunos son depredadores móviles, que usan sus fuertes mandíbulas para alimentarse de pequeños animales. Otros son más sedentarios y se alimentan de materiales suspendidos en el agua o depositados en sedimentos del fondo. Muchos poliquetos viven en tubos proteicos o de carbonato de calcio que ellos mismos producen (tubícolas) y se reúnen en el fondo oceánico. Habitualmente, los sexos están separados, la fecundación es externa y durante el desarrollo presentan una larva trocófora de vida libre.

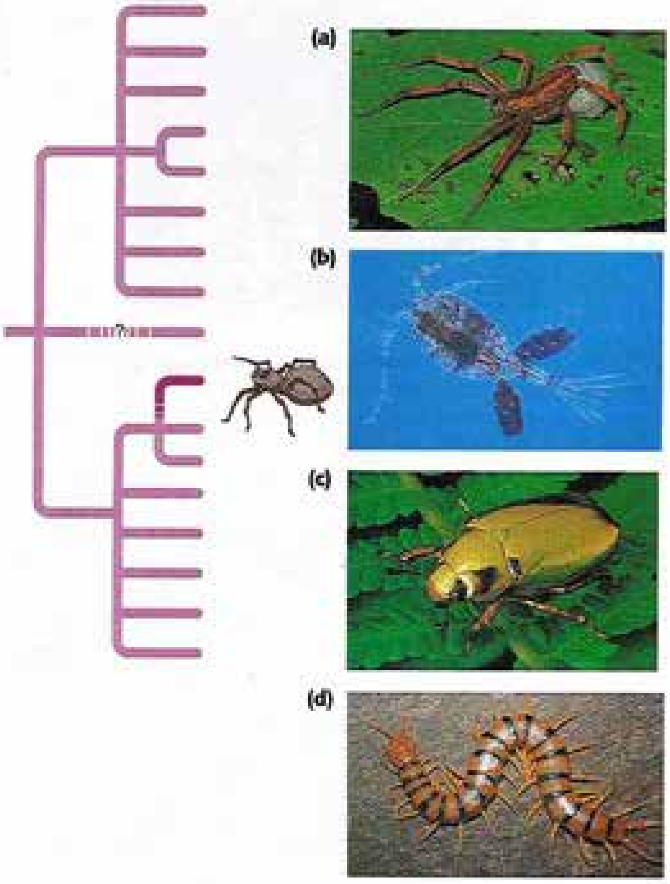
Hirudíneos

Los hirudíneos son las sanguijuelas, animales con cuerpos aplanados, a menudo lanceolados, con una ventosa en cada extremo (fig. 28-26). Hay especies dulceacuícolas (la mayor parte), marinas y terrestres (unas pocas). En la mayoría de las especies se han perdido las sedas y los animales reptan o bien nadan con un movimiento ondulatorio. Al igual que la lombriz de tierra y otros oligoquetos, las sanguijuelas son hermafroditas.

Las mayor parte de las sanguijuelas son ectoparásitas y se alimentan de sangre que succionan; unas pocas especies son depredadoras. Se unen a sus hospedadores por medio de una ventosa posterior y, luego, de una ventosa anterior; laceran la piel del hospedador con sus mandíbulas agudas o abren una entrada en la piel por medio de enzimas. Finalmente, secretan sustancias químicas en el torrente sanguíneo del hospedador, que impiden la formación de coágulos. Una de estas sustancias, llamada con propiedad hirudina, es el anticoagulante natural más poderoso que se conozca. El gen que codifica la hirudina –polipéptido formado por 75 aminoácidos– se ha clonado recientemente con el objeto producir este anticoagulante para el tratamiento de víctimas de ataques cardíacos y de pacientes con aterosclerosis grave. Otra sustancia presente en la saliva de la sanguijuela ha demostrado inhibir la dispersión de las células malignas en el cáncer de pulmón. Sin embargo, a diferencia de otros hematófagos, los hirudíneos no secretan ningún anestésico en su saliva. La digestión de las sanguijuelas es muy lenta; algunas especies pueden desarrollarse normalmente con sólo dos ingestas anuales. Cuando se alimentan, son capaces de ingerir de dos a diez veces su peso en sangre.

Ecdisozoos con cuerpos articulados: los artrópodos

Como vimos, dentro del grupo de los protóstomos los ecdisozoos son el grupo hermano de los lofotrocozoos (véase fig. 28-18). Los ecdisozoos incluyen a los artrópodos, los organismos más abundantes en número de especies de la Tierra. Los artrópodos representan las tres cuartas partes de todas las especies descritas por la ciencia y superan el millón de especies conocidas, de las cuales más de 750.000 son insectos. En la actualidad se discute si los artrópodos constituyen o no un grupo monofilético. Quienes objetan su monofilia sostienen, entre otros argumentos, que las semejanzas entre ellos se deben en muchos casos a procesos de convergencia evolutiva.



DIVERSIDAD DE ARTRÓPODOS. *Los principales grupos que conforman los artrópodos son:* ***(a)*** *los quelicerados, como esta araña cazadora. En las arañas y otros arácnidos, los segmentos del cuerpo se han fusionado de modo que forman dos regiones: el cefalotórax y el abdomen;* ***(b)*** *los crustáceos, como este copépodo, habitante del plancton;* ***(c)*** *los insectos, como este escarabajo dorado (Plusiotis) y* ***(d)*** *los miriápodos, como este ciempiés o escolopendra. En los ciempiés, los apéndices del primer segmento están modificados y presentan una uña venenosa.*

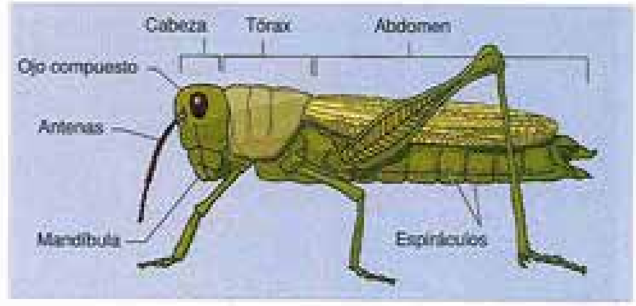


FIG. 28-27. PLAN CORPORAL GENERAL DE UN ARTRÓPODO. *En el saltamontes, un insecto, la cabeza está formada por seis segmentos fusionados que tienen apéndices especializados en la gustación y la masticación. Cada uno de los tres segmentos del tórax tiene un par de patas (tres en total) y los dos primeros llevan un par de alas cada uno (en el saltamontes, las alas anteriores están semiendurecidas y actúan como cubiertas protectoras de las alas posteriores membranosas). Los espiráculos, aberturas del abdomen, se abren en una red de túbulos revestidos de cutícula, a través de los cuales circula el aire a los distintos tejidos del cuerpo. Este tipo de sistema respiratorio tubular se encuentra en los mandibulados terrestres y en algunos arácnidos.*

Los artrópodos se dividen en cuatro grupos:

- quelicerados (que incluye a arañas, escorpiones, picnogónidos o arañas de mar y cangrejos cacerola),
- crustáceos,
- hexápodos (que incluye a los insectos y otros grupos menores) y
- miriápodos (ciempiés y milpiés).

> Las características derivadas más destacadas de los artrópodos son:
>
> - Esqueleto externo o exoesqueleto.
> - Apéndices articulados.
> - Ojos compuestos con unidades fotorreceptoras independientes, los omatidios.
> - Muda controlada por hormonas como la ecdisona.

Los artrópodos abundan en todo tipo de hábitat. Se ha estimado que en cada kilómetro cuadrado de zona templada hay, durante ciertas estaciones, unos 20 millones de artrópodos que ocupan una gran diversidad de nichos ecológicos (véase cap. 47, El concepto de nicho ecológico). Son animales segmentados y en algunos casos los segmentos se encuentran fusionados formando distintas regiones del cuerpo: la cabeza, el tórax (a veces fusionado con la cabeza en un cefalotórax, como en el caso de los arácnidos) y el abdomen (fig. 28-27).

En algunos artrópodos como los ciempiés, que tienen un par de patas en casi todos los segmentos del cuerpo, los apéndices articulados tienen medidas y estructura uniformes. Pero más comúnmente, los apéndices se encuentran especializados en diversas funciones tales como caminar, nadar, morder, masticar, picar, succionar, aparearse y otras, según las especies.

Un exoesqueleto de quitina provee de sostén al cuerpo y brinda apoyo a las inserciones musculares, al mismo tiempo que los protege de los depredadores y, en las formas terrestres, previene la deshidratación. Este exoesqueleto es articulado. Cuando los músculos se contraen, el exoesqueleto es capaz de realizar movimientos extraordinariamente precisos, ya que la contracción se realiza en puntos muy pequeños, como por ejemplo en cada uno de los artejos –o segmentos– de una pata de insecto. El exoesqueleto, que es rígido, cubre por completo al animal y no le permite crecer. En consecuencia, los artrópodos se desprenden del exoesqueleto viejo y fabrican otro nuevo de mayor tamaño, en un proceso llamado *muda*. La muda comienza con la separación de la vieja cutícula de la epidermis subyacente, proceso conocido como *apólisis*, en el cual intervienen enzimas que disuelven la capa interna del viejo exoesqueleto. La nueva cutícula, aún no endurecida, crece por debajo de la vieja. La muda culmina en la *ecdisis*, en la cual el animal, tragando agua o aire, se hincha y rasga el debilitado exoesqueleto viejo.

El exoesqueleto no sólo cubre toda la superficie externa del animal, sino que se extiende interiormente por ambos extremos del tubo digestivo (los artrópodos, al igual que los anélidos, tienen un intestino tubular que comienza en la boca y termina en el ano). En la figura 28-28 puede observarse la organización interna de un artrópodo (fig. 28-28). En los artrópodos, al igual que en los moluscos, el celoma está notablemente reducido. El sistema circulatorio es abierto, al igual que en la mayoría de los protostomados. El corazón tubular bom-

bea sangre en los vasos hacia los espacios ubicados entre los tejidos, el hemocele. La sangre retorna hacia el corazón a través de aberturas con válvulas.

Los insectos y algunas otras formas terrestres disponen de un medio particular de respiración. Tienen un sistema de conductos tapizados por cutícula, conocidos como tráqueas, que conducen el aire a las distintas partes del cuerpo. Los gases ingresan por aberturas llamadas espiráculos (véase fig. 28-27) y pasan a lo largo de las tráqueas principalmente por difusión, lo que establece un límite al tamaño corporal de los insectos. Algunos artrópodos terrestres, como las arañas, tienen pulmones laminares, adicionales a las tráqueas o en su reemplazo, y los artrópodos acuáticos tienen estructuras denominadas branquias.

Los órganos de excreción también son variables dentro del grupo. Los crustáceos tienen órganos pares de excreción ubicados en la cabeza que desembocan por un corto conducto a un poro excretor (también en la cabeza); los quelicerados tienen glándulas coxales para la excreción, pequeñas bolsas esféricas sumergidas en la sangre que se abren sobre la parte posterior de los apéndices –coxas–, que por su origen y estructura se asemejan a la de los crustáceos; en los insectos, en cambio, la excreción se realiza por medio de los túbulos de Malpighi. Estos tubos ciegos, largos y delgados, constituyen evaginaciones del intestino, cerca de la unión del intestino medio con el posterior y se encuentran libres en la cavidad del cuerpo, de la cual absorben los desechos nitrogenados que descargan en el intestino posterior (véase fig. 28-28).

El sistema nervioso es complejo (fig. 28-29a) y similar al de los anélidos; está compuesto por tres pares de ganglios dorsales fusionados que forman el cerebro y una cadena ganglionar ventral, que porta un par de ganglios por segmento. El cerebro (ganglio supraesofágico) y el primer ganglio de la cadena nerviosa ventral (ganglio subesofágico) se unen por medio de cordones nerviosos que rodean al esófago (anillo periesofágico). En algunos artrópodos, los ganglios segmentales pueden fusionarse en distintas combinaciones. El cerebro es el centro principal de asociación de los estímulos que llegan de los diferentes órganos sensoriales y de integración de diferentes actividades. Sin embargo, del mismo modo que en los anélidos, muchas actividades de los artrópodos son controladas a nivel de cada segmento. Por ejemplo, aun después de extirparles el cerebro, los individuos de diversas especies pueden moverse, comer y llevar a cabo otras funciones normalmente. En los artrópodos en general, el cerebro parece no actuar tanto como un estimulador de la acción del animal, sino como un inhibidor; esto mismo sucede, por ejemplo, en las lombrices de tierra. El saltamontes, por ejemplo, puede caminar, saltar o volar después de eliminarle el cerebro. De hecho, un saltamontes sin cerebro responde al más ligero estímulo saltando o volando. Este sistema nervioso permite una exquisita coordinación de movimientos, evidentes en el vuelo, el apareamiento o la construcción de telarañas y colmenas. Poseen también grupos de órganos sensoriales de gran sensibilidad, como el ojo compuesto (fig. 28-29b), característico de crustáceos e insectos y un sistema complejo de producción hormonal fundamental para el proceso de la muda.

Quelicerados

Los quelicerados carecen de antenas y de mandíbulas. El primer par de apéndices se denomina quelíceros y está modificado en forma de pinzas o "colmillos", que usan para morder. El segundo par son los pedipalpos, que pueden tener pinzas, estar modificados como patas locomotoras, o servir como órganos sensoriales u órganos accesorios para la reproducción. Detrás de los pedipalpos hay una serie de patas locomotoras articuladas. Los segmentos del cuerpo se encuentran fusionados en dos tagmas: un cefalotórax anterior *(o prosoma)* y un abdomen posterior *(u opistosoma)*. En la mayoría de los quelicerados, el abdomen no es segmentado, pero es conspicuamente segmentado en los escorpiones. Excepto algunos ácaros, todos los quelicerados son carnívoros y los sexos casi siempre están separados.

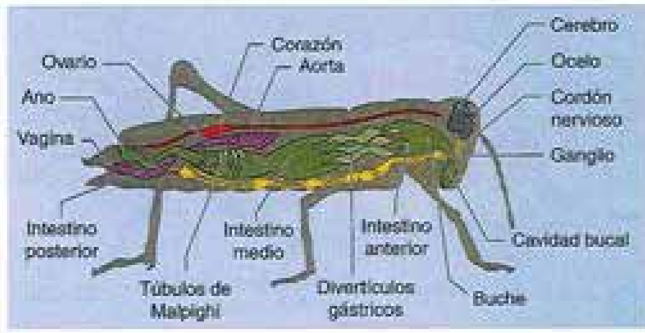


Fig. 28-28. ANATOMÍA INTERNA DE UN INSECTO, EL SALTAMONTES.

Dentro del grupo de los quelicerados se encuentran los merostomados (o Xifosuros) que incluyen a los llamados cangrejos cacerola actuales o límulos (fig. 28-30). Estos cangrejos son costeros, litorales y esencialmente cavadores.

Otro grupo de quelicerados son los picnogónidos, conocidos como arañas de mar o Pantópodos, que tienen cuerpos delgados y cuatro (o en raros casos cinco) pares de patas, que suelen ser muy largas (fig. 28-31). Se alimentan de invertebrados de cuerpos blandos, principalmente cnidarios, succionando los jugos de sus cuerpos. Aunque las arañas de mar son comunes en las aguas costeras, la mayoría de las especies son muy pequeñas y poco notorias.

Todos los quelicerados restantes se incluyen en un grupo denominado arácnidos, que reúne unas 57.000 especies.

Los arácnidos son un orden de artrópodos (orden Aracnida) que a su vez incluye numerosos grupos entre los que pueden mencionarse los escorpiones, los seudoescorpiones, los ácaros y los solífugos y, naturalmente, las arañas. Los organismos pertenecientes a este grupo tienen cuatro pares de patas locomotoras y sus quelíceros y pedipalpos suelen estar altamente especializados. Son casi todos terrestres, excepto unas pocas especies que han desarrollado en forma secundaria hábitos acuáticos. La mayoría de las especies son depredadoras, pero también las hay hematófagas y ectoparásitas.

Las arañas se distinguen fácilmente de otro popular grupo de artrópodos (los insectos) en virtud de una serie de características fácilmente observables (entre muchas otras): 1) tienen su cuerpo dividido en dos partes (cefalotórax y abdomen), mientras que los insectos lo tienen dividido en tres partes (cabeza, tórax y abdomen); 2) carecen de alas, mientras que la mayor parte de los insectos son alados; 3) poseen cuatro pares de patas, en tanto que los insectos poseen tres pares; 4) carecen de las antenas que son características de los insectos y 5) no poseen mandíbulas como los insectos, pero tienen unos apéndices modificados denominados quelíceros, con forma de colmillos, en los

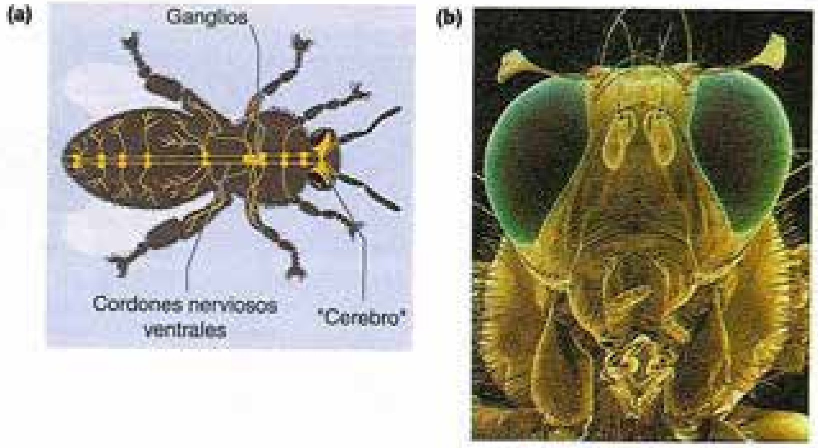


FIG. 28-29. EL SISTEMA NERVIOSO DE UN INSECTO, LA ABEJA. ***(a)*** *A raíz de la naturaleza segmentaria del sistema nervioso de los artrópodos, muchas funciones son controladas a nivel local y varias especies pueden desempeñar sus actividades normales aun después de haberse eliminado el cerebro.* ***(b)*** *La cabeza de una mosca que ataca los frutales, Ceratitis capitata, tal como se ve con el microscopio electrónico de barrido. Se pueden observar los dos grandes ojos compuestos a ambos lados de la cabeza. Aunque los insectos no pueden enfocar los objetos, pueden definirlos a tan sólo un milímetro de la lente, una adaptación muy útil para un insecto.*

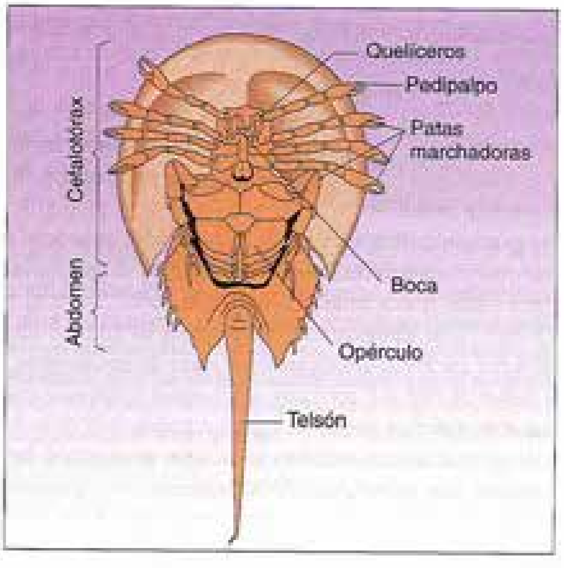


FIG. 28-30. CACEROLA DE MAR. *Dado que el cuerpo del cangrejo cacerola –o límulo– está cubierto en su mayor parte por un pesado escudo o caparazón, el plan del cuerpo segmentado sólo es evidente en la parte ventral. El opérculo es una placa plana y móvil que cubre y protege las branquias laminares. Al mirar a un cangrejo cacerola desde abajo se pueden notar los quelíceros, los pedipalpos y cuatro pares de patas locomotoras. Los límulos con frecuencia son llamados fósiles vivientes por su notable similitud con organismos que datan del periodo Silúrico (de 408 a 438 millones de años). En la actualidad sólo existen cuatro especies vivas.*

que desembocan conductos que se originan en glándulas productoras de veneno (fig. 28-32). Los conductos de un par de glándulas ponzoñosas se vacían a través de los quelíceros (ensayo 28-3, *Arañas: leyendas y realidades*). Los escorpiones usan sus pedipalpos para tomar y desmenuzar el alimento. Las arañas macho también usan los pedipalpos para transferir el semen a la hembra.

Los arácnidos respiran por medio de tráqueas o pulmones laminares; ambas estructuras pueden coexistir en un mismo individuo. Los pulmones laminares son sacos que se originan de una invaginación del tegumento; la pared anterior se pliega para formar una serie de placas en forma de hojas, entre las cuales circula el aire que entra y sale por acción muscular.

En la porción posterior de la superficie abdominal de las arañas hay un grupo de glándulas "hileras" o "hilanderas", apéndices modificados de los cuales se exuda una proteína fluida que se polimeriza y forma fibras de seda cuando se expone al aire. La seda se usa no sólo para tejer las telas con las que atrapan a las presas, sino para otros propósitos, como la elaboración de líneas de descenso por las cuales pueden hacer un escape defensivo, una cuerda guía para indicar un curso, un hilo finísimo para aterrizar, bisagras para puertas trampa, sacos de huevos, un tapiz para sus nidos o un recubrimiento de sus presas o del alimento que los machos de ciertas especies ofrecen al cortejar a las hembras. La mayoría de las arañas pueden tejer sedas de distintos tipos y grosores. Las telas son específicas de cada especie y su construcción sigue un patrón fijo, programado genéticamente, (véase cap. 43, Comportamientos fijos *versus* comportamientos flexibles).

Los mandibulados acuáticos: crustáceos

Las 25.000 especies de crustáceos incluyen entre muchos otros a cangrejos, langostinos, langostas, camarones, centollas, percebes, pulgas de agua (*Daphnia*) y algunas formas más pequeñas. A diferencia de otros grupos de artrópodos, casi todos los crustáceos son acuáticos. Sin embargo, algunos cangrejos son anfibios (continúan respirando por branquias, llevando agua en sus cavidades torácicas con la que mantienen las branquias húmedas) o terrestres (carecen de algunas de las estructuras branquiales, pero poseen un área de tejido epitelial muy vascularizado a través del cual se intercambian los gases). Algunos crustáceos, como los conocidos bichos bolita o cochinillas de tierra, están adaptados a la vida en ambientes terrestres húmedos (fig. 28-33). Los crustáceos difieren de los mandibulados terrestres –como los insectos que veremos más adelante– en que tienen patas, o apéndices se-

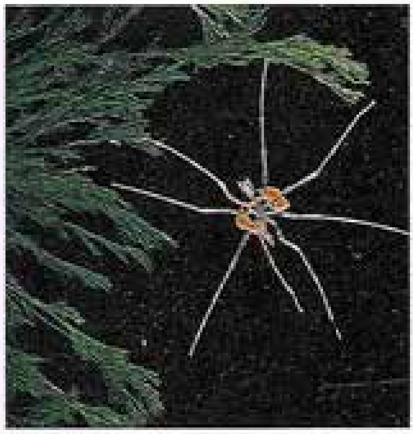


FIG. 28-31. UN MACHO DE ARAÑA DE MAR, NYMPHON GRACILE. *Este ejemplar traslada dos grandes masas de huevos en desarrollo. Entre los picnogónidos, los huevos son llevados siempre por los machos, en un par de patas especializadas subsidiarias. Las arañas de mar no tienen aparatos respiratorios ni excretores; se cree que los gases y los productos de desecho se difunden a través de la gran área superficial suministrada por las patas largas y delgadas.*

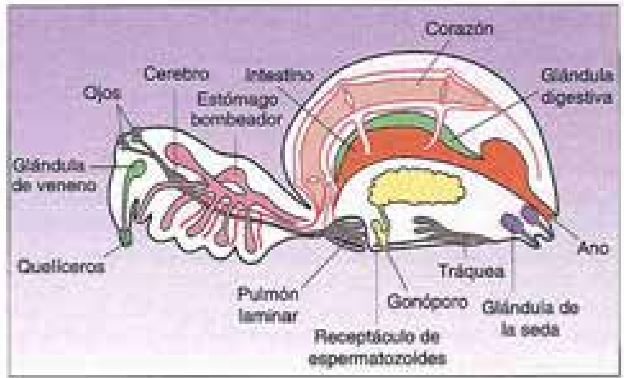


FIG. 28-32. ORGANIZACIÓN INTERNA DE UNA ARAÑA. *Los conductos de las glándulas de veneno se abren en los extremos de los quelíceros o próximos a éstos. El flujo de veneno es controlado voluntariamente por la araña. Sólo unas pocas arañas son peligrosas para los seres humanos.*

mejantes a patas, en el abdomen al igual que en el tórax, y dos pares de antenas a diferencia del único par de los insectos. Muchos presentan caparazones.

En los crustáceos, los sexos habitualmente están separados. En algunos casos, como en el de los bogavantes, los espermatozoides son depositados en el gonoporo –orificio genital– femenino o cerca de él y los óvulos se fecundan a medida que son depositados. Los huevos fecundados se unen por medio de una secreción pegajosa a los apéndices aplanados –o pleópodos– de la hembra hasta que completan su desarrollo. Sin embargo, los sexos no siempre están separados. Los percebes, balanos o "dientes de perro", que son sésiles en el estado adulto, son hermafroditas simultáneos. Algunas especies de camarones son hermafroditas secuenciales; cuando el animal es pequeño es macho, pero cuando alcanza un tamaño mayor (apropiado para llevar huevos) se transforma en hembra. La mayoría de los crustáceos marinos tienen etapas larvales nadadoras antes de desarrollarse como animales adultos.

En la figura 28-34 a y b se muestra la estructura externa e interna de un bogavante, un crustáceo representativo que es similar a un cangrejo de río del hemisferio norte (fig. 28-34). Ambos difieren anatómicamente sólo en aspectos menores.

En los crustáceos, uno o los tres primeros pares de apéndices del tórax pueden estar modificados, lo que les permite manejar el alimento; en el caso de que esto ocurra, estos apéndices especiales toman el nombre de maxilípedos.

Los mandibulados terrestres con segmentos repetitivos: miriápodos

Los mandibulados terrestres se identifican por su único par de antenas y por sus mandíbulas, que difieren de las de los crustáceos. Respiran a través de tráqueas y su excreción se efectúa por medio de túbulos de Malpighi. Además de los insectos, hay cuatro clases más pequeñas de mandibulados terrestres relativamente poco especializados.



FIG. 28-33. BICHOS BOLITA. *También conocidos como cochinillas o piojos de la madera, son crustáceos terrestres que se encuentran en lugares húmedos.*

En estos artrópodos ha habido poca tagmosis y sus cuerpos consisten en una región cefálica, seguida de un tronco alargado con muchos segmentos diferenciados, todos más o menos semejantes. Con pocas excepciones, todos los segmentos tienen apéndices pares. Los miembros de estas cuatro clases se conocen colectivamente como miriápodos ("con muchos pies").

Los miriápodos más familiares son los ciempiés (quilópodos) y los milpiés (diplópodos). Las cerca de 3.000 especies de ciempiés tienen preferencia por los lugares húmedos, debajo de los troncos o rocas o los sótanos. Todos son carnívoros, se alimentan de insectos, así como de anélidos de cuerpo blando. Un ciempiés tiene un par de apéndices en cada segmento del cuerpo, a diferencia de un milpiés (fig. 28-35) que parece tener dos pares de apéndices por segmento. Sin embargo, cada anillo corporal del milpiés representa en realidad dos segmentos fusionados en una unidad doble. Se han descrito alrededor de 7.500 especies de milpiés que, al igual que los ciempiés, prefieren ambientes húmedos. A diferencia de los ciempiés, son detritívoros y se alimentan habitualmente de vegetación en descomposición.

ENSAYO 28-3
Arañas: leyendas y realidades

En la mitología griega se conoce la historia de Aracné, una joven de origen humilde que realizaba hermosos tejidos. Cuenta el mito que la gente comentaba que la joven sólo podría haber aprendido sus habilidades de la mismísima Atenea. Atenea, la diosa griega de la sabiduría y las artes, era joven y orgullosa, igual que Aracné. La joven, sin embargo, rehusó aceptar que sus habilidades le hubiesen sido enseñadas o concedidas por Atenea e incluso afirmó que eran superiores a las de la propia diosa. Enterada Atenea de los dichos de Aracné, se presentó ante ella transformada en un viejecita advirtiéndole que no era bueno que una simple mortal desafiara a los dioses. Pero la empecinada joven no sólo insistió en su actitud, sino que dijo que estaba dispuesta a realizar una competencia para ver cuál de ambas era la tejedora más hábil. Dicho esto, la diosa abandonó su aspecto de viejecita, se mostró en todo su esplendor y aceptó el desafío. Ambas tejieron incesantemente hermosísimos tapices. Atenea representaba en su obra la grandeza de los dioses del Olimpo, mientras que Aracné se mofaba de los dioses en la suya. Indignada por esta nueva afrenta, la diosa destruyó la obra de Aracné. La joven, desesperada al ver destruido su trabajo, se colgó de una soga para morir. La diosa evitó su muerte, pero la condenó (a ella y todos sus descendientes) por su orgullo desmedido a vivir tejiendo y pendiendo de un hilo, tal como había intentado morir (la leyenda también sugiere que no fue sólo por eso sino porque Atenea envidiaba las habilidades de Aracné). Atenea transformó así a la bella Aracné en una araña.

Las arañas también han tenido su lugar en la mente de los hombres como criaturas malvadas y temibles (numerosas películas de terror tienen a las arañas como protagonistas), como heroínas (símbolos de la laboriosidad y la tenacidad) y aun como protectoras de algunos pueblos nativos (como los Navajos de Estados Unidos de Norteamérica.)

La aracnofobia es una fobia relativamente común entre los humanos. Es probable que este innato temor que mucha gente siente por las arañas tenga su origen en el contacto humano con las especies venenosas en tiempos remotos. Cabe preguntarse, pues, si todas las arañas son venenosas. Las arañas son cazadoras y utilizan su veneno para matar o paralizar a sus presas a las que no ingieren enteras ya que son maceradas por una combinación del veneno y las enzimas digestivas que segregan las arañas. Estos jugos licuan la presa y este "licuado" es lo que ingiere la araña, mientras que las partes duras de la presa son desechadas. Las arañas cazan normalmente insectos, otras arañas, pequeños invertebrados y en algunos casos pequeños vertebrados como aves y roedores. Todas las arañas poseen glándulas de veneno asociadas con los quelíceros, es decir que todas son venenosas, pero en su gran mayoría esto no implica que sean peligrosas para el hombre. Por su pequeño tamaño, la mayoría de las arañas son incapaces de perforar con sus quelíceros la piel humana para inocular el veneno y además la cantidad de veneno que producen es muy pequeña, de modo que en general las picaduras resultan inofensivas para el ser humano. Sin embargo, algunas arañas son potencialmente mortales para el hombre. Entre las más venenosas se encuentra el grupo de las viudas negras (pertenecientes al género *Latrodectus*), la araña de tela de embudo de Sidney (género *Atrax*) y la araña homicida (género *Loxosceles*) bastante común en las construcciones humanas en América.

El veneno de las viudas negras es neurotóxico y su ataque no provoca una lesión muy visible (sus quelíceros son muy pequeños); entre 15 a 60 minutos después de la picadura comienzan los síntomas, que incluyen dolor intenso generalizado, excitación y ansiedad (incluso alucinaciones), contractura muscular, temblores, sudoración y taquicardia. En general, los accidentes por mordedura de viuda negra no son letales gracias a que existe un suero antilatrodectus. Este género de arañas tiene distribución cosmopolita y la mayor frecuencia de accidentes se produce en zonas rurales.

El veneno de la araña de tela de embudo de Sidney tiene también acción neurotóxica, al provocar la liberación masiva de neurotransmisores que participan en las sinapsis excitatorias (véase cap. 31). Los síntomas incluyen erección del vello cutáneo, sudoración, contracturas musculares, salivación, lacrimación e hipertensión grave. Si el paciente no es tratado con suero específico en un par de horas, se producen obstrucción de las vías respiratorias, edema de pulmón, hipertensión extrema, aumento de la presión intracraneana. Sin tratamiento específico, la víctima puede morir en pocas horas. Las arañas de este género son bastante agresivas y de hábitos peridomésticos, lo que



Representación de Aracné.

Ensayo 28-3 (Cont.)

Arañas: leyendas y realidades

hace que la probabilidad de accidentes por su mordedura sea mayor que para otras arañas venenosas. El hombre es mucho más susceptible al veneno de estas arañas que otros mamíferos, como gatos y conejos.

Las arañas del género *Loxosceles* poseen un veneno de acción necrosante y hemolítica, capaz de destruir tejidos y romper células sanguíneas. Estas arañas de hábitos nocturnos no son agresivas y, aunque pueden encontrarse dentro de las habitaciones humanas, los accidentes son poco frecuentes. La mordedura de esta araña es dolorosa. El cuadro clínico puede ser sólo cutáneo (provocan una lesión ulcerosa difícil de curar pero de buen pronóstico) o puede ser cutaneovisceral debido a la difusión del veneno a través del sistema circulatorio. En este último caso, el paciente puede morir en un par de días si no es tratado apropiadamente. Los síntomas incluyen la aparición de una lesión inflamatoria, dolorosa y dura que cambia de color, de rojo a violeta. A las 24 a 48 horas aparecen ampollas sanguinolentas. Si los órganos internos son afectados, el accidente puede ser letal.

Si bien existen arañas potencialmente mortales para el hombre, los accidentes de este tipo no son de los más frecuentes, sobre todo los que pueden causar la muerte. Las mordeduras de la mayor parte de las especies de arañas no son más peligrosas para los seres humanos que la picadura de una abeja. Sin embargo, parece existir una exagerada mitología popular en relación con las arañas. Entre las más temidas se encuentran las tarántulas, cuyas mordeduras producen lesiones dolorosas pero que en líneas generales no son peligrosas. Las llamadas "arañas pollito" también tienen un aspecto terrible y han sido estigmatizadas por los humanos, aunque no son realmente peligrosas. En general, son tranquilas y muy poco agresivas y su veneno tiene baja toxicidad. Incluso en ciertas casas estas arañas son adoptadas como mascotas.

(a) (b)

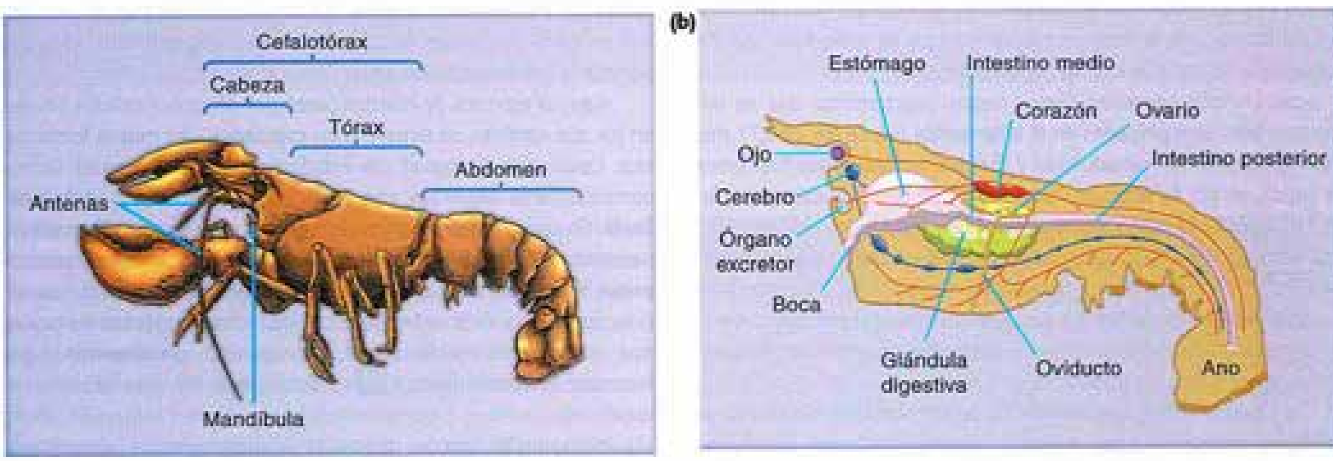


FIG. 28-34. UN CRUSTÁCEO REPRESENTATIVO, EL BOGAVANTE AMERICANO, HOMARUS AMERICANUS. ***(a)*** *El bogavante tiene dos pares de antenas (que no son verdaderos apéndices) y 17 pares de apéndices que incluyen piezas bucales y patas especializadas en la alimentación, locomoción y natación. Los primeros 13 segmentos se unen dorsalmente en una combinación de cabeza y tórax –el cefalotórax–. Un pesado escudo o caparazón surge desde la cabeza y cubre el tórax. El abdomen consiste en 6 segmentos –diferenciados pero similares– y un telson terminal, que tiene el ano en su base. Los apéndices tienen distintas funciones: las antenas tienen especializaciones sensoriales; las mandíbulas, la maxílula y la maxila trituran el alimento. Como en todos los artrópodos, las mandíbulas se mueven lateralmente, abriéndose y cerrándose de lado a lado como un par de pinzas de hielo. El cefalotórax tiene 3 pares de maxilípedios y 5 pares de patas locomotoras, de las cuales el primer par está modificado y forma pinzas (una de mayor tamaño para defensa y para triturar alimento y otra más pequeña, con dientes más filosos, que atrapa y desmenuza la presa). Los otros 2 pares de patas locomotoras tienen pequeñas pinzas que también permiten capturar presas. El último par de patas locomotoras, los pleópodos, son utilizados para limpiar los apéndices del abdomen y como aletas en la natación. Las pinzas y el abdomen presentan músculos estriados grandes muy poderosos. Cualquiera de los apéndices puede regenerarse al cabo de una serie de mudas si se pierde y, frecuentemente, el bogavante es capaz de seccionar (autotomizar) un apéndice atrapado por un depredador para poder escapar.* ***(b)*** *Diagrama que representa la anatomía interna del bogavante. En el tubo digestivo, el intestino anterior y el posterior están revestidos de cutícula. En consecuencia, la mayor parte del alimento se absorbe a través del intestino medio y de las células del hepatopáncreas, una gran glándula digestiva que se origina a partir de un par de divertículos del intestino medio. La respiración se realiza cuando fluye el agua a través de los 20 pares de branquias plumosas, insertas en la base de las patas o cerca de ella. En la cabeza hay un par de órganos excretores; los desechos extraídos de la sangre son colectados en una vejiga y excretados por un poro en la base de cada una de las segundas antenas.*



FIG. 28-35. MILPIÉS. *En estos miriápodos, la mayoría de los segmentos del cuerpo se encuentran fusionados en "diplosegmentos", cada uno de los cuales tiene dos pares de patas.*

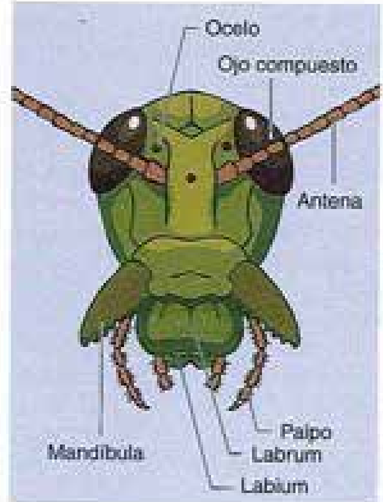


FIG. 28-36. PIEZAS BUCALES DE UN SALTAMONTES. *Las mandíbulas son apéndices trituradores. El labium y el labrum son los labios inferior y superior. Las maxilas hacen pasar el alimento a la boca y los palpos contribuyen a la gustación y manejo del alimento.*

Los mandibulados terrestres con tres regiones corporales: insectos

Los insectos constituyen, sin duda, la clase más grande de los artrópodos. De hecho, más del 70% de todas las especies animales descritas por la ciencia corresponden a insectos.

Los insectos son los únicos invertebrados capaces de volar. Al adquirir esta capacidad, hace más de 240 millones de años, comenzaron a introducirse en un ambiente en el que virtualmente no existía ninguna otra forma de vida animal, explotarlo y diversificarse. Tanto en términos de número de especies como de número de individuos, son los animales terrestres dominantes de este planeta.

Los insectos presentan ciertos rasgos característicos que se encuentran bien ejemplificados en el saltamontes (véase fig. 28-27): tres regiones corporales –cabeza, tórax y abdomen–, hexápodos (tres pares de patas), un par de antenas y un conjunto de piezas bucales complejas. Los insectos que conservan el patrón ancestral, como el saltamontes, usan las piezas bucales para manejar y masticar el alimento (fig. 28-36), pero en los grupos más derivados, las piezas bucales a menudo están modificadas y les permiten chupar, perforar, cortar o lamer el alimento, incluso extraer el néctar de los nectarios tubulares profundos de flores especializadas.

La mayoría de los insectos adultos tienen dos pares de alas constituidas por láminas de cutícula livianas y fuertes; las "venas" de las alas son túbulos quitinosos que les dan rigidez. Algunos miembros de órdenes primitivos no presentan alas y en otros órdenes, como los de las pulgas y los piojos, que descienden de un antecesor alado, las alas se perdieron secundariamente. Así, estos grupos de insectos retomaron a la condición de sus antecesores sin alas (ápteros). Otras especies pueden tener alas cortas no funcionales en uno o ambos sexos.

El intestino anterior y el posterior del tubo digestivo de los insectos, como el saltamontes, están cubiertos con cutícula (véase fig. 28-28). Los fluidos de las glándulas salivales son transportados junto con la comida al estómago –o intestino medio–, donde comienza la digestión. El estómago, que ocupa sobre todo el abdomen, es el órgano principal de absorción. Los insectos tienen enzimas digestivas tan especializadas como las piezas bucales. La estructura de las enzimas depende fuertemente del tipo de alimentación del insecto, que puede ser sangre, semillas, otros insectos, huevos, almidón, cereal, exudados, madera, celulosa o lana.

La excreción se lleva a cabo por los tubos de Malpighi. En el saltamontes y muchos otros insectos, los desechos nitrogenados se eliminan en forma de cristales de ácido úrico casi secos, una adaptación que permite la conservación de agua.

Algunas especies de insectos pasan por diferentes estados larvales en los que cambian de tamaño pero mantienen una misma forma básica. Otras especies pasan por estadios en los que adoptan formas completamente diferentes, en un proceso conocido como **metamorfosis**. En casi el 90% de todas las especies de insectos, el animal experimenta una metamorfosis completa, pasando por el estadio de **pupa** donde se produce una remodelación drástica de su cuerpo (fig. 28-37 a-f). En muchos casos, los insectos producen sustancias que atraen a los miembros del sexo opuesto **–feromonas–**, que favorecen el apareamiento (recuadro 28-3, *Comunicación por feromonas*).

Hay unos 30 órdenes de insectos, de los cuales los cuatro mayores son Diptera, Lepidoptera, Hymenoptera y Coleoptera. Los dípteros ("con dos alas"), que incluyen las moscas, los jejenes y los mosquitos, se caracterizan por tener su segundo par de alas reducidos formando unas estructuras que se denominan balancines. Los lepidópteros ("con alas escamosas") son las polillas y las mariposas. Los himenópteros ("con alas membranosas") incluyen hormigas, avispas y abejas, muchas de cuyas especies viven en sociedades complejas (véase cap. 43, Sociedades animales: el comportamiento social). Los coleópteros ("con alas en escudo") incluyen, entre otros, a los escarabajos, las vaquitas o mariquitas, los gorgojos y a las luciérnagas (fig. 28-38). La mayoría posee un par de alas anteriores protectoras duras, que permanecen elevadas durante el vuelo, y un par de alas posteriores membranosas que usan para volar.

Los insectos tienen una enorme importancia económica para el hombre, tanto negativa como positiva. Muchas especies se consideran plagas ya que afectan los cultivos, son vectores de enfermedades co-

Recuadro 28-3

Comunicación por feromonas

La comunicación mediante sustancias químicas es común entre los organismos. Las moléculas empleadas van desde los agentes que favorecen la atracción sexual de las pequeñas células del alga *Chlamydomonas* hasta las contenidas en el perfume Chanel N° 5. Muchos insectos se comunican por sustancias químicas conocidas como feromonas. Estos mensajeros químicos, que se producen habitualmente en glándulas especiales, se descargan al ambiente y actúan sobre otros miembros de la misma especie. Entre las feromonas mejor estudiadas se encuentran las sustancias de apareamiento de las polillas. La polilla gitana hembra, por emisión de una proteína conocida como disparlura puede atraer a machos que están a cientos de kilómetros de distancia. Una hembra produce aproximadamente un millonésimo de gramo de disparlura, que sería suficiente para atraer a más de mil millones de machos si se distribuyera con eficiencia máxima. La polilla macho de manera característica viaja contra el viento y la feromona, por supuesto, se dispersa a favor de él. Cuando una polilla macho detecta la feromona de una hembra de su especie, vuela hacia la fuente a través de un mecanismo de orientación determinado. Dado que el macho puede detectar hasta unos pocos centenares de moléculas por mililitro de esa sustancia, la disparlura mantiene su potencia aunque se haya dispersado ampliamente. Si el macho pierde la pista, vuela al azar hasta que capta de nuevo el aroma, o bien abandona la búsqueda. Sólo en el momento en que está muy próximo a la hembra puede volar "contra el gradiente" y usa la intensidad del olor como dispositivo de localización, lo que constituye también un mecanismo de orientación. La figura muestra las antenas de un macho de la polilla *Cecropia*, en las que se encuentra un gran número de receptores olfativos con los que detecta la feromona emitida por la hembra.



Macho de la polilla Cecropia. Las antenas ricamente plumosas son receptores de las feromonas atractantes liberadas por las hembras.

mo la malaria, el dengue, el mal del sueño, la fiebre hemorrágica y el mal de Chagas. Sin embargo, los insectos contribuyen a la vida humana en incontables formas. Muchos se utilizan en el control biológico de plagas (véase cap. 47, ensayo 47-2,), otros son beneficiosos pues producen sustancias que son consumidas por el hombre (como la seda natural y la miel). Su importancia en los ecosistemas es fundamental por su diversidad y por su cantidad. Por ejemplo, muchos insectos participan en la descomposición de cadáveres, procesan el estiércol producido por los vertebrados, controlan el crecimiento de las poblaciones de las especies de las que se alimentan (ya sean plantas u otro insectos), son polinizadores y a su vez son el sustento de innumerables especies insectívoras.

Ecdisozoos con cuerpos cilíndricos: los nematodos

Los nematodos son otro grupo de ecdisozoos altamente diverso. Si bien el número de especies conocidas hasta el momento no es comparable al del otro gran grupo de los ecdisozoos (los artrópodos), es de destacar que se trata de organismos muy abundantes (algunos autores consideran que son los más abundantes en número de individuos; de hecho, en una manzana pudriéndose en el suelo de una huerta pueden encontrarse hasta 90.000 nematodos pertenecientes a diversas especies).

Las características derivadas más destacadas de los nematodos son:

- Tres anillos con receptores sensoriales (sensilios) alrededor de la boca.
- Boca rodeada por tres a seis labios.
- Órganos quimiorreceptores cerca de la boca.
- Número de células y líneas celulares constantes.
- Ausencia de músculos circulares, por lo que sus movimientos son en forma de látigo.

Los nematodos son uno de los grupos más abundantes en los fondos marinos. Sin embargo, pueden vivir en los lugares más diversos y recónditos, y especializarse en la explotación de recursos muy específicos, a tal punto que existe una especie que sólo se ha encontrado en los posavasos de las cervezas alemanas. Hay nematodos tanto de vida libre como parásitos (fig. 28-39). Los primeros pueden ser marinos o dulceacuícolas y también pueden habitar el suelo y la hojarasca. Se distribuyen en todas las latitudes del planeta y ocupan los más diversos hábitats (incluso manantiales termales, desiertos y profundidades marinas). Las formas parásitas pueden encontrarse en todo tipo de hospedador, ya sea éste una planta, un hongo o un animal. Hay varias

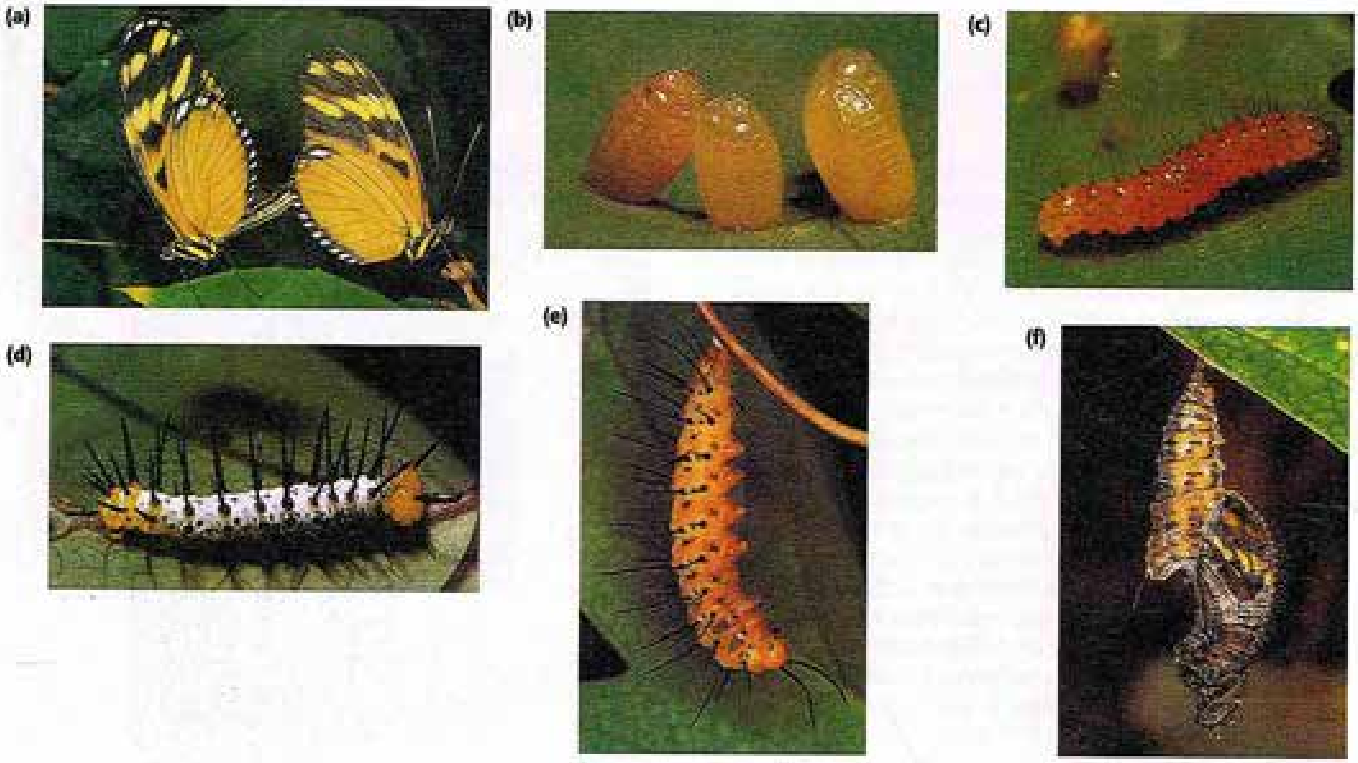
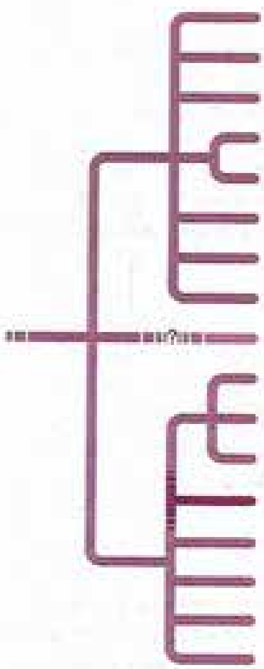
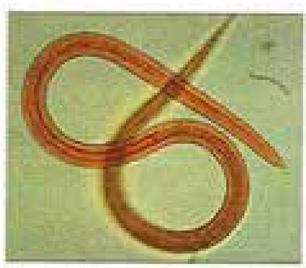


FIG. 28-37 CICLO BIOLÓGICO DE* HELICONIUS ISMENIUS, *UNA MARIPOSA CENTROAMERICANA. *Su ciclo vital comienza* ***(a)*** *con el apareamiento de mariposas macho y hembra. La fecundación es interna y los gametos fecundados* ***(b)*** *pasan las etapas tempranas de su desarrollo dentro de una vaina ovígera gomosa. La oruga recién nacida* ***(c)*** *–la forma larval– come, crece y continúa su desarrollo;* ***(d)*** *muestra la tercera intermuda, o sea, la oruga después de su segunda ecdisis.* ***(e)*** *Cuando está lista para pasar a pupa, la oruga se suspende boca abajo de una hoja mediante un penacho de seda. Dentro de la pupa* ***(f)*** *ocurre la metamorfosis a mariposa, a través de la remodelación de los tejidos de la oruga. La mariposa adulta que emerge es igual a* ***(a)*** *y, mediante la reproducción sexual, está lista para comenzar el ciclo.*





NEMATODO.



especies que parasitan cultivos, animales domésticos e incluso al hombre, lo que hace que este grupo sea de fundamental interés (recuadro 28-4, *Nematodos parásitos del hombre*). Se ha estimado que en los Estados Unidos de Norteamérica, los nematodos que parasitan plantas pueden causar pérdidas anuales de alrededor de tres mil millones de dólares. No hay que olvidar que como parasitan todo tipo de animales y plantas también pueden ser utilizados en el control biológico de numerosas especies consideradas plagas. La mayoría de las especies animales pueden ser parasitadas al menos por una especie de nematodo.

Los nematodos son gusanos cilíndricos, no segmentados, cubiertos por una cutícula gruesa y continua, que mudan periódicamente a medida que crecen. Poseen una cavidad –el seudoceloma– que participa en el transporte de fluidos por el cuerpo y funciona como esqueleto hidrostático interno.

La reproducción es sexual y los sexos suelen estar separados. La fecundación es interna; la hembra puede contener 27 millones de huevos y evacuarlos a un ritmo de 200.000 por día.

Los nematodos presentan un tubo digestivo completo que se inicia en la boca y termina en un ano ubicado en la región media ventral del cuerpo. La boca puede presentar distintas estructuras según el tipo de alimentación del nematodo. A continuación de la bo-

Recuadro 28-4

Nematodos parásitos del hombre

Los seres humanos pueden hospedar a aproximadamente 50 especies de nematodos parásitos, los cuales representan una causa importante de enfermedad, muerte y discapacidad en todo el mundo. Los más comunes son el oxiuro (*Enterobius*), el tricuro (*Trichuris*), los anquilostomas (*Ancylostoma*), las lombrices intestinales (*Ascaris*) y la triquina (*Trichinella*). Esta última causa la triquinosis, que se contrae al ingerir carne de cerdo cruda o mal cocida, como la que contienen los embutidos que no han pasado por un control sanitario adecuado, un gramo de esta carne puede contener 3.000 quistes, que son formas latentes de *Trichinella*. La ingestión de sólo unos pocos centenares de estos quistes puede ser fatal.



FIG. 28-38. COLEÓPTEROS. *J. B. S. Haldane, biólogo evolucionista que fue notorio por su carácter rudo, así como por sus logros científicos, respondió cierta vez al preguntársele qué le habían revelado sus estudios biológicos acerca de los designios de Dios: "Señora", replicó, "me han revelado sólo que Él tenía una afición poco común por los coleópteros".* ***(a)*** *El coleóptero favorito de todos, la mariquita o vaquita de San Antonio, alimentándose de pulgones. Ésta es la mariquita de siete puntos,* Coccinella septempunctata. ***(b)*** *Un "bicho torito", llamado así por sus mandíbulas a modo de astas, característicos de los machos. Esta especie,* Durcus curvidens, *es común en las selvas lluviosas del sudeste asiático.* ***(c)*** *Un coleóptero sagrado de los egipcios,* Stephanorhina guttata, *fotografiado en el Congo.*

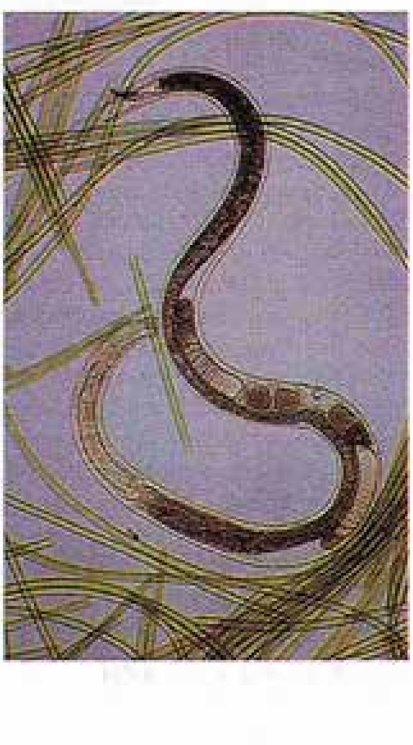


FIG. 28-39. NEMATODO DE AGUA DULCE. *Este nematodo del género* Monochromadora, *se encuentra rodeado de filamentos de cianobacterias del género* Oscillatoria. *Tienen musculatura longitudinal pero carecen de músculos circulares, por lo que se mueven realizando un característico movimiento de látigo. Este ejemplar es una hembra que posee huevos en su interior.*

ca se encuentra una faringe muy muscular, que actúa como bomba que impulsa los alimentos al intestino. Muchos nematodos carecen de un sistema excretor diferenciado y es probable que eliminen los productos de excreción en forma de amoníaco a través de las paredes del cuerpo o junto con las heces. Otros tienen sistemas excretores muy peculiares que están formados por una célula glandular de gran tamaño (denominada *renete*) o por un sistema tubular constituido por unas pocas células.

El sistema nervioso presenta un anillo que rodea al tubo digestivo con ganglios dorsales, ventrales y laterales. Esta estructura constituye el encéfalo del cual parten hacia adelante una serie de cordones y anillos que inervan las estructuras sensoriales de la cabeza y hacia atrás varios cordones nerviosos (ventrales, dorsales y laterales). Los cordones ventrales, que son los más desarrollados, luego de un corto recorrido se fusionan en un cordón único ganglionado.

Caenorhabditis elegans es un gusano perteneciente a este grupo. Su pequeño tamaño, su ciclo de vida corto, su fácil manejo en el laboratorio, la posibilidad de mantener cepas congeladas y, sobre todo, el hecho de que su cuerpo es transparente, hacen de este pequeño animal un modelo ideal para los estudios de la genética del desarrollo. *C. elegans* tiene 959 núcleos somáticos. Además, las posiciones relativas de las células durante el desarrollo también son invariables de individuo a individuo, de modo que todo el proceso de desarrollo, desde el cigoto al adulto, puede observarse a través de la cutícula transparente y esquematizarse como un árbol genealógico celular.

Después de las bacterias, los animales son el grupo que mayor éxito ha alcanzado en la historia de la vida, ya sea que midamos el éxito en número de especies, diversidad de planes básicos o variedad de ambientes colonizados. De todas las especies descritas por la ciencia hasta el presente, más del 80% corresponde a especies animales y, dentro de este grupo, los más abundantes son los artrópodos.

El desarrollo de este capítulo nos ha permitido conocer una variedad inmensa de formas corporales, hábitos alimentarios y reproductivos, ciclos de vida increíblemente peculiares. Muchos de los grupos mencionados en este capítulo suelen denominarse "grupos inferiores", en el supuesto de que se trata de formas "menos complejas" o "más primitivas" o a partir de la consideración de que tienen poca o nula importancia para el hombre. Sin embargo, debemos recordar que esta clasificación que distingue a los organismos en "inferiores" y "superiores" tiene poco sustento, ya que cada uno de estos grupos tiene una larga historia evolutiva, ha adquirido sofisticadas adaptaciones y participa de la compleja trama de la vida modificándose constantemente y contribuyendo a la transformación de las especies con las que interactúa, de modo que es una pieza fundamental en este gran rompecabezas que es la biosfera.

En síntesis

¿Qué son los animales?

1. Los animales son organismos eucariontes, multicelulares y heterótrofos, que se nutren por ingestión. La mayoría son diploides y forman gametos haploides. Otras de sus características son presencia de colágeno, reproducción anisogamética, ausencia de esporas, formación de gametos por meiosis, presencia de un estadio de blástula en el desarrollo embrionario y el tipo de unión entre células. Poseen características genéticas propias, como la presencia de genes Hox.

El origen de los animales y su clasificación

2. Los animales se originaron a partir de los protistas. Los fósiles animales más antiguos encontrados hasta ahora son los de Ediacara, en Australia (600 millones de años) y los de Burgess Shale, en Canadá (540 millones de años). La fauna de Burgess Shale ilustra claramente la explosión del Cámbrico, que originó diseños corporales semejantes a los actuales y otros hoy perdidos.
3. Los animales modernos se clasifican en unos treinta phyla que se consideran monofiléticos. Algunos de los criterios usados para realizar esta clasificación son la cantidad de capas de tejido en que se organizan las células (animales diblásticos o triblásticos), el plan básico del cuerpo, la simetría (radial o bilateral), el origen de la boca (protostomados o deuterostomados), la presencia o la ausencia de cavidades corporales, el modo en que se forman estas cavidades en la ontogenia, el patrón de desarrollo desde el oocito fecundado hasta el animal adulto, el tipo de crecimiento y los caracteres moleculares.

Animales constituidos por tejidos que se disgregan: las esponjas

4. Las esponjas presentan numerosos poros, por eso también se denominan poríferos. Su característica derivada más destacada es la presencia de un esqueleto endurecido por colágeno y reforzado por espículas de calcio, de silicio, o de ambas sustancias. En el estado adulto son sésiles y la mayoría vive en el océano. Se reproducen en forma sexual o asexual.
5. Las esponjas constan de un sistema filtrador de agua, formado por una o más cámaras. Están formadas por una capa interna de células flageladas (coanocitos), una capa intermedia gelatinosa que contiene células ameboides (amebocitos) y una capa externa de células epiteliales. Los coanocitos impulsan el agua a través de las cámaras. Los amebocitos cumplen funciones relacionadas con la reproducción, la secreción del esqueleto y con el transporte de partículas de alimento a otras células.
6. Representan un nivel de organización intermedio entre una colonia de células y un organismo multicelular auténtico. Las células poseen cierto nivel de reconocimiento que las cohesiona y las mantiene organizadas.
7. De acuerdo con su estructura esquelética, se agrupan en tres categorías: calcáreas, hexactinélidas y demosponjas. Las calcáreas poseen un esqueleto formado por espículas individuales de car-

En síntesis (*Cont.*)

bonato de calcio. Las hexactinélidas tienen espículas silíceas, fusionadas en un retículo continuo. Las demosponjas tienen espículas de sílice no fusionadas, o fibras constituidas por una proteína llamada esponjina, o por una combinación de ambas sustancias.

Verdaderos animales: eumetazoos

8. Las características derivadas más destacadas del antecesor hipotético de los eumetazoos son una cavidad digestiva diferenciada, con una boca como medio de entrada de los alimentos, capas embrionarias verdaderas: ectodermo y endodermo que se diferencian en tejidos con un destino preciso, endodermis con células secretoras, que producen enzimas digestivas, uniones entre membranas celulares (desmosomas), presentan además una matriz extracelular con colágeno, que se dispone como una lámina basal que permite la organización de verdaderos tejidos y ausencia de coanocitos.

9. Los eumetazoos poseen células organizadas que forman tejidos verdaderos. En su linaje se diferencian tres ramas: los cnidarios y los ctenóforos, con simetría radial, y los bilaterales, cuya simetría está dada sobre el eje anteroposterior del cuerpo.

Simetría radial: cnidarios y ctenóforos

10. Las características derivadas más destacadas de los cnidarios son la presencia de células especializadas en el ataque y la defensa (cnidocitos), la alternancia de una fase pólipo y una fase medusa a lo largo de sus ciclos de vida (en algunas especies sólo se presenta una de estas fases) y la larva plánula con epidermis ciliada.

11. Los cnidarios se dividen en tres grupos: pólipos coloniales (hidrozoos), medusas (escifozoos) y anémonas de mar y corales (antozoos). Tienen una cavidad gastrovascular con una sola abertura (la boca). El agua que circula a través de esta cavidad proporciona O_2 a las células que la tapizan y conduce al exterior el CO_2, otros productos de excreción y restos de partículas de alimento no digerido. Son animales diblásticos, con una capa de tejido epidérmico derivado del endodermo y una capa de tejido gastrodérmico derivado del ectodermo. Entre estas dos capas hay un material gelatinoso (mesoglea). Los cnidocitos poseen un filamento (nematocisto) que se descarga en respuesta a estímulos químicos o táctiles y puede ser venenoso, pegajoso o estar provisto de púas que paralizan, enlazan o detienen a las presas. La larva plánula es pequeña, ciliada y de vida libre. En las especies que alternan las formas pólipo y medusa, los pólipos se reproducen asexualmente y las medusas en forma sexual. Los pólipos suelen agruparse en colonias.

12. Las características derivadas más destacadas de los ctenóforos son: presencia de estructuras adhesivas en los tentáculos (coloblastos), una boca ventral y ocho líneas de cilios fusionados o "peines", usados en la locomoción y controlados por un órgano apical. Tienen un tracto digestivo completo; el alimento entra por la boca y los productos de desecho son eliminados por poros anales. Algunos investigadores sostienen que la mesoglea de los ctenóforos constituye un tercer tejido porque contiene células semejantes a las células musculares.

Animales con simetría bilateral

13. En el cuerpo de estos animales, que está organizado a lo largo de un eje longitudinal, se distinguen un lado dorsal y otro ventral y, generalmente, un extremo anterior y otro posterior. Son triblásticos, con una capa de mesodermo entre el ectodermo y el endodermo. El ectodermo origina el exoesqueleto y los tejidos de revestimiento y nervioso; el endodermo da origen a los órganos digestivos. La mayor parte del resto del cuerpo proviene del mesodermo. Algunos tienen celoma. Presentan metamerismo, que es evidente en algunos casos pero en otros no.

14. En la etapa de blástula, el embrión presenta una cavidad (blastocele) y una abertura (blastoporo). En una rama de los animales con simetría bilateral, el blastoporo origina la boca (protóstomos); en otra rama, el ano (deuteróstomos).

Platelmintos: gusanos planos

15. Aún no se ha terminado de decidir si estos animales deben incluirse en la rama de los protóstomos o en la de los deuteróstomos. Algunos investigadores creen que se originaron a partir de los cnidarios: una larva plánula ciliada habría alcanzado la madurez sexual sin pasar por los estados de pólipo o medusa.

16. Presentan una cavidad digestiva ramificada, provista de una sola abertura. Las formas endoparásitas pueden carecer de sistema digestivo. Son de vida libre (carnívoros o detritívoros) o endoparásitos. Carecen de celoma y de sistema circulatorio; el O_2 se difunde desde el exterior a través de la superficie del cuerpo.

17. Abarcan tres grupos: el de las planarias (Turbellaria), el de las duelas (Trematoda) y el de las tenias (Cestoda). Las duelas y las tenias son parásitos que causan serias enfermedades en los vertebrados.

Boca primitiva: los protóstomos

18. Los protóstomos presentan un celoma que resulta de la escisión del mesodermo. El sistema nervioso es una estructura doble y ventral. Los estudios moleculares y anatómicos permiten distinguir dos grandes linajes: los lofotrocozoos y los ecdisozoos.

19. Los lofotrocozoos poseen una corona de tentáculos alrededor de la boca (lofóforo) y una larva de vida libre (trocófora). La larva posee una banda de cilios que rodea el cuerpo y un penacho de cilios en el extremo apical. La segmentación del huevo es de tipo espiral. Crecen por un aumento de tamaño continuo de los órganos y tejidos. Es un grupo de inmensa diversidad que comprende, entre otros, a los phyla de los moluscos y los anélidos.

20. Algunas características derivadas distintivas de los moluscos son el manto y la rádula (una estructura bucal quitinosa). No hay segmentación y la simetría bilateral puede estar alterada en forma secundaria por torsión. El cuerpo comprende tres zonas: un céfalo-pie, que contiene los órganos sensoriales y de locomoción; una masa visceral, que contiene los órganos de la digestión, la excreción y la reproducción; y un manto, que recubre la masa visceral y secreta la concha. La cavidad paleal es un espacio entre el manto y la masa visceral que alberga a las branquias. En esta cavidad se vierten los productos de los sistemas digestivo, excretor y re-

En síntesis (Cont.)

productor. La rádula les permite raer algas, plantas u otros alimentos y enviarlos hacia el tracto digestivo, perforar el caparazón de las presas, y a la vez puede funcionar como estructura de defensa. A excepción de los cefalópodos, los moluscos poseen circulación abierta. Entre los tejidos hay un espacio lleno de sangre (hemocele) que reemplaza en gran medida al celoma. Comprenden, entre otros grupos, a los bivalvos, los gasterópodos y los cefalópodos.

21. Los bivalvos tienen una concha dividida en dos valvas que comprimen el cuerpo. Se alimentan por filtración. Tienen tres pares de ganglios (cerebral, visceral y pedal) y dos pares de cordones nerviosos que los interconectan. La mayoría posee sexos separados y fecundación externa, aunque algunos presentan fecundación interna.
22. Los gasterópodos tienen una concha única, que en algunas especies se ha perdido. Digieren celulosa y otros carbohidratos estructurales que la mayoría de los animales no pueden digerir. Son herbívoros, omnívoros, carnívoros especializados, carroñeros o parásitos. Han perdido la simetría bilateral y adquirido una conformación asimétrica por el proceso de torsión, que consiste en un giro de 180° del cuerpo con respecto al céfalo-pie. Tienen un sistema nervioso ganglionar provisto de seis pares de ganglios conectados por cordones nerviosos. La mayoría posee fecundación interna y muchas especies son hermafroditas.
23. Los cefalópodos presentan grandes modificaciones respecto del morfotipo del molusco ancestral. La cabeza tiene ojos conspicuos y una boca central rodeada de brazos. La concha aparece únicamente en *Nautilus*; en el resto es un soporte interno rígido ("pluma") o falta por completo. El cerebro está bien desarrollado y compuesto por muchos grupos de ganglios. Los ojos son notablemente similares a los de los humanos y tienen una agudeza similar, pero no parecen tener visión estereoscópica. Los sexos siempre están separados y la fecundación es interna.
24. Las características derivadas más destacadas de los anélidos son: cuerpo segmentado y sedas, setas o quetas (conjuntos de pequeños cilindros quitinosos que se mantienen unidos por una proteína esclerotizada). Tienen un celoma segmentado, un intestino tubular y un sistema circulatorio cerrado. El cuerpo está dividido en segmentos (metámeras), que en el lado externo tienen aspecto de anillo e interiormente están separados por septos. Eliminan los desechos nitrogenados mediante metanefridios. Se reconocen tres grupos de anélidos: las lombrices terrestres, con algunos representantes de agua dulce y marinos (oligoquetos), los gusanos marinos (poliquetos) y los ectoparásitos de animales acuáticos y de vertebrados terrestres como las sanguijuelas (hirudíneos). No existen evidencias de que sean un grupo monofilético.
25. Los ecdisozoos tienen esqueleto externo. No crecen en forma continua, sino por medio de mudas, y carecen de cilios. Sus grupos más representativos son los artrópodos (con cuerpo articulado) y los nematodos (con cuerpo cilíndrico).
26. Los artrópodos constituyen el grupo de seres vivos más abundante en especies. Sus características derivadas más destacadas son: exoesqueleto, apéndices articulados, ojos compuestos con unidades fotorreceptoras independientes (omatidios) y muda controlada por hormonas. Son segmentados. En algunos casos, los segmentos se fusionan para formar distintas regiones del cuerpo: la cabeza, el tórax (a veces fusionado con la cabeza en un cefalotórax) y el abdomen. Los apéndices están especializados en funciones como caminar, nadar, morder, masticar, picar, succionar y aparearse. El exoesqueleto de quitina es rígido; para crecer se desprenden de él mediante el proceso de la muda. El esqueleto se encuentra articulado y permite movimientos muy precisos; cubre toda la superficie externa del animal y se extiende interiormente por ambos extremos del tubo digestivo. En los insectos recubre también las tráqueas. El celoma está reducido. El sistema circulatorio es abierto. Los terrestres respiran mediante tráqueas o pulmones; los acuáticos, mediante branquias. El sistema nervioso está compuesto por tres pares de ganglios dorsales fusionados, que forman el cerebro y una cadena ganglionar ventral. Esta cadena tiene un par de ganglios por segmento. Los órganos de excreción son variables: órganos pares, glándulas coxales, túbulos de Malpighi. Se dividen en cuatro grupos: quelicerados, crustáceos, miriápodos e insectos.
27. Los quelicerados (arañas, escorpiones, picnogónidos y cangrejos cacerola) carecen de antenas y de mandíbulas. El primer par de apéndices se denomina quelíceros y está modificado en forma de pinzas o "colmillos". El segundo par son los pedipalpos, que tienen pinzas, están modificados como patas o llevan órganos sensoriales u órganos accesorios para la reproducción. Detrás de los pedipalpos hay una serie de patas locomotoras articuladas. Los segmentos del cuerpo se encuentran fusionados en dos tagmas: un cefalotórax anterior (prosoma) y un abdomen posterior (opistosoma). La mayoría presenta abdomen no segmentado. El grupo más numeroso es el de los arácnidos, cuyos organismos tienen cuatro pares de patas locomotoras y quelíceros y pedipalpos altamente especializados.
28. Los mandibulados acuáticos o crustáceos (cangrejos, langostinos, langostas, camarones, centollas, percebes, pulgas de agua y algunas formas más pequeñas) tienen dos pares de antenas y patas en el abdomen y en el tórax. Uno o los tres primeros pares de apéndices del tórax pueden estar modificados para manejar el alimento (maxilipedios). Muchos presentan caparazones. Los sexos suelen estar separados.
29. Los mandibulados terrestres tienen un único par de antenas y mandíbulas. Se subdividen en organismos con segmentos repetitivos (miriápodos) y organismos con segmentos articulados (insectos). El cuerpo de los miriápodos consiste en una región cefálica, seguida de un tronco alargado formado por muchos segmentos diferenciados, todos más o menos semejantes. Con pocas excepciones, cada segmento lleva un par de apéndices. Los insectos, la clase más grande de los artrópodos, representan más del 70% de todas las especies animales terrestres. En el cuerpo se reconocen tres regiones: cabeza, tórax y abdomen. Tienen tres pares de patas, uno de antenas y piezas bucales complejas. La mayoría de los adultos tienen dos pares de alas constituidas por

En síntesis *(Cont.)*

láminas livianas y fuertes de cutícula. Muchas especies experimentan una metamorfosis completa y pasan por el estadio de pupa, donde se produce una remodelación drástica del cuerpo. Muchas especies son plagas agrícolas o sanitarias. Otras especies, beneficiosas para los seres humanos, se usan en el control biológico de plagas o para producir sustancias como la seda natural y la miel.

30. Las características derivadas más destacadas de los nematodos son: boca rodeada por tres a seis labios y tres anillos con receptores sensoriales (sensilias); órganos quimiorreceptores cerca de la boca, número de células y líneas celulares constantes y ausencia de músculos circulares. Son gusanos cilíndricos, no segmentados, cubiertos por una cutícula gruesa y continua, que mudan periódicamente a medida que crecen. Poseen una cavidad que participa en el transporte de fluidos por el cuerpo y funciona como esqueleto hidrostático interno (seudoceloma). La reproducción es sexual; los sexos suelen estar separados y la fecundación es interna. El tubo digestivo es completo. El sistema nervioso presenta un anillo que rodea al tubo digestivo con ganglios dorsales, ventrales y laterales. Esta estructura constituye el encéfalo, del cual parten varios cordones y anillos nerviosos. Son de vida libre o parásitos; habitan el suelo o la hojarasca, las aguas marinas o las dulces. Varias especies parasitan cultivos, animales domésticos e incluso a los humanos.

Cuestionario

1. Siguiendo la tradición jónica, Empédocles de Agrigento (*circa* 483-430 a. C.) consideraba que en la naturaleza existían cuatro elementos fundamentales: Fuego, Aire, Agua y Tierra. Para Empédocles, las uniones y desuniones entre estos elementos eran la causa de todos los fenómenos naturales. Dos fuerzas externas eran las responsables de esas uniones y desuniones: el Amor y el Odio. Empédocles propuso que los seres vivos estaban constituidos por diferentes partes-unidades que se unían gracias al Amor: cabezas, piernas, brazos. Las distintas combinaciones de estas piezas formaban a las distintas criaturas. Algunas combinaciones producían seres monstruosos, pero como rara vez se los veía, Empédocles pensaba que no resultaban viables y que por lo tanto no sobrevivían ni dejaban descendencia. ¿De qué manera se podrían relacionar las ideas de este pensador griego con la Explosión del Cámbrico y las evidencias fósiles de los depósitos de Ediacara y Burgess Shale?
2. ¿Qué ventajas ofrece la simetría radial a los organismos sésiles y la bilateral a los móviles?
3. Herbert G. Wells fue un prolífico autor de ciencia ficción que escribió, entre otras novelas, *La máquina del tiempo* (1895), *El hombre invisible* (1897), *La guerra de los mundos* (1898) y *El alimento de los dioses* (1904). En esta última, un extraño fertilizante hace crecer en forma desmesurada a las plantas y a los animales (incluidas las personas). El tamaño de las avispas, por ejemplo, aumenta varias decenas de veces. Tiempo después, en los años de la guerra fría, cuando el uso de armas atómicas era una amenaza cotidiana, la idea se usó con frecuencia en películas estadounidenses en las que aparecían hormigas, arañas, escorpiones y otros animales que alcanzaban proporciones gigantescas por haber estado expuestos a la radiactividad. ¿Es posible la existencia de animales gigantes que conserven las proporciones y las características anatómicas de los animales actuales y extintos?
4. El celoma suministra soporte hidrostático a los animales. ¿Por qué es menos probable que la cavidad gastrovascular desempeñe la misma función?
5. En su libro *La Vida Maravillosa* (1989), S. J. Gould realiza la siguiente afirmación: "No acepte la tradición chauvinista que califica a nuestra era como la edad de los mamíferos. Ésta es la edad de los artrópodos..." ¿Cómo se podría justificar esta afirmación?
6. ¿Qué ventajas y desventajas presenta la fecundación interna, comparada con la externa?

Sección 5 / Situación problemática 2
Experimentos con vinchucas



Eukarya V: el linaje de los animales II

Los animales fueron
imperfectos,
largos de cola, tristes
de cabeza.
Poco a poco se fueron
componiendo,
haciéndose paisaje,
adquiriendo lunares, gracia, vuelo...

PABLO NERUDA

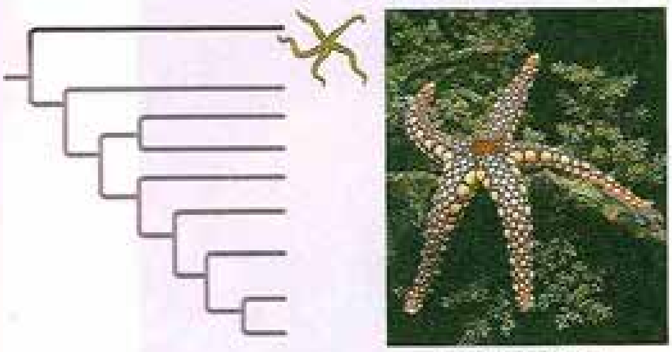
Como vimos, los animales presentan dos tipos de desarrollo embrionario temprano. En los protóstomos, el blastoporo, de posición anterior, origina la boca, y el celoma, cuando existe, resulta de la escisión del mesodermo. Además, en algunos protóstomos, las primeras divisiones celulares presentan un patrón de segmentación en espiral, es decir, crecen en forma oblicua con respecto al eje que pasa por el polo animal y vegetal (véase cap. 42, recuadro 42-1) y se forman células de diferentes tamaños. Por el contrario, en los deuteróstomos, el patrón de segmentación es radial pues el crecimiento se produce en ángulo recto o paralelo a ese eje; el blastoporo, de posición posterior, origina el ano pero no la boca y el celoma se forma por evaginaciones del intestino embrionario.

Las características del desarrollo embrionario de los deuteróstomos son compartidas por animales muy disímiles y por ello hay un gran desacuerdo entre los biólogos sistemáticos que interpretan sus orígenes. El árbol filogenético de los deuteróstomos es muy diferente según las sinapomorfías que se consideren, si se intenta incluir en la interpretación las características de los fósiles, si se considera que un carácter ausente en un grupo nunca estuvo presente o se perdió secundariamente, entre otros aspectos (fig. 29-1).

Boca secundaria: los deuteróstomos

Animales espinosos: los equinodermos

La mayoría de los equinodermos adultos tiene simetría radial con sólo algunos indicios de bilateralidad. Sin embargo, las larvas presentan una clara simetría bilateral. Se cree que los equinodermos han evolucionado a partir de una forma móvil de simetría bilateral que posteriormente se adaptó a una vida sésil.



ESTRELLA DE MAR.

Las características derivadas más destacadas de los equinodermos son:

- Placas internas calcificadas que forman un esqueleto interno.
- Sistema de locomoción ambulacral.

Los equinodermos habitan en la mayoría de los mares, incluso los de aguas muy frías. Incluyen las estrellas pluma y los lirios de mar (crinoideos), las estrellas de mar (asteroideos), las estrellas frágiles (ofiuroideos), los erizos de mar y los dólares de arena (equinoideos) y los pepinos de mar (holoturoideos).

Los rasgos característicos de los equinodermos se observan claramente en uno de los representantes del grupo más familiares: la estrella de mar (fig. 29-2), aunque es posible que ese plan de organización se encuentre modificado con respecto al de los equinodermos primitivos. Se desplazan a través del **sistema vascular acuífero**, característico de los asteroideos. Este sistema contiene los **pies ambulacrales**. Cuando los pies se implantan sobre una superficie dura, tal como una roca o la concha de una almeja, las contracciones de los músculos en la base de cada pie ejercen colectivamente una gran fuerza, suficiente como para que la estrella de mar avance o pueda abrir las valvas de un molusco bivalvo. Cuando ataca a un bivalvo, su dieta básica, la estrella de mar evierte su estómago a través de su abertura bucal e introduce parte de este órgano en la abertura que ha logrado formar entre las conchas del bivalvo. Los equinodermos presentan un tipo de larva llamada *auricularia*, tienen sexos separados y la fecundación es externa.

Lirios, estrellas y dólares: la diversidad de los equinodermos

Los erizos de mar y los dólares de arena (fig. 29-3) y los diminutos miembros de un grupo recientemente descubierto de equinodermos (fig. 29-4), no tienen brazos. El plan corporal pentámero de los erizos de mar y de los dólares de arena es claramente visible en las cinco áreas que llevan los pies ambulacrales y que se extienden a través del robusto y rígido esqueleto. Como en la estrella de mar, los pies ambulacrales participan sobre todo en la marcha. Los erizos están formidablemente armados de espinas móviles y algunas especies tienen además glándulas venenosas ocultas entre las espinas. De manera típica, también están equipados con un aparato mandibular denominado *linterna de Aristóteles*, con el que desprenden algas y otros materiales orgánicos que se adhieren al sustrato, forzando las partículas hacia el sistema digestivo del animal.

Las estrellas frágiles (fig. 29-5), también conocidas como estrellas serpientes porque sus brazos se asemejan a colas de víbora, presentan un disco central subcircular y cinco brazos finos, largos y flexi-

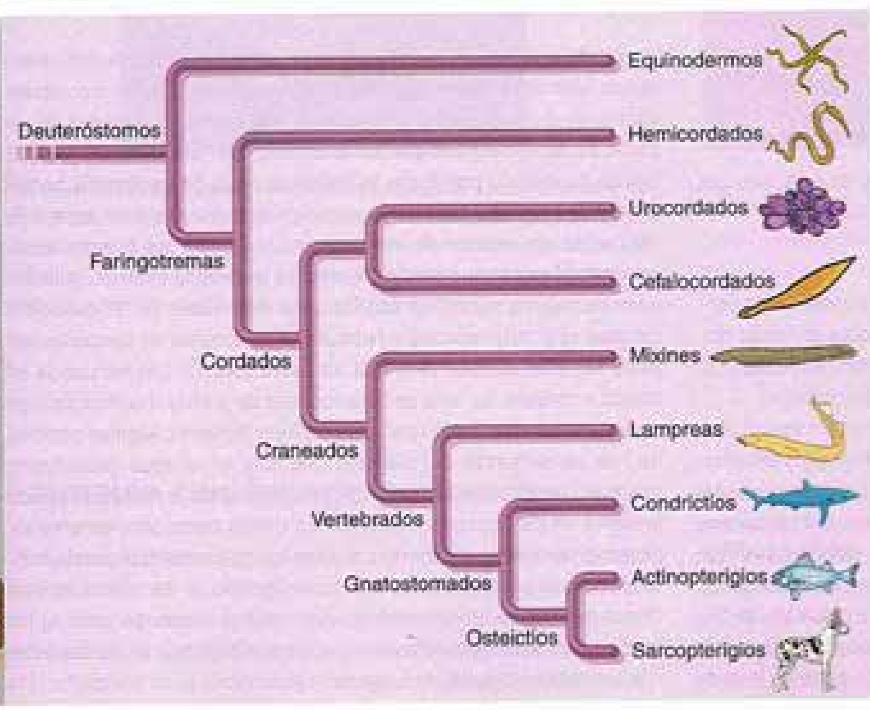


FIG. 29-1. POSIBLES RELACIONES FILOGENÉTICAS ENTRE LOS DEUTERÓSTOMOS.

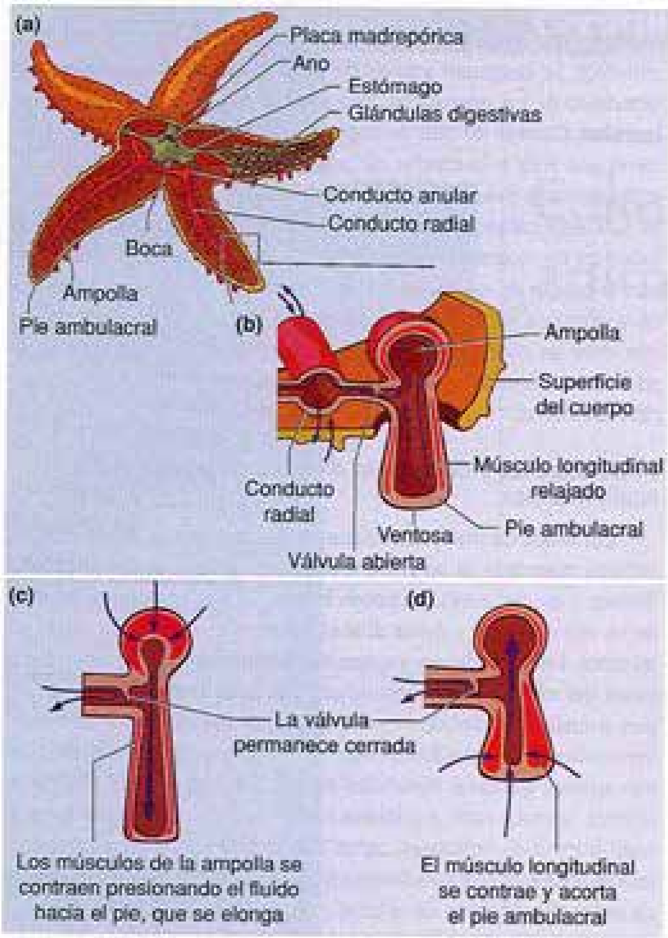


FIG. 29-2. SISTEMA VASCULAR ACUÍFERO. ***(a)*** *El interior de la estrella de mar presenta cinco conductos radiales, uno para cada brazo, que conectan el conducto anular con numerosos pares de pies ambulacrales, cilindros huecos, de paredes gruesas, que terminan en ventosas. Estas ventosas están en el extremo de cada pie ambulacral y, por medio de ellas, las estrellas se adhieren al sustrato.* ***(b)*** *En el otro extremo de la ventosa se encuentra un saco muscular redondeado, la ampolla.* ***(c)*** *Cuando la ampolla se contrae, el agua que contiene –que no puede volver al canal radial porque una válvula se lo impide– entra a presión en el pie ambulacral. Esto endurece y estira al pie, otorgándole suficiente rigidez como para sostener la marcha.* ***(d)*** *Los músculos del pie se contraen después, obligando al agua a retornar a la ampolla y originar la succión que mantiene el pie adherido al sustrato.*

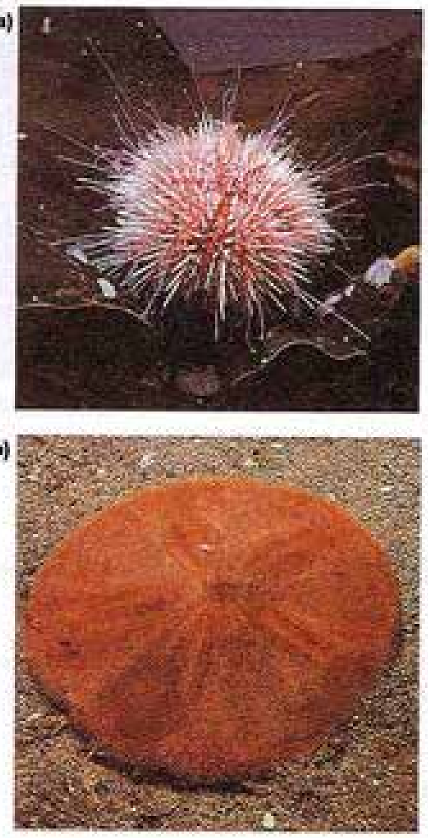


FIG. 29-3. EQUINODERMOS MÁS COMUNES. ***(a)*** *El erizo de mar comestible,* Echinus esculentus, *descansando en la superficie de un alga parda del género* Laminaria. *Los erizos de mar son habitantes comunes de los charcos dejados por las mareas.* ***(b)*** *Un dólar de arena,* Echinarachnius parma. *Los dólares de arena son frecuentes en las costas arenosas.*

bles. Los brazos se curvan de un lado a otro con un movimiento serpenteante, lo que le permite al animal arrastrarse sobre el fondo del océano. Sus pies ambulacrales, que carecen de ventosas, son utilizados para recoger y manejar el alimento más que para la locomoción.

Los miembros de las otras clases de equinodermos presentan planes corporales algo diferentes al de las estrellas de mar y las estrellas frágiles. Los lirios de mar y las estrellas pluma pasan al menos parte de sus vidas adheridos o colgando de un sustrato. Mientras que los primeros son sésiles, las segundas, después de un corto estadio larval fijo pueden llevar una vida pelágica. Como hemos visto en diversos ejemplos de animales sésiles (véanse cap. 28, fig. 28-12 y recuadro 28-3), las estructuras recolectoras de alimento (en este caso los brazos, los pies ambulacrales y la boca) se encuentran en la parte superior, lo que le permite al animal recoger sustancias alimenticias del agua circundante. Los lirios de mar y las estrellas pluma, grupos que fueron muy abundantes en el Paleozoico, son los únicos representantes vivientes de un grupo de equinodermos que se caracterizan por presentar un tallo de fijación constituido por discos calcáreos. A pesar de su simetría pentámera y de presentar cinco hileras de pies ambulacrales en la superficie del cuerpo, los pepinos de mar (fig. 29-6), con sus cuerpos relativamente blandos y su parcial "retorno" a la simetría bilateral, guardan poca semejanza superficial con los otros equinodermos. El esqueleto calcáreo está muy reducido y habitualmente consiste en pequeñas espinas llamadas *osículos dérmicos*. La pared corporal con frecuencia es blanda y coriácea. La boca se halla rodeada de *podios* modificados que parecen tentáculos y que usan para capturar alimento. Algunos pepinos de mar se alimentan del plancton que flota en el agua circundante, mientras que otros se alimentan principalmente de la materia orgánica presente en los depósitos del fondo. En ciertos casos, simplemente ingieren el sedimento del fondo y extraen los nutrientes que pueda contener cuando pasa a través de su tubo digestivo. Al sentirse atacados, ciertos pepinos de mar pueden expulsar hacia el exterior parte de su tubo digestivo, estrategia defensiva que les posibilita huir de su depredador. Los tejidos expulsados luego se regeneran.

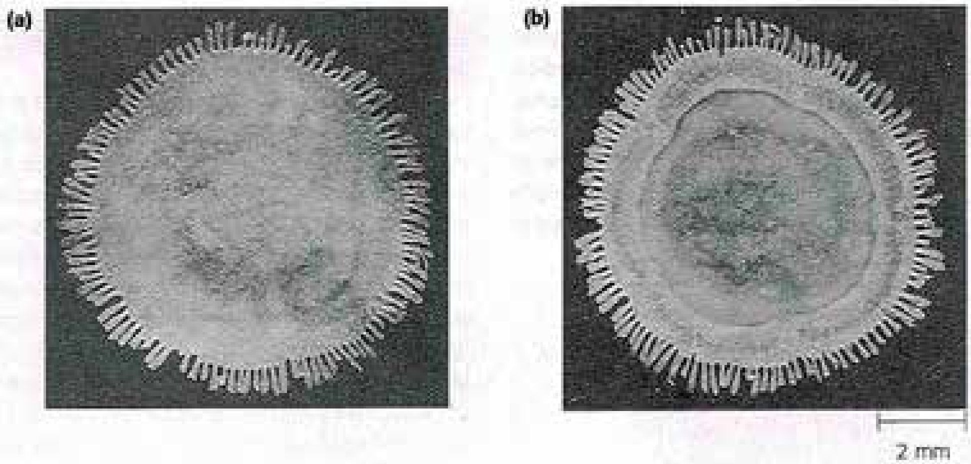


FIG. 29-4. XYLOPLAX TURNERAE, *LA "MARGARITA MARINA" DEL CARIBE.* *Vista* ***(a)*** *dorsal y* ***(b)*** *ventral. Ésta es la segunda especie descrita de los Concentricycloidea, la primera clase nueva de equinodermos que crearon los taxónomos desde 1821. La primera "margarita marina", Xyloplax medusiformis, se encontró en las aguas de Nueva Zelanda, viviendo en grietas de madera podrida enterrada en el agua, en el fondo del océano. Las placas esqueléticas calcáreas, el sistema vascular acuífero y los pies ambulacrales en la superficie ventral identifican a estos organismos como equinodermos. Los adultos de la forma del Caribe tienen un estómago en forma de saco, pero la forma de Nueva Zelanda carece de estómago y aparentemente obtiene nutrientes de las bacterias que se encuentran en grandes cantidades en su hábitat preferido. La especie del Caribe parece depositar los óvulos fecundados y es probable que tenga una etapa larval en su ciclo de vida. En la especie de Nueva Zelanda, la progenie se desarrolla dentro del cuerpo materno y se asemeja a adultos en miniatura en el momento de su liberación.*

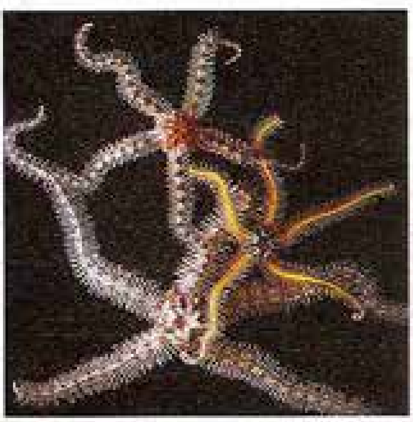


FIG. 29-5. ESTRELLA FRÁGIL, **OPHIOTHRIX FRAGILIS.** *Pueden observarse sus largos brazos móviles. Como lo sugiere su nombre, las estrellas frágiles tienen brazos que se quiebran fácilmente. Estos equinodermos, como muchos crustáceos (véase cap. 28, Ecdisozoos con cuerpos articulados: los artrópodos), pueden autotomizar partes de su cuerpo apresadas por un depredador, y así facilitar su huida.*

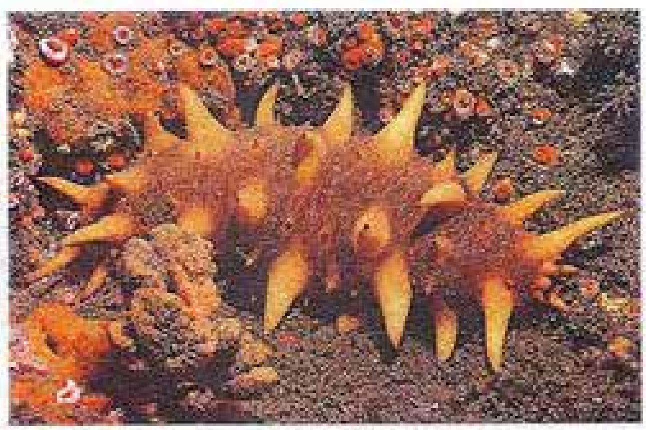


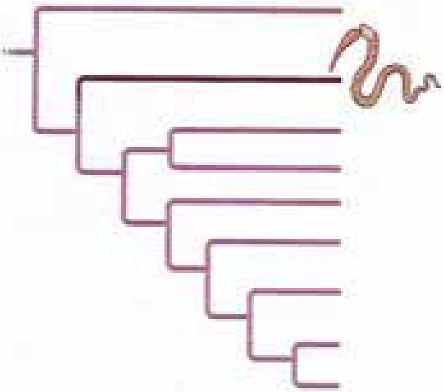
FIG. 29-6. PEPINO DE MAR. Parastichopus californicus, *un pepino de mar fotografiado en Point Loma, California. Los pepinos de mar pueden tener de 5 milímetros hasta más de 1 metro de longitud. Algunas especies tropicales alcanzan una longitud de metros.*

Animales con faringe perforada

Con excepción de los equinodermos, todos los otros deuteróstomos (véase fig. 29-1) derivan de un mismo antecesor hipotético cuya faringe, una estructura de la porción anterior del tubo digestivo, está perforada por una serie de hendiduras. Inicialmente, este sistema habría participado en la alimentación basada en la filtración de partículas: el agua, con partículas de alimento en suspensión, entraba por la boca y circulaba a través de las hendiduras, impulsada por cilios. El tejido muy vascularizado que circunda las hendiduras filtraba las partículas. Estas estructuras, habrían participado en forma secundaria en el intercambio de gases respiratorios. Las hendiduras resultan de la fusión de dos de las tres capas embrionarias, el endodermo y el ectodermo. Estos organismos poseen un esqueleto constituido, al menos primitivamente,

por varillas cartilaginosas, que en los animales más complejos conforman los *arcos branquiales*. En algunos grupos actuales, estas hendiduras se encuentran cubiertas, como en los tunicados. En otros grupos, como los tiburones, se abren directamente sobre el cuerpo del animal. En los grupos actuales que habitan en ambientes acuáticos, las hendiduras han perdido la función alimentaria y conservan sólo su función respiratoria; secundariamente y en las formas terrestres, sólo persisten en los embriones.

Hemicordados: gusanos bellota





GUSANO BELLOTA,* GLOSSOBALANUS SARNIENSIS, *ENTERRÁNDOSE EN UNA GRAVA DE CONCHAS.

La característica derivada más destacada de los hemicordados es un cuerpo dividido en tres regiones: una probóscide, con la cual el animal excava en los sedimentos oceánicos, un collar corto y un tronco largo.

Son animales marinos, en particular habitan en el hemisferio sur. Viven en aguas profundas y dentro de tubos que ellos mismos secretan. La mayoría perfora la arena con la probóscide y tragan los sedimentos, de los cuales extraen partículas orgánicas. Tienen cilios vibrátiles que recubren la probóscide y conducen las partículas hacia la boca. Algunos representantes de este grupo, los enteropneustos, viven enterrados en la arena o en el fango y en ocasiones construyen galerías; otros, como los pterobranquios, incluyen formas coloniales que viven fijos al sustrato. Todos los hemicordados presentan sexos separados y fecundación externa.

Este grupo tiene particular interés desde el punto de vista evolutivo porque presenta rasgos característicos tanto de los equinodermos como de los cordados. Su larva llamada *tornaria* es ciliada y muy semejante a la *auricularia* de los equinodermos. Además, las cavidades celómicas de los tentáculos de los pterobranquios suministran un soporte hidrostático semejante al sistema vascular acuífero de los equinodermos, aunque no presentan pies ambulacrales. El sistema nervioso de los hemicordados es, en algunos aspectos, similar al de los equinodermos, pero incluye dos cordones nerviosos, uno ventral y otro dorsal, unidos por un anillo en el límite posterior del collar. En el resto de los deuteróstomos, sólo los cordados tienen un cordón nervioso principal en el lado dorsal del cuerpo. El cordón nervioso dorsal de los cordados es hueco, a diferencia de los cordones nerviosos ventrales de otros animales, que son macizos. En algunos hemicordados, la porción anterior del cordón dorsal también es hueca.

Respecto de las relaciones filogenéticas de este grupo, estudios moleculares confirman la relación de los hemicordados con los equinodermos. Al mismo tiempo se postula que han compartido un ancestro común más reciente con los cordados. Dado que los hemicordados actuales han experimentado millones de años de evolución independiente de la de su grupo hermano, los cordados, se distinguen de manera notable por presentar estructuras muy especializadas que se relacionan con sus hábitos bentónicos.

Aparición de la notocorda: los cordados

El origen del grupo de los cordados es un tema controversial (📖 ensayo 29-1, *Origen de los cordados y los vertebrados*). La característica distintiva del antecesor hipotético de este linaje es la presencia, al menos en la larva, de una **notocorda**. Esta estructura consiste en una varilla rígida de tejido fibroso, en posición dorsal que se extiende a lo largo del cuerpo y sirve como un eje firme pero flexible. Además, se postula que habría presentado un **tubo nervioso dorsal** proveniente del neuroectodermo, un tubo digestivo ventral y una cola posanal.

Este ancestro habría dado lugar a tres linajes (véase fig. 29-1):

- Los urocordados o tunicados, cuyo cuerpo está cubierto por una túnica protectora y firme que contiene una sustancia similar a la celulosa (👁 fig. 29-7).
- Los cefalocordados, peces lanceta o anfioxos, animales pequeños y con forma de pez (👁 fig. 29-8) cuyo representante más conocido es el género *Branchiostoma* (antiguamente denominado *Amphioxus*).
- Los craneados, que comprenden a todos los animales restantes. La característica distintiva de este grupo es la presencia de un cráneo cartilaginoso que protege el cerebro y un esqueleto mineralizado con fosfato de calcio. Excepto los *mixines*, animales vermiformes sin mandíbulas ni vértebras, todos los craneados tienen vértebras.

Galería de imágenes

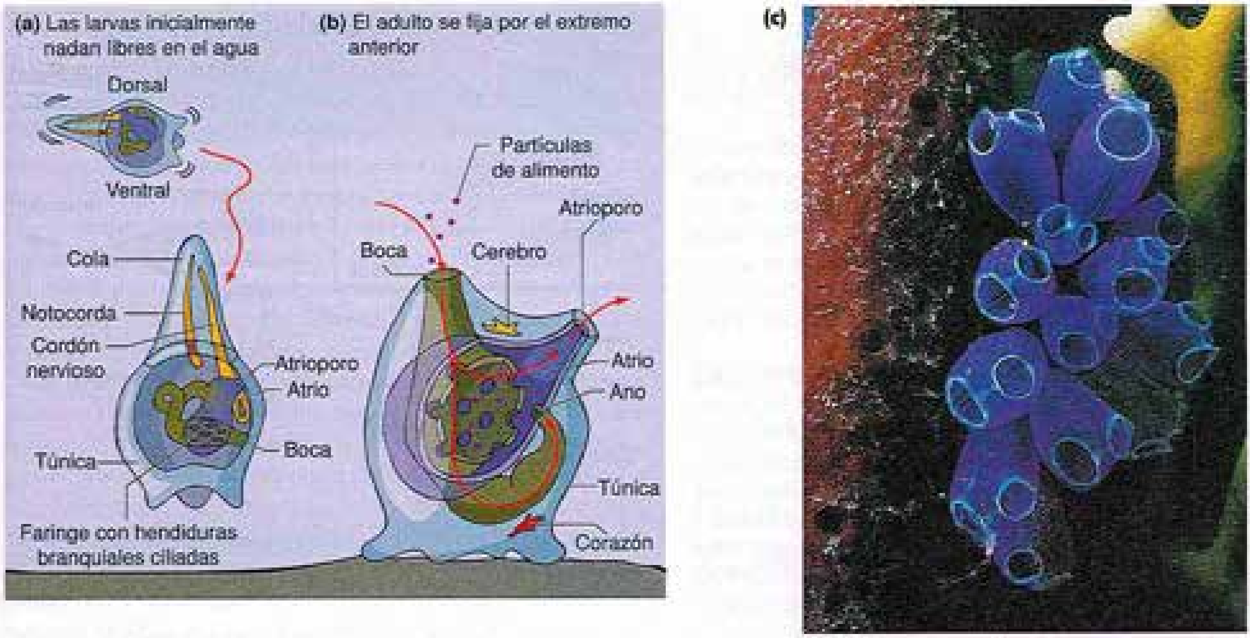


FIG. 29-7. DOS ETAPAS EN LA VIDA DE UN TUNICADO. *Aunque los urocordados adultos no tienen todos los rasgos típicos de los cordados, las larvas, de vida libre durante un tiempo muy corto, poseen esas características, en particular la presencia de notocorda en la cola.* ***(a)*** *La larva y* ***(b)*** *la forma adulta. En la larva, la túnica cubre la boca y el atrioporo, lo que evita el flujo de agua a través de la faringe y de sus hendiduras branquiales ciliadas. Así, incluso en las especies en las cuales la faringe larval está bien desarrollada, como se muestra aquí, la larva es incapaz de alimentarse. Después de una breve existencia libre, se asienta en el fondo y se fija por el extremo anterior. Entonces comienza la metamorfosis: desaparece la cola de la larva con la notocorda y el cordón nervioso dorsal y el cuerpo entero del animal experimenta un giro de 180 grados.* ***(c)*** *Tunicados adultos actuales, llamados ascidias o papas de mar.*

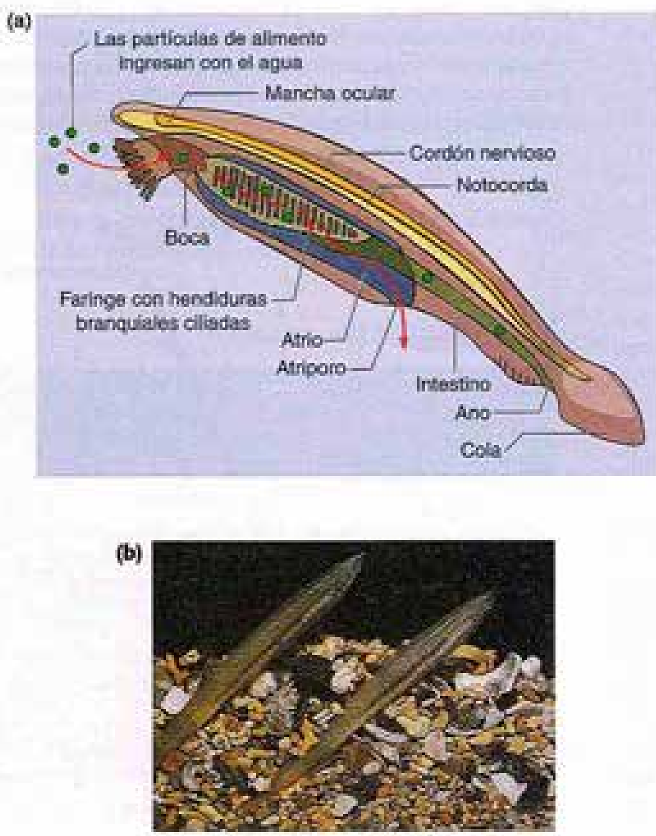


FIG. 29-8. BRANCHIOSTOMA, *EL ANFIOXO QUE MUESTRA LAS CARACTERÍSTICAS DISTINTIVAS DE LOS CORDADOS.* ***(a)*** *Como todos los cordados, tienen una notocorda o varilla dorsal que se extiende a lo largo del cuerpo, un cordón nervioso dorsal tubular y una cola. Tienen además hendiduras branquiales como los hemicordados. Branchiostoma retiene estas características durante toda su vida; sin embargo, muchos cordados tienen una notocorda, hendiduras o bolsas branquiales faríngeas y una cola sólo durante sus etapas inmaduras. En Branchiostoma, la boca está rodeada por pelos rígidos, los cirros. La faringe, fundamentalmente, filtra pequeñas partículas alimenticias. Los cilios, situados a los lados de las hendiduras, mueven una corriente continua de agua que pasa a través de las hendiduras a una cámara, el atrio, y luego sale a través del atrioporo. Las partículas de alimento son atrapadas en esta faringe con forma de criba, se mezclan con el moco y son canalizadas a lo largo de un surco ciliado hacia el intestino.* ***(b)*** *Peces lanceta con su parte anterior emergiendo del sustrato.*

Ensayo 29-1

Origen de los cordados y los vertebrados

En la actualidad se plantea que, con toda probabilidad, entre los primeros animales conocidos, que integran la fauna de Burgess Shale (del período Cámbrico, hace unos 530 millones de años), los cordados ya se encontraban representados por el género *Pikaia* (véase cap. 28, fig. 28-3e). Sin embargo, el escaso registro fósil de las primeras formas de cuerpos esencialmente blandos hace muy difícil la reconstrucción de los primeros pasos de su origen y evolución a partir de ancestros sin notocorda.

Desde la primer mitad del siglo XIX, morfólogos y embriólogos buscaron en los animales vivientes evidencias del origen de los cordados. En 1822, el zoólogo francés Geoffroy Saint-Hilaire (1772-1844) propuso que el plan corporal general de los cordados derivaba del de un artrópodo dispuesto con su parte ventral hacia arriba, de manera que el cordón nervioso quedara situado en posición dorsal respecto del tubo digestivo. El anatomista Georges Cuvier (véase cap. 17, Las ideas catastrofistas) lideró a los opositores de Saint-Hilaire, que aportaron numerosas evidencias morfológicas que refutaban aquella hipótesis. No obstante, a principios del siglo XX algunos biólogos reflotaron la idea original de Saint-Hilaire e incluyeron en esa interpretación al origen de los anélidos. Sin embargo, el diferente origen embrionario del celoma y el hecho de que el extremo anterior del cuerpo se defina de forma completamente opuesta si se compara a los cordados (deuteróstomos) con los anélidos y los artrópodos (protóstomos), son fuertes argumentos en contra de esta teoría.

A principios del siglo XX se propuso una hipótesis alternativa fundada en las similitudes embriológicas, fundamentalmente la deuterostomía, de cordados y equinodermos. De manera inteligente e innovadora, el embriólogo inglés Walter Garstang (1868-1949) recurrió en su interpretación a las similitudes entre las larvas de los equinodermos y los hemicordados, las cuales tienen características comunes importantes, como simetría bilateral, bandas ciliadas y un estómago simple. Las larvas de ambos grupos son tan parecidas que en épocas en que no se había reconstruido el ciclo de vida de los hemicordados, las larvas de estrellas de mar se confundíaqn con las de ese grupo. Para Garstang, unas pocas transformaciones ocurridas durante la metamorfosis de la larva hacia el estado adulto podrían explicar el origen de los hemicordados partiendo de una larva similar a la de los equinodermos. En este proceso, parte de las bandas ciliadas y sus filetes nerviosos habrían migrado formando un tubo nervioso dorsal al estómago, mientras que otras de ellas habrían constituido el endostilo, un surco glandular secretor de mucoproteínas que contribuyen a atrapar el alimento situado en la faringe. Posteriores cambios adaptativos dentro del linaje, como la aparición de perforaciones en el tubo digestivo, que favorecerían la circulación del agua, y de una notocorda, habrían completado el plan básico de los cordados. Esta larva planctónica no habría alcanzado la transformación al estado de adulto bentónico característico de los equinodermos, ya que habría adquirido la madurez reproductiva antes de experimentar esa transformación (pedomorfosis), de modo que produciría organismos semejantes a larvas de urocordados, las que a su vez se parecen a los cefalocordados adultos. Esta teoría fue cuestionada desde varios puntos de vista, pero constituyó una contribución importante al proponer un mecanismo de aparición de novedades evolutivas basado en el estudio comparativo de la morfología larval y no en los estadios adultos.

Aunque la biología molecular aporta nuevas evidencias, éstas aún no terminan de contar una historia que, probablemente, desapareció junto con formas que no tienen representantes vivientes. Hoy

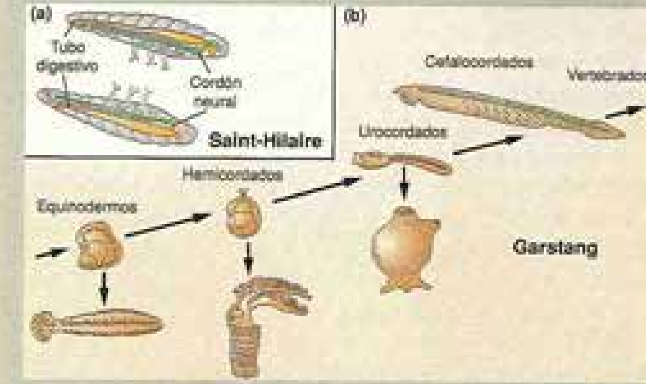


Fig. 1. *Diferentes hipótesis sobre el origen de los cordados.* ***(a)*** *Hipótesis de Geoffroy Saint-Hilaire.* ***(b)*** *Hipótesis de Garstang.*

resulta evidente que los cordados representan una radiación particular dentro de los deuteróstomos, junto con los hemicordados y equinodermos, los cuales estarían más relacionados entre sí, de acuerdo con la evidencia molecular y con semejanzas morfológicas entre sus larvas, que con cualquier otro grupo de animales. Actualmente se sostiene la postura de que un antecesor vermiforme constituiría el ancestro tanto de los hemicordados y equinodermos por un lado, como de los cordados por el otro.

La evolución hacia los vertebrados muestra una tendencia a modos de alimentación cada vez más activos. El antecesor hipotético de los vertebrados se habría alimentado de las partículas en suspensión que pasaban por su faringe con la corriente producida por el movimiento de cilios, como en los hemicordados, los urocordados y los cefalocordados. En un estado posterior, representado por los agnatos, una musculatura asociada con la faringe habría producido movimientos que le permitían actuar como una bomba succionadora. Por último, la adquisición de mandíbulas movidas por músculos permitió una mejor selección de alimentos, incluso porciones de mayor tamaño.

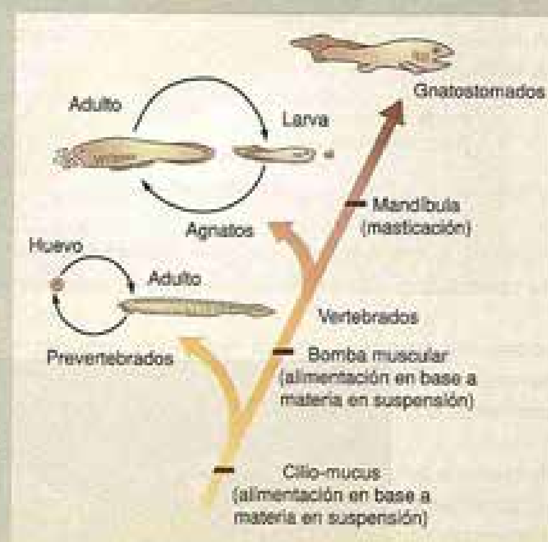


Fig. 2. *Aparición de novedades evolutivas vinculadas con la alimentación en el linaje de los cordados.*

Animales con soporte interno: los vertebrados

Los vertebrados constituyen el subgrupo más grande y más conocido de cordados. Se postula que su antecesor ya tenía una concentración de órganos sensoriales y un cerebro, características que distinguen claramente a los vertebrados, aun a los más primitivos, de los cordados no vertebrados. El pasaje de un modo pasivo de alimentación por filtración ciliar al activo se produjo en asociación con cambios en la actividad muscular y cefalización, que diferencian a los ancestros de este grupo de sus representantes actuales.

La columna vertebral –o espina dorsal– provee un eje estructural. La columna vertebral es un soporte flexible, habitualmente óseo, que se desarrolla alrededor de la notocorda, suplantándola por completo en la mayoría de las especies. Las proyecciones dorsales de las vértebras rodean al cordón nervioso a lo largo de la columna. El cerebro también está encerrado y protegido por un cráneo. Entre las vértebras hay discos cartilaginosos que otorgan flexibilidad a la columna vertebral. En asociación con las vértebras, hay músculos segmentados que otorgan cierto movimiento a la columna.

Una de las grandes ventajas de poseer un endoesqueleto óseo es que esta estructura está formada por tejido vivo que crece con el animal. En el embrión vertebrado en desarrollo, el esqueleto es principalmente cartilaginoso; en la mayoría de los vertebrados, los huesos reemplazan en forma gradual al cartílago en el curso de la maduración. Las porciones en crecimiento de los huesos siguen siendo, de un modo característico, cartilaginosas, hasta que el animal alcanza su tamaño definitivo (véase cap 30, Tejidos conjuntivos: un grupo diverso).

Los primeros vertebrados carecían de mandíbulas (agnatos; del griego a, sin, y *gnatos*, mandíbula) y la notocorda no era reemplazada por la columna vertebral. Algunos agnatos actualmente extinguidos, como es el caso de los ostracodermos, estaban cubiertos por escamas, pero al mismo tiempo presentaban exoesqueletos, gruesas corazas o escudos constituidos por placas óseas que brindaban una protección adicional. Estos organismos se desplazaban pesadamente por el fondo alimentándose de los detritos que allí se depositaban. Los craneados vivientes sin mandíbulas –los mixines y las lampreas (fig. 29-9)–, no son acorazados y su endoesqueleto es cartilaginoso. Pero a diferencia de los mixines, las lampreas son verdaderos vertebrados.



FIG. 29-9. LAMPREA MARINA, **PETROMYZON MARINUS.**

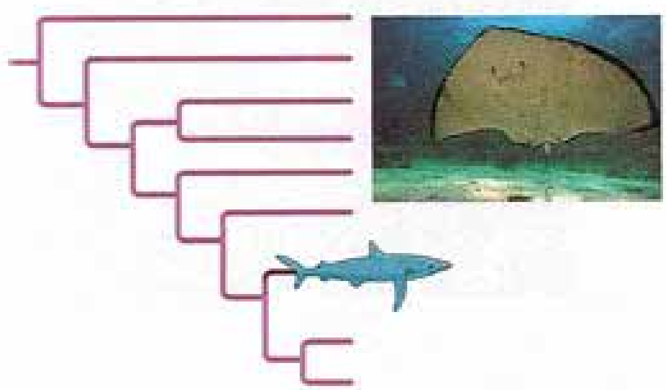
Mientras que los mixines son formas marinas carroñeras, las lampreas en general viven en el medio marino o de agua dulce como ectoparásitos; se adhieren a otros peces con sus bocas en forma de ventosa, horadan la piel de sus hospedadores con sus dientes córneos y chupan sangre. Sin embargo, la lamprea juvenil se alimenta succionando lodo, que contiene microorganismos y restos orgánicos, como muy probablemente hicieron los vertebrados primitivos. Estos organismos pasan por un estado de larva y sufren metamorfosis.

Los sistemas de órganos, sus funciones y las características de la reproducción de los animales vertebrados se analizarán en la Sección 6, aunque el énfasis estará puesto en el animal humano. En esta última parte del capítulo, y de la Sección sobre la diversidad de los seres vivos, recorreremos brevemente las ramas del árbol filogenético de los vertebrados con el análisis de algunas de sus características.

Aparición de las mandíbulas: los gnatostomados

Uno de los principales acontecimientos en la evolución de los vertebrados fue la aparición de las mandíbulas. Estas estructuras se originaron como producto de modificaciones del patrón de desarrollo de la región cefálica anterior y constituyeron una verdadera novedad evolutiva. El desarrollo de mandíbulas, a menudo dotadas de dientes, amplió la variedad de organismos que les servían de alimento. Junto con una alimentación más eficiente obtenida de fuentes de energía más abundantes y más concentradas, en los gnatostomados se abrió la posibilidad de incrementos significativos de tamaño.

Gnatostomados cartilaginosos: los condrictios

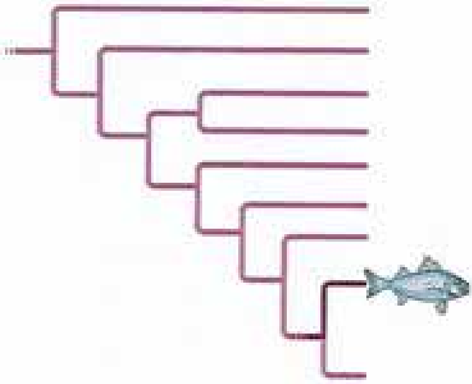


LOS TIBURONES Y LAS RAYAS SON PECES CARTILAGINOSOS.

Condrictio significa pez cartilaginoso. En este grupo, el esqueleto no contiene huesos verdaderos, lo cual, en apariencia, es un carácter secundario, ya que se postula que los condrictios habrían evolucionado a partir de peces con esqueleto óseo. En la clasificación cladística no se utiliza el término "pez", pero es útil para referirnos a todo vertebrado nadador y de forma hidrodinámica que respira por branquias. Los tiburones, las rayas y los extraños peces gallo o quimeras se incluyen entre los condrictios. Son marinos, pelágicos –o habitantes del fondo del mar– y en general depredadores de otros peces. La mayoría tiene una piel cubierta por escamas denticuliformes pequeñas y puntiagudas (escamas placoides) que no se superponen y se asemejan en el aspecto

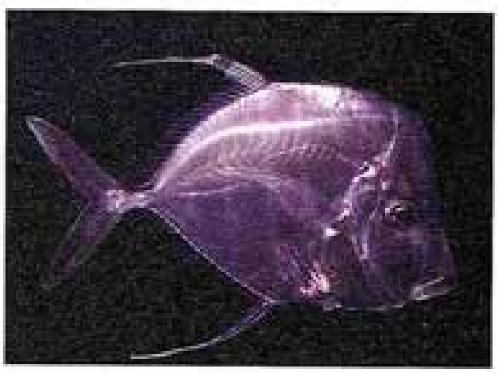
estructural a los dientes de los vertebrados. Estas escamas le dan a la piel la textura y la calidad abrasiva de un papel de lija grueso. Pueden ser ovíparos, ovovivíparos o vivíparos (véase cap. 41, Tipos de reproducción). Los machos tienen aletas pélvicas modificadas que utilizan durante el acoplamiento.

Gnatostomados con hueso: los osteíctios



Los osteíctios se caracterizan por tener un esqueleto interno que, en la gran mayoría de los casos, es óseo y no cartilaginoso, como ocurre en los condrictios. El antecesor de todos los osteíctios habría dado origen a dos grandes grupos, los actinopterigios y los sarcopterigios.

Aletas con radios: los actinopterigios



PEZ ÓSEO MARINO.

Los actinopterigios son los peces de agua dulce y salada más comunes. Presentan aletas móviles, con radios esqueléticos internos.

La mayoría de los peces vivientes tienen sacos aéreos accesorios que se originan a partir del tubo digestivo, con el cual pierde conexión en las formas adultas de muchas especies (llamadas por esto *fisoclistos*). En forma secundaria, estos sacos, que primitivamente funcionaron como pulmones, se transformaron en vejigas natatorias que se llenan de gas y sirven como cámaras de flotación. Los peces pueden regular la cantidad de aire contenida en las vejigas y así controlar su ascenso o descenso en el agua. Los pulmones primitivos dieron lugar también a órganos de producción de sonido. Algunos peces óseos aún conservan una conexión entre la vejiga y el tracto digestivo (*fisóstomos*). Tienen escamas, cuyo número y disposición son características relevantes para la determinación de las especies.

Aletas lobuladas y tetrápodos: los sarcopterigios

Los sarcopterigios presentan aletas lobuladas o pedunculadas y, por lo general, pulmones. Estas adaptaciones permitieron que este grupo lograra establecerse con éxito en nuevos ambientes en tierra firme. Representan así al grupo antecesor que dio origen a todos los restantes vertebrados terrestres (recuadro 29-1, *Los peces con aletas lobuladas*). Algunos, sorprendentemente, han regresado al medio acuático, tal es el caso de las serpientes marinas y las ballenas (fig. 29-10). Existen sólo cuatro géneros supervivientes de estos peces paleozoicos, tres en agua dulce, *Neoceratodus* (en Australia), *Protopterus* (en África) y *Lepidosiren* (en Sudamérica) y uno marino, *Latimeria*, en el océano Índico.

Los sarcopterigios en la transición al medio terrestre

En el medio terrestre existen nuevas exigencias con respecto al medio acuático: la fuerza de gravedad opera en forma diferente, el O_2 forma parte del aire y no está disuelto en el agua; existe riesgo de desecación y los estímulos del medio se transmiten de otra manera, por lo que captarlos requiere nuevas estructuras. Las características novedosas del medio terrestre constituyeron un desafío y operaron como fuerzas de selección poderosas sobre los antecesores de los tetrápodos.

Si bien los detalles de cómo se produjo el pasaje al medio terrestre se desconocen, se postula que un linaje de sarcopterigios depredadores del Devónico se adaptó a vivir en aguas poco profundas explotando los recursos de las áreas marginales de lagos o estuarios. Presumiblemente, estos peces nadaban hacia la superficie tragando aire o, en aguas poco profundas, se encaramaban sobre sus aletas pectorales y elevaban sus cabezas por encima de la superficie, y así accedían al O_2 atmosférico. Los miembros reforzados pudieron haber sostenido el peso del animal en aguas que no eran bastante profundas para flotar en ellas o para abrirse paso entre la vegetación litoral. La conquista del medio terrestre entraña una gran diversidad de formas y una gran transformación de los ecosistemas terrestres.

Las características físicas del medio acuático proveen ventajas e imponen restricciones muy diferentes a las del medio terrestre. En el medio acuático, debido a su densidad, el cuerpo de los vertebrados casi no requiere estructuras de sostén. La notocorda o la columna vertebral actúan evitando la compresión longitudinal del cuerpo que se produciría por la contracción de la musculatura segmentaria y proveyendo a la vez un elemento elástico que favorece los movimientos ondulatorios laterales del cuerpo que caracteriza a la locomoción de los peces (fig. 29-11). El patrón morfológico hidrodinámico que involucra al cuerpo y a las aletas de los peces es en extremo constante en el grupo; las mandíbulas son prácticamente la única estructura anatómica relacionada con el desarrollo de actividades diferentes de la locomoción, como tomar y manipular comida u otros objetos, cavar huecos o arrastrar guijarros y vegetación para construir nidos, asir al compañero en la reproducción o a los juveniles como forma de cuidado parental. Esta uniformidad estructural no ha impedido que, en conjunto, hayan alcanzado una diversidad de más de 30.000 especies, muchas más que el total de especies que reúne el conjunto de los vertebrados terrestres.

La locomoción sobre la tierra plantea problemas diferentes. Por ser la atmósfera mucho menos densa que el agua, la fuerza de gravedad

Recuadro 29-1

Los peces con aletas lobuladas

Las aletas pares de los sarcopterigios (aletas ventrales y pectorales) son muy diferentes de las de los actinopterigios: tienen huesos en sus bases, homólogos a huesos de los tetrápodos, y son lobuladas o carnosas.
Los actinistia, la primera rama que se desprende del árbol filogenético de los sarcopterigios, están representados en la actualidad por el celacanto (*Latimeria*). Se han encontrado fósiles idénticos al celacanto de 70 millones de años de antigüedad.
Los actuales peces pulmonados, o *dipnoos*, poseen pulmones funcionales; pueden vivir en agua con bajas concentraciones de oxígeno y utilizar sus pulmones para captar el oxígeno del aire.



Un pez pulmonado moderno, Lepidosiren paradoxa. Cuando llegan las estaciones secas, los miembros de este género sudamericano se introducen en el fango, que termina endureciéndose alrededor de ellos y se forma una especie de capullo. Las glándulas de moco debajo de la piel secretan una película impermeable alrededor del cuerpo, que evita la evaporación. Solamente la boca queda expuesta. Durante este período, el pez toma una bocanada de aire sólo aproximadamente una vez cada dos horas.

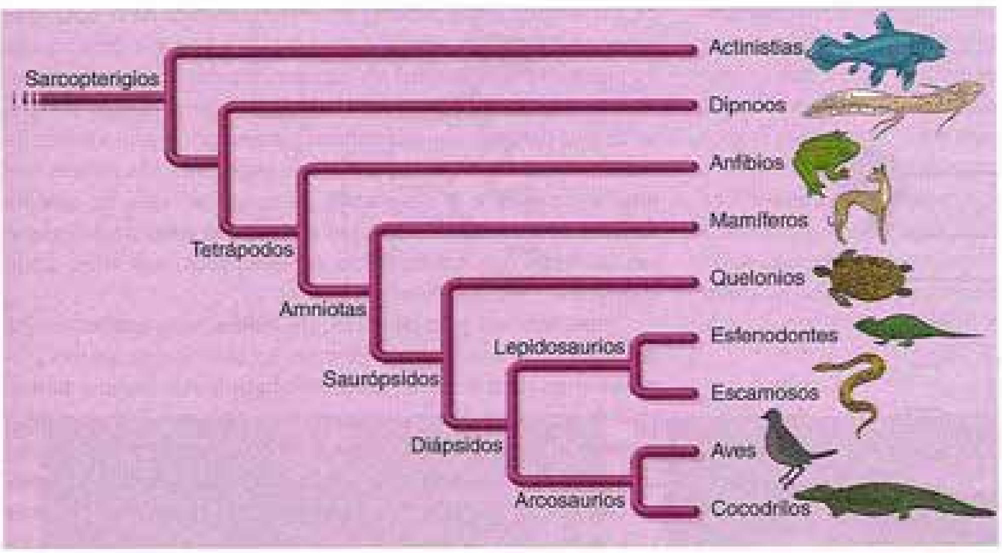


FIG. 29-10. POSIBLES RELACIONES FILOGENÉTICAS ENTRE LOS SARCOPTERIGIOS.

Figura interactiva

es relevante y los tetrápodos requieren adaptaciones que les permitan compensar esta fuerza. Entre ellas se observan modificaciones en las vértebras que evitan que la columna se arquee bajo el peso del cuerpo y aplaste las vísceras. Asimismo, en tierra, la función locomotora de las aletas resultaría despreciable. El sistema locomotor de los vertebrados terrestres es básicamente un sistema de palancas con punto de apoyo en el sustrato que permite transmitirle impulso al cuerpo. Este sistema da por resultado mayor flexibilidad adaptativa de los miembros, los cuales tienen muchas de las funciones enumeradas anteriormente para las mandíbulas y son, incluso, más eficientes (pensemos en nuestras manos como ejemplo extremo). Los modos de locomoción en relación con el uso del sustrato se reflejan en diversas especializaciones locomotoras relacionadas con hábitos corredores, cavadores, arborícolas, la explotación intensiva del espacio aéreo y aun el regreso a una vida exclusivamente acuática.

Doble vida: los anfibios

Los anfibios vivientes incluyen a los anuros (ranas y sapos que carecen de cola después de la metamorfosis), los urodelos como las salamandras y los tritones (que conservan la cola durante todo su ciclo vi-

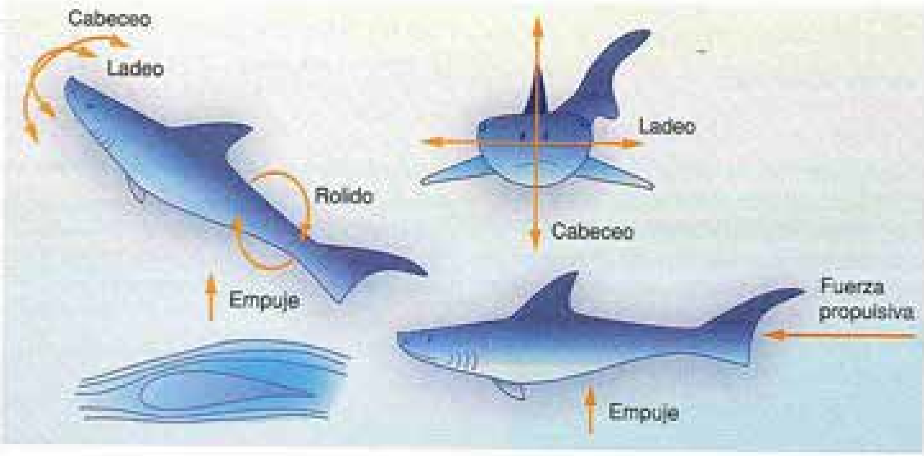
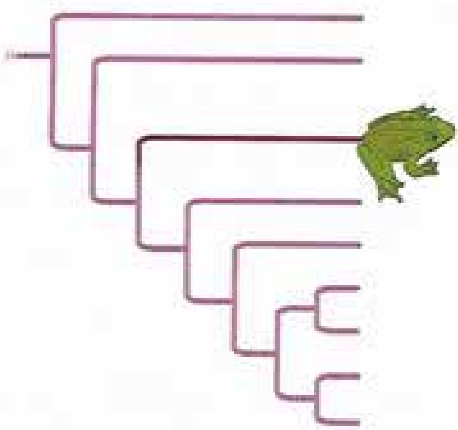


FIG. 29-11. LA LOCOMOCIÓN EN EL AGUA: UN CUERPO HIDRODINÁMICO. *Al ser el agua virtualmente incompresible, la presión ejercida por la aleta caudal al moverse lateralmente genera una reacción de igual magnitud y dirección contraria. Los movimientos ondulatorios del cuerpo posicionan esta aleta de tal manera que la resultante de esas fuerzas provoca la propulsión hacia adelante. Mover con precisión un objeto en un espacio tridimensional es un acto complejo que implica dominar la tendencia a girar sobre el eje longitudinal (rolido), el balanceo lateral (ladeo) y el cabeceo o movimiento vertical. Estos movimientos que tienden a sacar el cuerpo de la trayectoria determinada, a su vez producen turbulencias que reducen la eficiencia y aumentan el consumo energético. En los peces, estos movimientos indeseados se reducen debido a la acción de las aletas impares (dorsales y anales) y pares (pectorales y pélvicas). Las aletas pares también favorecen un control más fino de los desplazamientos.*

tal) y los ápodos o gimnofiones (que carecen de miembros y tienen vida subterránea).





RANA.

Los anuros son animales pisciformes durante sus etapas larvales, cuando son renacuajos. Cuando llegan a adultos, requieren agua para reproducirse e, indirectamente, para respirar, ya que su piel, siempre que esté húmeda, constituye un órgano respiratorio accesorio importante. Muchos anuros capturan insectos con un disparo de sus lenguas largas, insertas en la parte anterior de la boca, que tienen una superficie pegajosa, similar a la de un papel cazamoscas. Su piel fina, por lo habitual sin escamas, los diferencia de los reptiles. Los anuros tienen pulmones hacia cuyo interior fuerzan el ingreso de aire, pero algunas salamandras respiran por entero a través de la piel y de las membranas mucosas de la garganta. Los anfibios son muy vulnerables a la desecación, dado que el agua se evapora con rapidez a través de la piel. Los que habitan áreas desérticas pasan las horas más calurosas del día enterrados muy abajo de la superficie.

Presentan una gran diversidad de modos reproductivos, mayor que la de otros grupos de vertebrados. En cada uno de los tres grupos vivientes de anfibios hay tendencias hacia la vida terrestre. La mayoría de los anuros tienen dos fases en su ciclo vital: una en el agua y otra en la tierra (de allí su nombre, *amphi* y *bios* que significa "doble vida"). Prácticamente todos los anuros tienen fecundación externa. Las hembras depositan los óvulos en el agua o en zonas cercanas y allí se fecundan. De los huevos emergen larvas acuáticas con branquias (renacuajos) que, luego de profundos cambios (metamorfosis), dan lugar a adultos con respiración pulmonar. Los adultos pueden vivir fuera del agua, aunque hay muchas variaciones sobre este tema. Los ápodos y la mayoría de las salamandras tienen fecundación interna. Entre estas últimas, los machos depositan paquetes de espermatozoides, ya sea en el agua o en el suelo húmedo, que son recogidos por las hembras. Muchos anfibios vivientes omiten por completo la etapa larval de vida libre, nacen como una versión en miniatura del adulto. Los huevos pueden depositarse en tierra, en un tronco hueco o en una hoja acopada, o incluso pueden ser transportados por el padre. Algunas salamandras, como el necturo y el axolote, nunca completan su metamorfosis y continúan como formas larvales esencialmente acuáticas aun luego de alcanzar el estado adulto en el que alcanzaron la madurez sexual.

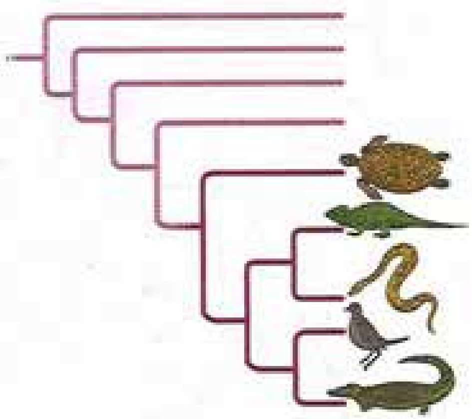
La aparición del huevo amniota

La aparición del **huevo amniota** en un grupo de tetrápodos durante el período Carbonífero posibilitó la conquista completa de los hábitats terrestres. El huevo amniota se caracteriza por la presencia de tres membranas extraembrionarias: **amnios** y **corion** (que rodean al embrión) y **alantoides**, que funciona como reservorio de los desechos nitrogenados producidos por el metabolismo del embrión y que, en consecuencia, no necesitan ser reprocesados. Estas membranas están encerradas en una cáscara flexible o rígida que provee protección mecánica pero que a la vez permite el paso de gases respiratorios y vapor de agua a través de ella. Por la presencia de esta cáscara, el huevo también recibe el nombre de **cleidoico**. El vitelo constituye la yema, y es la primera fuente de alimento para el embrión en desarrollo; la albúmina (clara del huevo) constituye un reservorio adicional de agua y proteínas.

Un grupo ancestral amniota dio lugar a dos grandes grupos de vertebrados vivientes, saurópsidos y mamíferos.

Escamas y plumas: los saurópsidos

Este grupo se caracteriza, entre otros aspectos, por tener una quilla ventral por debajo de las vértebras cervicales. Dentro del grupo de los saurópsidos se encuentran las tortugas (quelonios), tradicionalmente incluidas en el grupo llamado reptiles, y los **diápsidos** entre los que se encuentran otros grupos también tradicionalmente incluidos entre los reptiles (escamados, esfenodontes y cocodrilos) y las aves. Los sistemáticos cladistas no consideran a los reptiles como un grupo monofilético. Lo sería sólo si incorporaran las aves (véase fig. 29-10).



Los clásicamente llamados reptiles tienen una piel fuertemente queratinizada, por lo general cubierta por escamas protectoras y con pocas glándulas. Esto posibilita la vida en la tierra y la actividad diurna (fig. 29-12).

Pelos y mamas: los mamíferos

Si consideramos las relaciones filogenéticas, los mamíferos y sus parientes extintos (incluidos el grupo ancestral de reptiles del que se originaron) conforman el grupo de los **sinápsidos**, cuya característica distintiva es la presencia de una fosa en la región temporal del cráneo, por detrás de cada cuenca ocular. El origen de este grupo se remonta al Carbonífero superior.

Reptiles voladores: las aves

Las aves son, básicamente, saurópsidos especializados en el vuelo. Sus cuerpos contienen sacos aéreos y sus huesos son huecos. El hueso más masivo del esqueleto de las aves es la quilla o esternón, en la que se insertan los músculos que mueven las alas. Las aves voladoras son muy livianas; el sistema reproductor de las hembras se ha reducido a un solo ovario y éste se hace bastante grande como para ser funcional sólo en la época de apareamiento. Las plumas de las aves son su característica morfológica más notable. Estos animales son endotérmicos, ya que pueden mantener una temperatura corporal elevada y constante gracias a la alta tasa metabólica y a la excelente aislación térmica que proveen las plumas (fig. 29-13). Las aves también tienen escamas en sus patas, un recuerdo de su ascendencia reptiliana. Muchas aves nacen en un estadio muy inmaduro y casi todas requieren un largo período de cuidados maternos.

(a) (b)

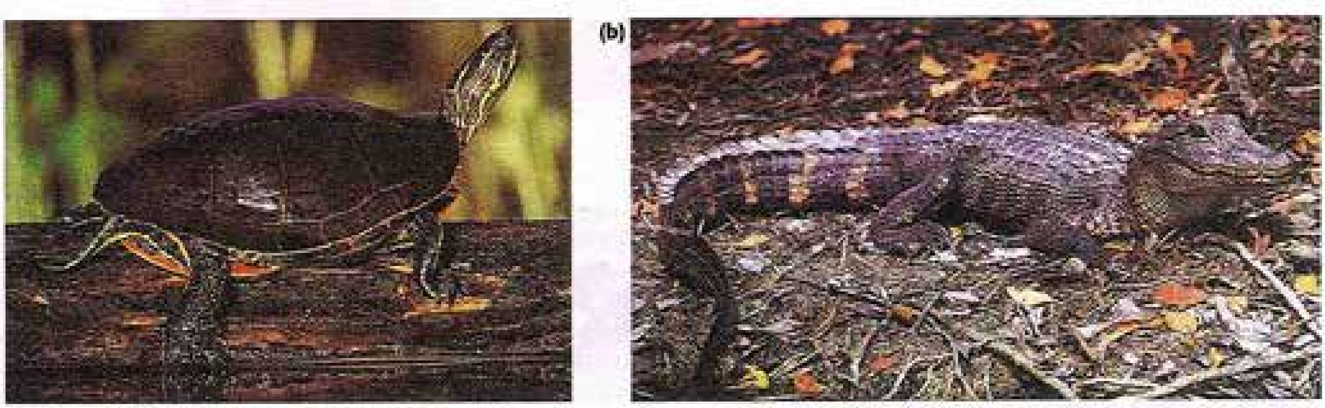


FIG. 29-12. DOS REPRESENTANTES DE LOS CLÁSICAMENTE LLAMADOS REPTILES. (a) *Los representantes del género Chrysemys son comunes en los ríos de Sudamérica. El caparazón dorsal de las tortugas está fusionado parcialmente con la columna vertebral y las costillas, con un mosaico de placas córneas en la superficie. A diferencia de otros reptiles, la mayoría de las tortugas no mudan, pero añaden nuevas escamas epidérmicas por debajo de la superficie. Esto da por resultado la adición de un anillo de crecimiento anualmente.* ***(b)*** *El yacaré o caimán sudamericano, Caiman latirostris. Los caimanes y los cocodrilos depositan sus huevos en la tierra y su piel se encuentra reforzada con escamas epidérmicas córneas. Los cocodrilos, que son fundamentalmente animales tropicales, tienen hocicos más delgados que los caimanes. Los caimanes tienen mandíbulas más anchas y más redondeadas en la parte anterior; también se dice que son menos agresivos.*

Las aves tienen los miembros anteriores altamente modificados respecto del patrón general de los tetrápodos. Con la cubierta de plumas conforman planos de sección aerodinámica que al desplazarse por el aire producen diferencia de presión entre las caras superior e inferior, lo cual genera un empuje ascendente que les permite volar a pesar de ser más pesadas que el aire. Asociadas a la adaptación al vuelo, cuentan con especializaciones estructurales muy constantes en todo el grupo que abarcan a todos los sistemas corporales, que contribuyen a eliminar el exceso de peso, a asegurar un alto metabolismo que reduce los costos energéticos y a aumentar la precisión de maniobra. Esta uniformidad morfológica no impide que el grupo de las aves sea el más diverso entre los tetrápodos terrestres, tanto desde el punto de vista taxonómico como por la gran variedad de nichos ecológicos en que habitan (fig. 29-14).

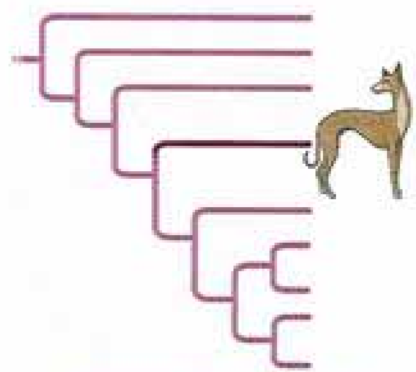
Ciertas aves no tienen capacidad de vuelo o bien ésta es reducida. Este tipo de aves pueden ser acuáticas buceadoras (macáes, somorgujos, pingüinos, aunque en estos últimos la propulsión se realiza por movimientos de las alas equivalentes a los del vuelo), terrestres caminadoras (inambúes) o corredoras de tamaño grande (avestruces, ñandúes). En estas aves corredoras, los segmentos distales de los miembros son más largos y el número de dedos está reducido, mientras que en las acuáticas que nadan o bucean usando las patas como paletas existen membranas en los dedos o entre éstos, que incrementan la superficie propulsora. En general, las aves que caminan sobre estratos blandos como fondos lodosos de cuerpos de agua (garzas, jacanas), tienen dedos alargados, lo cual constituye una adaptación que permite ejercer menor presión y así se reduce la posibilidad de hundirse. Muchas aves tienen el hábito de descansar sobre ramas de árboles, cables o alambres (percheras) y sus pies tienen la típica disposición de tres dedos hacia adelante y uno hacia atrás. Al posarse, un reflejo produce la contracción del ligamento flexor de los dedos, lo que les permite mantenerse aferradas aun dormidas.

La forma del pico se relaciona con una diversidad de dietas. Por ejemplo, el pico corto y grueso de los cardenales y otras aves relacionadas les permite partir semillas. Las aves que tienen picos con forma de espátulas levantan sus presas removiendo el fondo lodoso de cuerpos de agua con sus picos ensanchados distalmente. El pico curvo y fuerte de las rapaces les permite desgarrar la piel y arrancar trozos de carne de sus presas, por lo general otros vertebrados, de un tamaño apropiado para ser tragado. Los tucanes tienen un pico grande que les posibilita consumir frutas.



FIG. 29-13. UN RATONERO DE HOMBRO ROJO CAPTURANDO A UN RATÓN.

Pelos, mamas, molares y orejas: los mamíferos





EQQUS CABALLUS, *CABALLO DOMÉSTICO*

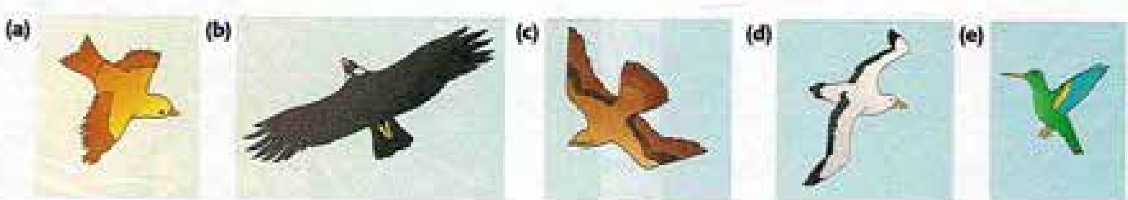
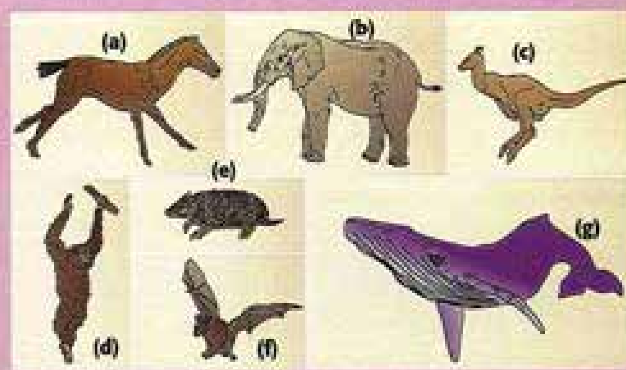


FIG. 29-14. ADAPTACIONES A DIFERENTES FORMAS DE VUELO. ***(a)*** *Alas cortas, anchas y de contorno elíptico aseguran sustentación y maniobrabilidad a bajas velocidades y son eficientes para el desplazamiento en ambientes relativamente cerrados como entre las ramas de un bosque (tordos, tórtolas).* ***(b)*** *Alas más largas tienen mayor superficie, lo que permite aprovechar columnas ascendentes de aire caliente y volar en círculos (buitres).* ***(c)*** *Alas cortas y angostas posibilitan realizar vuelos en picada a alta velocidad con una recuperación súbita de altura después de atacar a la presa, convirtiendo energía cinética en potencial (halcones).* ***(d)*** *Alas largas y angostas favorecen el avance contra el viento y mantenerse en el aire sin batir las alas por largos tiempos en ambientes marinos (albatros, petreles).* ***(e)*** *Un tipo especial de ala permite batir hacia atrás y adelante, lo cual mantiene, con un alto costo energético, una posición estacionaria a la manera de los helicópteros (colibríes).*

Recuadro 29-2

Mamíferos en todos los ambientes: corredores, cavadores, arborícolas, voladores y nadadores

A lo largo de su evolución, los mamíferos desarrollaron una diversidad de patrones adaptativos que les han permitido la colonización exitosa de los más variados ambientes, diversificarse en una gran variedad de formas de vida y cubrir el más amplio rango de tamaños dentro de los vertebrados.
Los mamíferos más primitivos son de tamaño relativamente pequeño. Sus miembros forman ángulos más o menos cerrados entre sus segmentos proximales (el brazo en el anterior y el muslo en el posterior) y sus segmentos medios (antebrazo y pierna respectivamente) y la mano y el pie se apoyan casi totalmente sobre el suelo (plantígrados). Esta conformación les permite lograr altas aceleraciones, pero por su alto costo energético, éstas son de corta duración (pensemos en la laucha que escapa de la escoba en la cocina de la casa).
En muchas líneas que se especializan en la carrera, los dos segmentos distales del miembro son más largos que el proximal y el pie apoya sólo sobre los dedos (digitígrados) o aun sobre las uñas engrosadas en pezuñas (unguligrados). En este caso, las articulaciones permiten una rotación sólo en dirección anteroposterior. El ejemplo más extremo de este patrón adaptativo especializado es el del caballo, en el que los dedos laterales han desaparecido y todo el peso descansa sobre el casco que cubre la última falange del dedo medio (fig. a).
En los elefantes, los cuadrúpedos de mayor tamaño, el segmento proximal es más largo que los distales y los miembros se disponen de forma completamente vertical de manera que todas las fuerzas se alinean en una columna ósea que soporta el peso casi sin acción muscular (fig. b).
Los canguros y algunos roedores saltan utilizando sus miembros posteriores. En ellos, los segmentos distales, que están muy alargados, permiten incrementar la velocidad de despegue y la amplitud del salto. Los ligamentos del pie almacenan energía en cada caída, la que se libera en el despegue siguiente al extenderse el pie, por lo que este mecanismo resulta un modo de locomoción muy económico en términos energéticos (fig. c).
En otras formas de mamíferos terrestres, las mayores especializaciones se encuentran en los miembros anteriores. Éstos pueden ser alargados y con manos en forma de gancho, que permiten balancearse de rama en rama (gibones) (fig. d), o ser robustos con la inserción de musculatura poderosa y fuertes garras especializadas en la actividad cavadora (armadillos) (fig. e), o presentar dedos alargados que sostienen una membrana que permite realizar un vuelo batido (murciélagos) (fig. f).
Los mamíferos acuáticos se caracterizan por sus cuerpos alargados e hidrodinámicos y sus miembros acortados en forma de aletas o paletas. Debido a que el peso del cuerpo está mayormente sostenido por el empuje del agua, entre las formas más extremas como las ballenas encontramos los vertebrados de mayor tamaño que hayan existido jamás (fig. g).



Patrones adaptativos de mamíferos.

El cráneo de los mamíferos también acumula modificaciones que reflejan adaptaciones a diferentes tipos de vida. Así, entre una gran diversidad morfológica que implica compromisos entre dieta, percepción de sentidos (fundamentalmente los órganos del olfato, la vista y el oído) y desarrollo del encéfalo, muchos herbívoros presentan mandíbulas largas y fuertes que alojan una batería de dientes que les permiten triturar las resistentes paredes de las células vegetales. Los carnívoros tienen mandíbulas provistas de molares y premolares filosos que funcionan como tijeras que cortan y desgarran las fibras musculares, mientras que los mamíferos de hábitos nocturnos por lo general presentan órbitas muy amplias, en correspondencia con el agrandamiento de los ojos, adaptados a la visión en la oscuridad.

La filogenia de los mamíferos es cada vez más conflictiva a medida que se suman nuevos datos sobre el grupo. Los mamíferos constituyen la culminación del linaje de amniotas sinápsidos, cuyos primeros representantes alcanzaron una gran diversidad en el Paleozoico tardío (véase cap. 21, cuadro 21-1). Los primeros mamíferos, que aparecieron en la etapa más temprana del Mesozoico, eran pequeños y, con alta probabilidad, nocturnos, lo que les permitió evitar a los dinosaurios carnívoros activos durante las horas de luz. Indudablemente, se alimentaban sobre todo de insectos, gusanos y huevos. Las musarañas que, según se cree, se asemejan mucho a estos mamíferos primitivos, han retenido estos hábitos evasivos. Durante casi todo el Mesozoico, los dinosaurios fueron los vertebrados terrestres más abundantes y conspicuos y su disminución brusca al final del Cretácico dejó un vacío que permitió la radiación de los mamíferos (véase cap. 21, Principales transiciones en la historia de la vida). Sin embargo, a pesar de la rápida diversificación de los mamíferos y el notable incremento de tamaño en muchos linajes a comienzos del Terciario, éstos no alcanzaron de inmediato la amplitud ecológica ni la talla de los dinosaurios.

Entre las características derivadas que distinguen a los mamíferos pueden mencionarse:

- La presencia de pelo.
- Una alta temperatura corporal que se mantiene constante al generarse calor metabólicamente.

- Una articulación mandibular entre el único hueso dentario de la mandíbula inferior y el hueso escamoso de la superior.
- Heterodoncia (dientes altamente diferenciados en distintas partes de la boca).
- Provisión de leche a la progenie por glándulas especializadas (glándulas mamarias).

Casi todas las especies de mamíferos son vivíparas. Sin embargo, algunos como los monotremas, que incluyen al ornitorrinco, depositan huevos con cáscara pero nutren a su progenie después del nacimiento. En cambio los marsupiales (metaterios), como las comadrejas, los canguros y los koalas, son vivíparos que paren a sus crías en una fase temprana del desarrollo; aunque a menudo se establece una conexión entre la madre y el embrión, la placenta (véase cap. 42, Un sitio de intercambio entre la madre y el embrión: la placenta), la gestación es muy breve y las crías son extremadamente inmaduras en el momento del nacimiento. A menudo, la cría permanece en una bolsa especial donde la madre la amamanta y así continúa su desarrollo. En el restante gran grupo de mamíferos, los placentarios (euterios), las crías son paridas en una fase de desarrollo más avanzada (cuadro 29-1).

Cuadro 29-1. *Órdenes de mamíferos*

Grupo	Algunas características
Monotremas	Son ovíparos. El huevo es grande y sin cáscara. Tienen glándulas mamarias sin pezón. El adulto pierde sus dientes y presenta placas córneas. Ej.: ornitorrinco
Marsupiales	La vida intrauterina es más corta que en los euterios. El desarrollo se completa en la bolsa marsupial. Tienen una placenta vitelina que no es homóloga a la placenta de los euterios. Ej.: canguro
Edentados	También denominados xenartros porque tienen un punto de articulación adicional entre cada par sucesivo de vértebras. No tienen dentadura o bien presentan una hilera de dientes sin esmalte. Ej.: perezoso
Folidotos	Se conocen también como pangolines. No tienen dientes. Tienen grandes escamas córneas que recubren incluso la cola
Insectívoros	Son mamíferos muy pequeños (menos de 50 cm). Tienen dientes pequeños con cúspides afiladas. Incluyen las musarañas, los topos y los erizos
Carnívoros	Presentan una dentadura muy especializada. El último premolar superior y el primer premolar inferior son dientes alargados en láminas cortantes. Los incisivos son cortantes. Los caninos se desarrollan en largos colmillos. Ej.: puma
Quirópteros	Tienen una membrana alar delgada sostenida por cuatro dedos hipertrofiados. Con estos miembros practican un verdadero vuelo. Ej.: murciélagos
Dermópteros	Son planeadores. Sus cuerpo está asociado con una membrana alar gruesa cubierta de pelaje que crea una superficie para el vuelo. Esta membrana se extiende desde el cuello a los dedos de la mano, a los dedos del pie y hasta la cola. Ej.: ardilla voladora
Escandentios	Conocidos como musarañas. Tienen larga cola. Los incisivos tienen forma alargada como los caninos
Primates	El pulgar puede oponerse al resto de los dedos. Tienen dedos con uñas planas y visión estereoscópica (véase cap. 22). Ej.: monos
Macrocélidos	Se las llama "ratas con trompa" por su trompa corta y flexible. Los miembros posteriores son más largos que los anteriores
Lagomorfos	Tienen dos incisivos en cada hemimandíbula, que son de crecimiento constante y completamente cubiertos por esmalte. Ej.: conejo
Roedores	Tienen un incisivo en cada hemimandíbula y un segundo incisivo de crecimiento continuo. Ej.: rata doméstica
Tubulidentados	Tienen, como en todos los ungulados, una extremidad espatulada en las falanges más distales. Tienen dientes en columna, de crecimiento continuo, sin esmalte, compuestos de numerosos prismas hexagonales. Tienen garras poderosas. Ej.: *oryctexopus afer* o cerdo hormiguero
Tilópodos	Caminan sobre la superficie plantar de las últimas y anteúltimas falanges. Son rumiantes pero el proceso de fermentación tiene una base anatómica diferente de la del grupo de rumiantes propiamente dichos. Ej.: guanaco
Rumiantes	Tienen estómagos con cuatro compartimientos que permiten la fermentación de la celulosa por numerosos organismos unicelulares. Ej.: vaca
Artiodáctilos	Herbívoros con patas terminadas en pezuñas. El tórax, muy largo, encierra no sólo los pulmones, sino casi la totalidad de las vísceras. Tienen incisivos cónicos poderosos y enormes caninos de sección triangular. La trompa es alargada. Ej.: jirafa
Cetáceos	Son grandes mamíferos marinos. Sus narinas están desplazadas hacia la parte posterior y los miembros anteriores están transformados en aletas natatorias. Ej.: delfín
Perisodáctilos	Ungulados herbívoros que se caracterizan por la posesión de extremidades con dedos impares, uno de los cuales está más desarrollado y sirve de apoyo. Incluye al tapir de la India o la cebra de montaña, entre otros
Hiracoideos	Representado por el damán arbóreo. Poseen dedos con pezuñas y tienen una zona glandular dorsal rodeada de pelos eréctiles con una gran densidad de glándulas sebáceas y de otros tipos
Sirénidos	Son los únicos mamíferos marinos herbívoros y totalmente acuáticos, nunca dejan el agua, ni siquiera para dar a luz. Son animales grandes y pesados, y tienen movimientos lentos. Carecen de miembros posteriores y los miembros anteriores están transformados en aletas. Ej.: manatí
Proboscidios	Representado por los elefantes. Tienen trompa, orificios nasales más altos que las órbitas, el tercer incisivo defensivo con crecimiento indefinido. No tienen caninos inferiores

Los mamíferos tienen un menor número de huesos craneales que los peces y los reptiles, un ejemplo de que "más simple" y "más primitivo" pueden tener significados bastante opuestos. En los mamíferos, como en otros vertebrados, se ha desarrollado un tabique o partición ósea (paladar secundario) que separa los pasajes nasal y alimentario. Cada mitad de la mandíbula inferior de un mamífero, a diferencia de la de otros vertebrados, consiste en un solo hueso. Los mamíferos deben alimentarse de organismos de pequeño tamaño o despedazar el alimento en trozos bastante pequeños como para poder tragarlos. En este grupo se encuentran especies con muy diversos hábitos de vida y una amplia gama de patrones adaptativos que les han permitido una exitosa y amplia presencia en una gran diversidad de ambientes (recuadro 29-2, *Mamíferos en todos los ambientes: corredores, cavadores, arborícolas, voladores y nadadores*).

En muchos aspectos, los humanos nos encontramos entre los mamíferos menos especializados. A diferencia de los carnívoros –consumidores de carne– y de los diversos órdenes de herbívoros, los humanos somos omnívoros; nos alimentamos de una gran variedad de frutos, de hortalizas y de otros animales. No podemos ver tan bien como los monos nocturnos. Nuestro sentido del olfato es mucho menos agudo que el de un perro y nuestro sentido del gusto es mucho menos sensible que el de una enorme variedad de otros animales. Muchos animales pueden correr más rápido, nadar más vigorosamente y trepar a los árboles con más agilidad (aunque pocos pueden hacer las tres cosas). Sin embargo, los seres humanos tenemos un área de extrema especialización: el cerebro. A causa de las especializaciones de nuestro cerebro, somos únicos entre todos los otros animales por nuestra capacidad para razonar, de utilizar un lenguaje simbólico muy elaborado y por nuestra inagotable capacidad de aprender y planificar, las que, hasta cierto punto, nos posibilitan controlar nuestro propio futuro y el de los otros organismos, nuestros parientes, con los cuales compartimos este planeta.

En síntesis

Boca secundaria: los deuteróstomos

1. La mayoría de los equinodermos adultos tienen simetría radial, pero las larvas presentan simetría bilateral. Sus características derivadas más destacadas son: placas internas calcificadas que forman un esqueleto interno y sistema de locomoción ambulacral. Habitan en la mayoría de los mares. Algunos de sus representantes son las estrellas pluma y los lirios de mar (crinoideos), las estrellas de mar (asteroideos), las estrellas frágiles (ofiuroideos), los erizos de mar y los dólares de arena (equinoideos) y los pepinos de mar (holoturoideos).
2. Las estrellas de mar se desplazan mediante un sistema vascular acuífero, que contiene los pies ambulacrales. Presentan un tipo de larva llamada auricularia, tienen sexos separados y la fecundación es externa.
3. Los erizos de mar y los dólares de arena no tienen brazos. El plan corporal es pentámero, con cinco áreas que llevan los pies ambulacrales. Los erizos tienen espinas móviles y en algunos casos glándulas venenosas. Poseen un aparato mandibular denominado linterna de Aristóteles.
4. Las estrellas frágiles presentan un disco central subcircular y cinco brazos finos, largos y flexibles. Los pies ambulacrales carecen de ventosas y son usados para recoger y manejar el alimento.
5. Los lirios de mar y las estrellas pluma pasan al menos parte de sus vidas adheridos o colgando de un sustrato. Los lirios son sésiles, las estrellas pueden llevar una vida pelágica. Son los únicos representantes vivientes de un grupo de equinodermos que presenta un tallo de fijación constituido por discos calcáreos.
6. Los pepinos de mar, con sus cuerpos relativamente blandos y su parcial "retorno" a la simetría bilateral, poseen cinco hileras de pies ambulacrales. El esqueleto calcáreo está muy reducido y por lo habitual consiste en pequeñas espinas (osículos dérmicos). La pared corporal suele ser blanda y coriácea. La boca está rodeada por estructuras parecidas a tentáculos, que usan para capturar alimento.

Animales con faringe perforada

7. El resto de los deuteróstomos derivan de un mismo antecesor hipotético, cuya faringe habría estado perforada por hendiduras. Estas hendiduras habrían participado inicialmente en la filtración de las partículas de alimento suspendidas en el agua, pero luego se involucraron en el proceso de respiración. Poseen un esqueleto constituido por varillas cartilaginosas, que en los animales más complejos forman los arcos branquiales.
8. La característica derivada más destacada de los hemicordados es un cuerpo dividido en tres regiones: una probóscide, usada para excavar los sedimentos oceánicos, un collar corto y un tronco largo. Habitan aguas marinas profundas y viven en tubos que ellos mismos secretan. Algunos forman colonias que viven fijas al sustrato (pterobranquios). Todos presentan sexos separados y fecundación externa. Su larva ciliada se llama tornaria y es semejante a la auricularia. El sistema nervioso incluye dos cordones nerviosos, uno ventral y otro dorsal, unidos por un anillo. En algunos hemicordados, la porción anterior del cordón dorsal es hueca como en los cordados. Los estudios moleculares han confirmado que están estrechamente relacionados con los equinodermos y comparten un ancestro común más reciente con los cordados.

Aparición de la notocorda: los cordados

9. La característica distintiva del antecesor hipotético de los cordados es la presencia de una varilla rígida de tejido fibroso, en posición dorsal, que se extiende a lo largo del cuerpo y sirve como un eje firme y flexible (notocorda). También habría presentado un tubo nervioso dorsal, un tubo digestivo ventral y una cola po-

En síntesis *(Cont.)*

sanal. De este ancestro habrían derivado tres linajes: los urocordados o tunicados, con el cuerpo cubierto por una túnica protectora que contiene una sustancia similar a la celulosa; los cefalocordados o peces lanceta, pequeños animales con forma de pez; y los craneados, que comprenden a todos los demás animales cordados. Las características distintivas de los craneados son un cráneo cartilaginoso que protege el cerebro y un esqueleto mineralizado con fosfato de calcio. La mayoría tiene vértebras.

Animales con soporte interno: los vertebrados

10. Los vertebrados constituyen el subgrupo más grande de los cordados. Su antecesor habría tenido una concentración de órganos sensoriales y un cerebro, características que distinguen claramente a los vertebrados de los cordados no vertebrados. El pasaje del modo pasivo de alimentación por filtración ciliar al activo fue acompañado por cefalización y cambios en la actividad muscular.
10. La columna vertebral es un soporte flexible, habitualmente óseo, que se desarrolla alrededor de la notocorda y en casi todos los casos la suplanta. El cerebro está protegido por un cráneo. El endoesqueleto óseo está formado por tejido vivo que crece con el animal.
12. Los mixines son formas marinas carroñeras. Las lampreas viven en un medio marino o de agua dulce, en general como ectoparásitos hematófagos de peces.

Aparición de las mandíbulas: los gnatostomados

13. Las mandíbulas surgieron como modificaciones en el patrón de desarrollo de la región cefálica anterior. Habitualmente dotadas de dientes, ampliaron la variedad del alimento de los vertebrados. En los gnatostomados permitieron un aumento de tamaño importante.
14. Los tiburones, las rayas y los peces gallo son peces cartilaginosos (condrictios), sin huesos verdaderos. Son marinos, pelágicos y, por lo general, depredadores. La mayoría tiene la piel cubierta por escamas denticuliformes pequeñas y puntiagudas, que no se superponen y se asemejan a los dientes de los vertebrados. Pueden ser ovíparos, ovovivíparos o vivíparos.
15. Los gnatostomados con hueso (osteíctios) tienen esqueleto interno, en general óseo. El antecesor de todos los osteíctios habría dado origen a dos grandes grupos: los actinopterigios y los sarcopterigios.
16. Los actinopterigios son los peces de agua dulce y salada más comunes. Tienen aletas móviles, con radios esqueléticos internos. La mayoría de los peces vivientes tienen sacos aéreos que se originan en el tubo digestivo. Estos sacos se transformaron secundariamente en vejigas natatorias que se llenan de gas y actúan como cámaras de flotación. Poseen escamas características.
17. Los sarcopterigios con sus aletas lobuladas, conquistaron la tierra firme. Constituyen el grupo antecesor que dio origen a todos los demás vertebrados terrestres. Aún existen cuatro géneros considerados fósiles vivientes.

Los sarcopterigios en la transición al medio terrestre

18. Las características del medio terrestre son distintas de las del acuático: la fuerza de gravedad es contrarrestada por la densidad del medio, el O_2 forma parte del medio, en vez de estar disuelto en él; existe riesgo de desecación; los estímulos se transmiten de otra manera y entonces se necesitan estructuras diferentes para percibirlos.
19. Entre las modificaciones asociadas con la locomoción terrestre se observan cambios en las vértebras que evitan que la columna se arquee bajo el peso del cuerpo y aplaste a las vísceras. El sistema locomotor es un sistema de palancas con punto de apoyo en el sustrato.
20. Los anfibios vivientes incluyen a las ranas y a los sapos, que carecen de cola después de la metamorfosis (anuros), a los urodelos, que conservan la cola durante todo su ciclo vital, y a los ápodos, que carecen de miembros y viven bajo tierra.
21. Los anuros son pisciformes durante la etapa larval. Los adultos necesitan el agua para reproducirse. Su piel fina, habitualmente sin escamas, los diferencia de los reptiles. Respiran a través de los pulmones y de la piel. La mayoría tiene dos fases en su ciclo vital: una en el agua y otra en la tierra. Las larvas pasan al estado adulto luego de una metamorfosis. Casi todos tienen fecundación externa.
22. Los ápodos y la mayoría de las salamandras tienen fecundación interna. Algunas salamandras no completan su metamorfosis y continúan como formas larvales aun después de la maduración sexual.

La aparición del huevo amniota

23. El huevo amniota permitió la conquista completa de los ambientes terrestres. Este huevo tiene tres membranas: el amnios y el corion (que rodean al embrión) y el alantoides (reservorio de los desechos nitrogenados producidos por el metabolismo del embrión). Una cáscara externa, flexible o rígida, brinda protección mecánica y permite el paso de gases respiratorios y vapor de agua. La yema (vitelo) es el primer alimento del embrión; la clara (albúmina) es un reservorio adicional de agua y proteínas. Un grupo ancestral amniota dio lugar a dos grandes grupos de vertebrados vivientes: los saurópsidos y los mamíferos.
24. Los saurópsidos tienen una quilla ventral por debajo de las vértebras cervicales. Este grupo comprende a los animales llamados clásicamente reptiles: las tortugas (quelonios), los diápsidos, otros grupos tradicionalmente incluidos entre los reptiles (escamados, esfenodontes y cocodrilos) y las aves. Los reptiles tienen la piel queratinizada, por lo general cubierta por escamas protectoras.
25. Los mamíferos y sus parientes extintos forman el grupo de los sinápsidos. Su característica distintiva es la presencia de una fosa en la región temporal del cráneo, por detrás de cada cuenca ocular.

En síntesis *(Cont.)*

Reptiles voladores: las aves

26. Las aves son saurópsidos especializados en el vuelo. Tienen sacos aéreos, huesos huecos y las plumas son su característica morfológica más notable. Poseen estructuras especializadas, relacionadas con la adaptación al vuelo, que abarcan todos los sistemas corporales. Tienen escamas en las patas y son endotérmicas.
27. La mayor parte de las aves son voladoras y muy livianas, pero algunas vuelan poco o nada. Pueden ser acuáticas buceadoras (macáes, somorgujos, pingüinos), terrestres caminadoras (inambúes) o corredoras de tamaño grande (avestruces y ñandúes).
28. La forma del pico está asociada con la dieta: picos cortos y gruesos con los que parten semillas; en forma de espátula, con los que remueven el fondo lodoso de los cuerpos de agua; curvos y fuertes, con los que desgarran la piel y arrancan la carne de las presas.

Pelos, mamas, molares y orejas: los mamíferos

29. Los primeros mamíferos eran pequeños y, con probabilidad, nocturnos. Se alimentaban de insectos, gusanos y huevos. Su radiación ocurrió después de que se extinguieron los dinosaurios. Las principales características derivadas del grupo son la presencia de pelo, la alta temperatura corporal constante, la articulación mandibular entre el único hueso dentario de la mandíbula inferior y el hueso escamoso de la superior, dientes diferenciados en distintas partes de la boca y provisión de leche a la progenie por glándulas especializadas.
30. Los ornitorrincos (monotremas) depositan huevos con cáscara. Las comadrejas y los canguros (marsupiales) son vivíparos, paren crías inmaduras que continúan su desarrollo en una bolsa especial donde la madre las amamanta. Los demás mamíferos (placentarios), paren a sus crías en una fase más avanzada de su desarrollo.
31. Tienen menos huesos craneales que los peces y poseen un tabique o partición ósea (paladar secundario) que separa los pasajes nasal y alimentario. A diferencia de otros vertebrados, cada mitad de la mandíbula inferior consiste en un solo hueso.
32. En muchos aspectos, los humanos se encuentran entre los mamíferos menos especializados. Son omnívoros. Sus sentidos de la vista, el olfato y el gusto están menos desarrollados. Aunque muchos animales pueden correr más rápido, nadar más vigorosamente o trepar a los árboles con más agilidad, los humanos se cuentan entre los pocos que pueden hacer las tres cosas. El cerebro constituye un área de extrema especialización que les confiere las capacidades de razonar, hablar, planificar y aprender de manera ilimitada.

Cuestionario

1. A mediados del siglo pasado, Alfred S. Romer propuso que los peces invadieron la tierra firme a causa de la desecación progresiva de las aguas durante el Devónico. Sin embargo, no se han encontrado evidencias de que esto haya sido así. ¿Qué otra hipótesis podría explicar la colonización de la tierra?
2. Los primeros mamíferos conocidos con cierto detalle son los morganucodóntidos. Eran muy pequeños (pesaban unas pocas decenas de gramos), probablemente se alimentaban de insectos y tenían hábitos nocturnos. Comparados con sus predecesores, estos animales tenían molares y músculos mandibulares molares más desarrollados. ¿Cómo podría explicarse esta evidencia?
3. Hasta el momento del parto, las crías de los animales placentarios crecen más rápido y presentan mayor desarrollo cerebral que las crías de los marsupiales, que abandonan rápidamente el útero y se desarrollan en la bolsa materna. ¿A qué podrían deberse estas diferencias?
4. Entre los vertebrados se observa que algunas especies son ovíparas y otras son vivíparas. ¿Cuáles son las ventajas de cada una de estas alternativas?
5. La siguiente tabla enumera algunos marsupiales australianos y algunos placentarios de otros continentes. Los integrantes de cada par presentan diversas similitudes en su morfología externa así como en aspectos ecológicos.

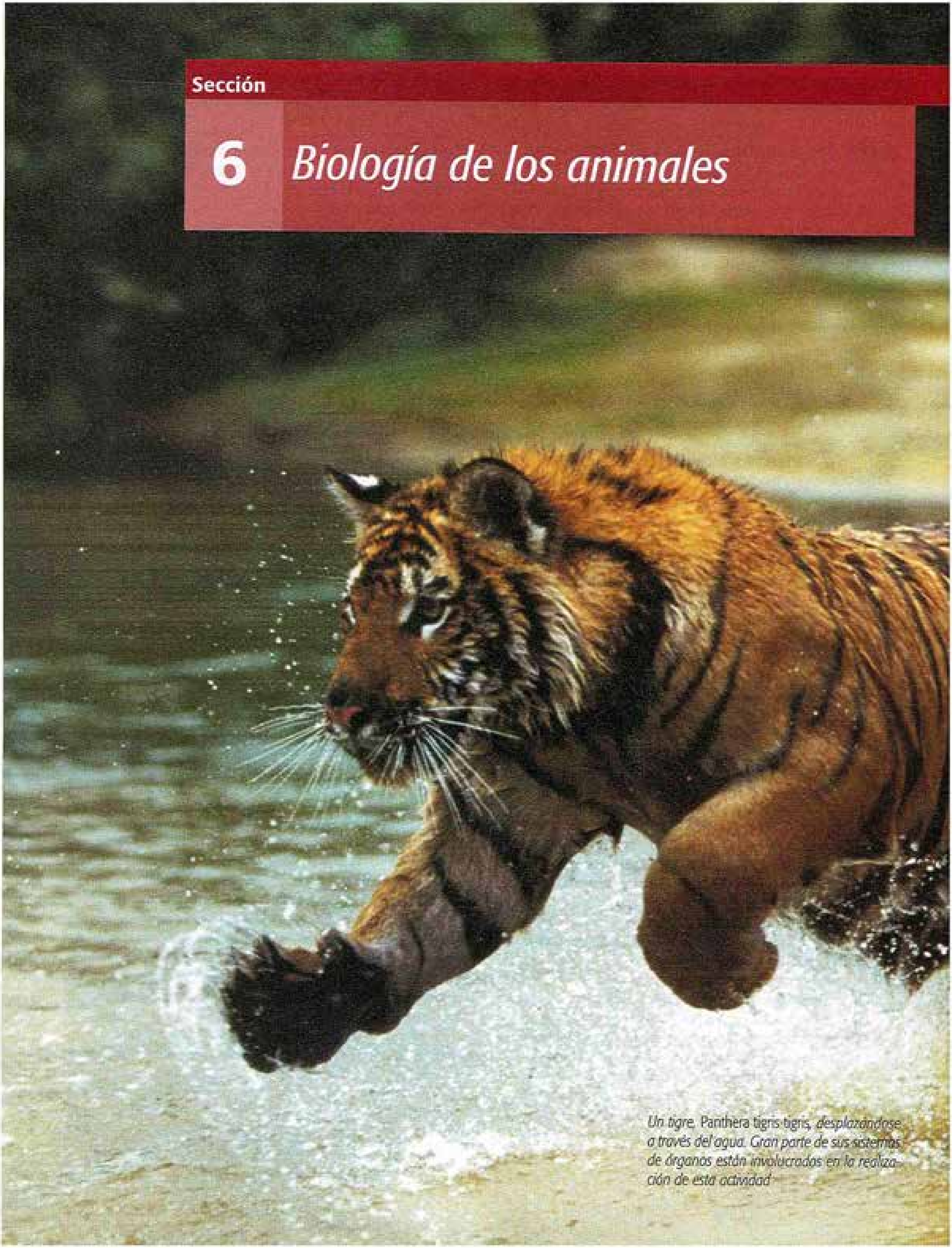
Marsupiales australianos	**Placentarios no australianos**
Lobo de Tasmania *(Thylacinus)*	Lobo *(Canis)*
Wombat *(Phascolomys)*	Marmota *(Marmota)*
Falangero volador *(Petaurus)*	Ardilla voladora *(Glaucomys)*

Coincidencias como éstas se observan también en otros grupos animales y vegetales.

   a. ¿Cómo se denomina a este tipo de patrón evolutivo?
   b. Plantee una hipótesis que explique cómo podría ocurrir la aparición de estas similitudes.

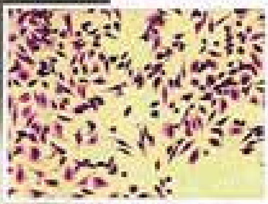
Sección

6 *Biología de los animales*



Un tigre, Panthera tigris tigris, *desplazándose a través del agua. Gran parte de sus sistemas de órganos están involucrados en la realización de esta actividad*

Capítulo 30



Los tejidos, órganos y sistemas de los vertebrados

¿Quiénes somos? Nos encontramos viviendo en un planeta insignificante de una estrella ordinaria, perdida en una galaxia oculta en algún rincón olvidado del universo, en el cual hay muchas más galaxias que personas.

CARL SAGAN

Así como la teoría de Copérnico desplazó a la Tierra del centro del universo, la teoría de la evolución desplazó a los humanos de su posición central en la naturaleza al situarnos como una especie más, resultado de la historia de la vida en Tierra. Esta concepción nos permite reconocernos como animales, un grupo que reúne incontables formas variadas, desde seres acuáticos microscópicos hasta organismos multicelulares de gran tamaño, con una estructura extremadamente organizada. El concepto erróneo de que los humanos somos especiales y que los otros seres vivos están en la Tierra para servirnos, muy generalizado en la cultura occidental contemporánea, ha influido en muchas actitudes y acciones hacia la naturaleza. Sin embargo, nuestra estructura anatómica y nuestras necesidades físicas tienen una semejanza notable a las de los otros animales y esto ocurre en virtud de nuestro origen común. De hecho, como animales, no estamos particularmente especializados en la mayoría de nuestras funciones: las águilas tienen una vista más aguda y pueden volar; los perros tienen un olfato más sensible y las gacelas corren mucho más rápido que nosotros. Sin embargo, así como cada especie presenta características únicas que las distinguen del resto, existen diferencias entre los humanos y los otros animales. Una de ellas es que, para bien o para mal, tenemos una gran capacidad de transformación de la naturaleza.

Dado que somos el resultado de un proceso evolutivo que produjo una gran diversidad de organismos emparentados, el animal humano es un modelo representativo para comprender la vida animal en general. Del mismo modo, el conocimiento de otros animales contribuye a la comprensión de todas aquellas características que el animal humano comparte con sus parientes. Por lo tanto, analizaremos numerosos ejemplos de diferentes organismos para profundizar en la comprensión de los principios y las adaptaciones fisiológicas más significativas que son comunes a todos los animales.



Fig. 30-1. ESTUDIO DE LA ANATOMÍA HUMANA REALIZADO POR LEONARDO. *Leonardo da Vinci (1452-1519) se dedicó intensamente a los estudios anatómicos y realizó dibujos meticulosos con tiza y tinta sobre los cuerpos que él mismo disecaba.*

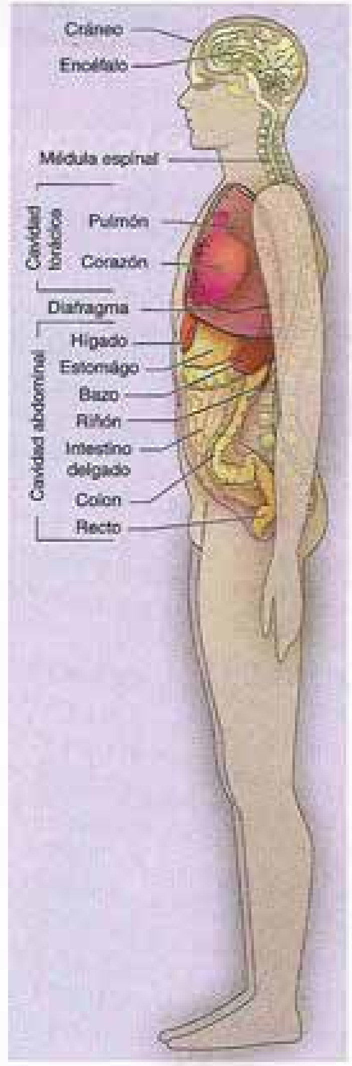


Fig. 30-2. LA ORGANIZACIÓN GENERAL DE UN VERTEBRADO. *Los humanos, al igual que otros vertebrados, tienen un sistema nervioso central dorsal, que incluye la médula espinal y el encéfalo, contenidos en las vértebras y en el cráneo, respectivamente. Como en otros mamíferos, un diafragma muscular divide la cavidad del cuerpo en cavidad torácica y cavidad abdominal.*

Historia de la biología
Anatomía y fisiología - siglo VI a.C, 280 a.C, 1516 y 1450-1543

Homo sapiens, un vertebrado mamífero

En la antigüedad, cuando un hombre moría en una batalla y el interior de su cuerpo quedaba expuesto, los médicos aprovechaban la ocasión para analizarlo. Las inquietudes sobre el funcionamiento del cuerpo humano en general estuvieron asociadas con la necesidad de comprender las enfermedades y sus orígenes. El médico griego Alcmeón, alrededor del 520 a. C., fue el primero en disecar un cadáver humano. Pero alrededor del siglo IV antes de Cristo se puso fin a la disección, ya que se consideraba que si no se mantenía intacto el cuerpo no se podía aspirar a una existencia *post mortem*. Esta práctica se retomó en el Renacimiento (siglo XVI). Los aportes que permitieron conocer la anatomía del cuerpo humano no provinieron sólo del interés científico. Grandes artistas, a partir del Renacimiento, en su afán de encontrar la belleza en las formas anatómicas y reproducirlas con perfección en esculturas, pinturas y grabados, realizaron importantes estudios de la anatomía humana (fig. 30-1).

El ser humano es un vertebrado que tiene un endoesqueleto óseo, articulado, que sostiene el cuerpo y crece con él. El cordón nervioso dorsal –o médula espinal– está rodeado por segmentos óseos –las vértebras– y el cerebro está protegido dentro del cráneo. Como en otros vertebrados –y en la mayoría de los invertebrados– el cuerpo humano contiene un celoma, una cavidad que se forma dentro del mesodermo del embrión en desarrollo (véase cap. 42, Establecimiento del plan corporal: la gastrulación). Así como en otros mamíferos, a medida que avanza el desarrollo, el celoma se divide y, en el cuerpo adulto, queda internamente separado en compartimientos, entre los que se destacan las cavidades torácica y abdominal por su gran tamaño. Estas cavidades están separadas por un músculo con forma de bóveda: el diafragma (fig. 30-2). La cavidad torácica contiene al corazón, los pulmones y el esófago mientras que la cavidad abdominal contiene al estómago, los intestinos y el hígado, entre otros órganos.

Los humanos, del mismo modo que el resto de los mamíferos, amamantan a sus crías, proceso que involucra un período relativamente largo de cuidado parental que favorece el aprendizaje. Por el contrario, en la mayoría de los invertebrados y en casi todos los peces, anfibios y reptiles, la progenie es independiente desde el momento en que

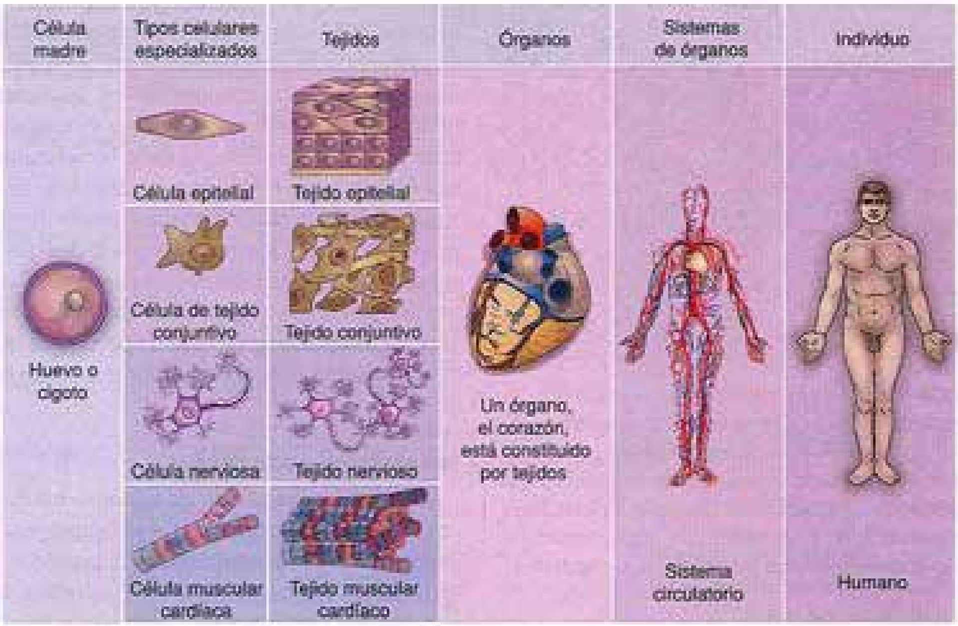


Fig. 30-3. ORGANIZACIÓN JERÁRQUICA DE LAS CÉLULAS EN TEJIDOS, ÓRGANOS Y SISTEMAS. *El corazón es un órgano constituido por células agrupadas en diversos tejidos: epitelial, conjuntivo, nervioso y muscular. A su vez, forma parte de un sistema, el sistema circulatorio.*

emerge del huevo. Asimismo, existen otras diferencias importantes en el patrón reproductivo: todos los mamíferos –excepto los monotremas (véase cap. 29, Pelos, mamas, molares y orejas: los mamíferos)– dan a luz a sus crías vivas, en contraste con las aves y la mayoría de los peces, los anfibios y los reptiles, que ponen huevos.

Al igual que las aves, los mamíferos son termorreguladores (véase cap. 38, Estrategias frente a los cambios de temperatura ambiente), es decir, generan calor internamente y así mantienen una temperatura corporal alta y relativamente constante. Además, los mamíferos tienen pelo –en lugar de escamas o plumas como tienen los peces y las aves– y sistemas sensoriales y motores altamente desarrollados por medio de los cuales reciben y procesan la información del ambiente y reaccionan frente a ella.

De unicelulares a multicelulares: células y tejidos

En la evolución de los seres vivos, el pasaje de la unicelularidad a la multicelularidad fue un hecho de importancia singular. La presencia de organismos con un gran número de células abrió el camino a la especialización de sus funciones. La especialización celular surge por el advenimiento del proceso de diferenciación que involucra cambios en la forma y la fisiología que capacitan a estructuras no especializadas a cumplir con determinadas funciones. Estas células especializadas se asocian en tejidos; los tejidos, unidos en forma estructural y actuando en concierto, forman órganos y los órganos a su vez integran sistemas que llevan a cabo funciones complejas (fig. 30-3). Existen alrededor de 200 tipos diferentes de células en el cuerpo humano, que se agrupan en sólo cuatro tipos de tejidos (fig. 30-4): **epitelial**, **conjuntivo**, **muscular** y **nervioso**. En el capítulo 42 veremos el origen embriológico y los procesos de diferenciación y diversificación de los distintos tipos de tejidos durante el desarrollo.

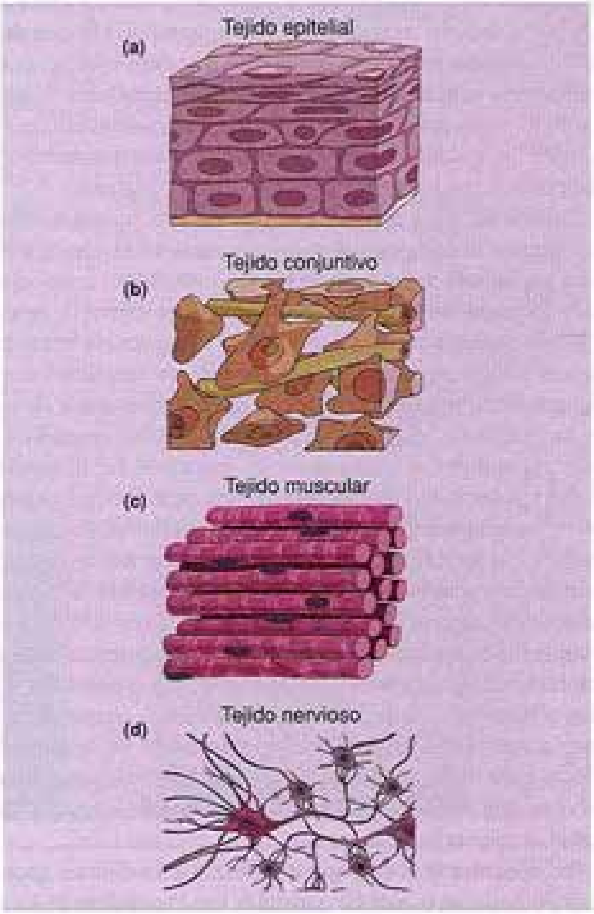


Fig. 30-4. LOS CUATRO TIPOS DE TEJIDOS DE LOS ANIMALES. *Las células se agrupan en tejidos de acuerdo con sus características estructurales y funcionales.* ***(a)*** *Tejido epitelial.* ***(b)*** *Tejido conjuntivo.* ***(c)*** *Tejido muscular.* ***(d)*** *Tejido nervioso.*

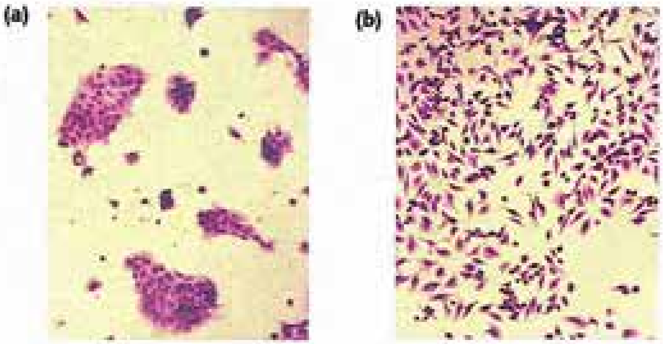


Fig. 30-5. LA MATRIZ EXTRACELULAR. *La matriz extracelular es un elemento clave en la regulación de la respuesta fenotípica a nivel celular.* ***(a)*** *Células epiteliales mamarias cultivadas en cajas de plástico cubiertas con albúmina. Se observa que las células crecen con formas poliédricas constituyendo parches discretos de células sedentarias.* ***(b)*** *Las mismas células cultivadas sobre un sustrato rico en fibronectina, una glucoproteína adhesiva de la matriz extracelular. La fibronectina induce a las células a adquirir forma ahusada, típica de células altamente migradoras, por lo que no se forman parches.*

Por fuera de las células: la matriz extracelular

Los tejidos, órganos y sistemas toman sus propiedades de las características de las células que los forman. En los últimos años, las investigaciones han demostrado que la matriz extracelular que rodea a las células tiene un papel protagónico en la organización y la función de tejidos y órganos, tan importante como el de las células mismas. La matriz extracelular es el conjunto de materiales localizados fuera de las células. En su mayor parte, es producida y secretada por las células a las que rodea. Sin embargo, la matriz atrae y atrapa diversas sustancias que viajan por la sangre y que alteran su composición original.

Dos componentes principales forman la matriz: *proteínas fibrosas* –distintos tipos de colágeno y elastina– que confieren resistencia y elasticidad, y la llamada *sustancia fundamental*, formada por carbohidratos libres y complejos de proteína y carbohidrato. Estos últimos se denominan glucoproteínas o proteoglucanos, según tengan un contenido bajo o alto de hidratos de carbono, respectivamente. Ambos tienen propiedades sorprendentes: las glucoproteínas, como la fibronectina y la laminina, son "pegajosas" dado que se unen a las proteínas fibrosas y a las células y le confieren al tejido una unidad estructural. Los proteoglucanos, que son complejos altamente sulfatados, poseen cargas negativas que los hacen higroscópicos. Son así responsables de la hidratación de los tejidos, que les da turgencia y favorece el intercambio de sustancias con la sangre mediante el proceso de difusión. Además de agua, los proteoglucanos atrapan iones hormonas, factores de crecimiento y muchas otras moléculas biológicamente activas. Por su parte, las fibras y la sustancia fundamental en conjunto brindan sostén y protección a las células y les permiten intercambiar sustancias con la sangre. La matriz extracelular toma distintas formas, con dependencia de la proporción de fibras y de las características de la sustancia fundamental que la componen. Así, puede ser líquida, gelatinosa, fibrosa, elástica o rígida (cuando se calcifica).

Los diferentes tipos de matriz caracterizan a los distintos tipos de tejidos y determinan una de las cualidades más importantes de los animales multicelulares: la compartimentalización espacial que genera *microambientes funcionales*. En estos microambientes se producen interacciones entre las células y los distintos componentes de la matriz extracelular que tienen un papel fundamental, durante el desarrollo embrionario, en la regulación de procesos como la diferenciación celular y la morfogénesis. En los tejidos adultos, las interacciones con la matriz extracelular se manifiestan en cambios fenotípicos (👁 fig. 30-5), que contribuyen al mantenimiento de la homeostasis del tejido (condiciones estables). Los componentes inorgánicos de la matriz extracelular son los que le otorgan resistencia a tejidos duros como el hueso. Como lo demuestran los innumerables fósiles que se descubren casi a diario, los huesos son capaces de permanecer casi intactos por millones de años. Sin embargo, al poco tiempo de morir un animal, los componentes orgánicos de la matriz se pierden. Lo que queda son las sustancias inorgánicas de la matriz, que mantienen fielmente la forma original del tejido.

Las uniones entre células

Las células que forman los tejidos se mantienen unidas entre sí y con la matriz extracelular, por medio de uniones. Sin estas uniones no podrían existir los diversos tejidos y órganos que conocemos. Hay tres tipos básicos de uniones: las uniones estrechas, las uniones de anclaje y las uniones comunicantes (cuadro 30-1).

La mayor parte de las células se van reemplazando continuamente: en algunos tejidos como el epitelio del intestino delgado se renuevan cada pocos días; en otros, como el tejido formado por células pancreáticas, lo hacen cada varios meses.

Un tejido de revestimiento: el tejido epitelial

El tejido epitelial reviste el cuerpo y sus cavidades, así como el interior o el exterior de los órganos, formando una lámina continua. Tiene una gran densidad de células embebidas en una escasa matriz extracelular. Todo lo que se incorpora al cuerpo e interviene en su metabolismo debe atravesar esta barrera pasando por dentro de las mismas células epiteliales, ya que uniones intercelulares estrechas impiden el tránsito entre ellas. La forma de las células –cuboides, cilíndricas o aplanadas– y la cantidad de capas en que se agrupan determinan el tipo de tejido epitelial resultante (👁 fig. 30-6).

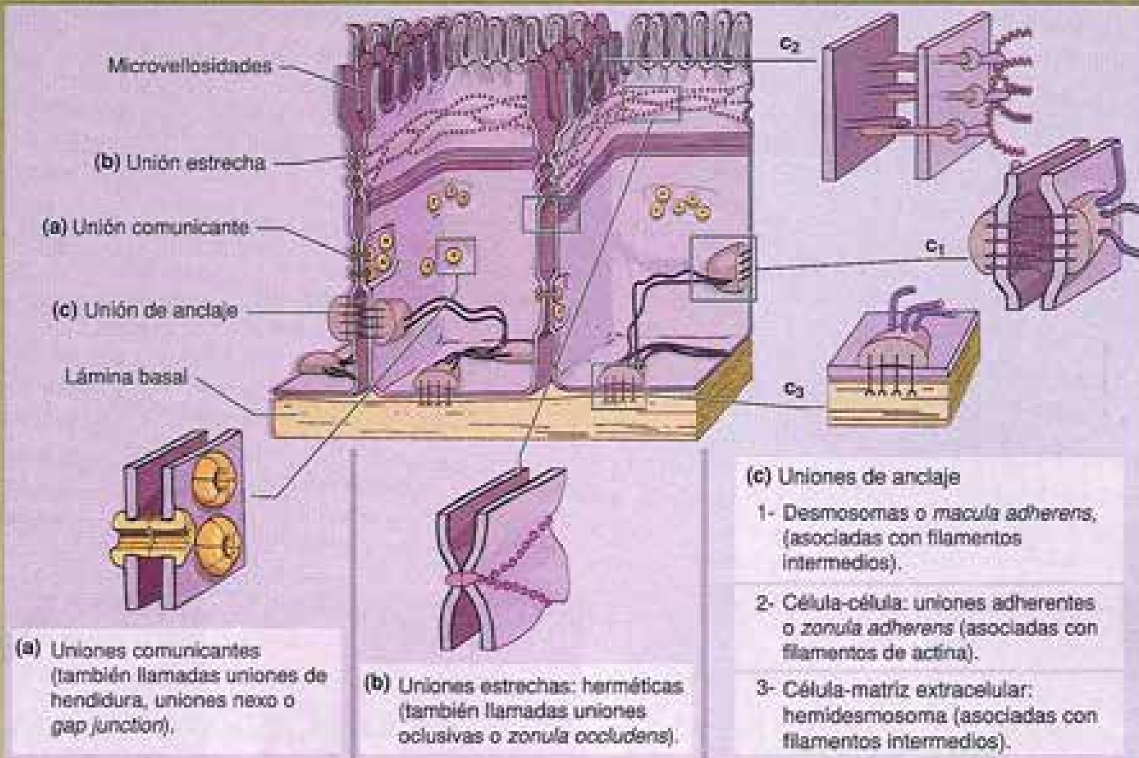
La forma de cada epitelio está en estrecha relación con su función. Algunos epitelios constituyen barreras casi impermeables, como es el caso de la epidermis de la piel. Otros, como la mucosa que tapiza la cavidad bucal, producen una solución pegajosa, el moco, con acción humectante y aglutinante.

Las células del estómago también tienen función secretora, pero en este caso las sustancias secretadas son enzimas digestivas, mientras que las células epiteliales del intestino tienen una doble función, de secreción y de absorción. Otras, como las células epiteliales bronquiales, tienen cilios que movilizan partículas y moco. Otras son sensibles a estímulos sensoriales, como es el caso de las papilas gustativas de la lengua, la retina del ojo o las células con estereocilios del oído.

Algunas células epiteliales están especializadas en la síntesis y la secreción de sustancias de exportación y en muchos casos forman glándulas que secretan sustancias como el sudor, la saliva, la leche, las hormonas y las enzimas digestivas.

La piel es el órgano más grande del cuerpo. Está formada por tejido epitelial, o epidermis, y tejido conjuntivo o dermis, que describiremos a continuación. La epidermis constituye la primera barrera de protección contra microorganismos y las radiaciones ultravioletas, la pérdida de agua y de ciertos compuestos químicos. Además de proveer una barrera biológica, química y física eficaz entre los ambientes externo e

Cuadro 30-1. *Uniones entre células.*



Uniones que comunican espacios intercelulares. Proteínas formadoras de canales permiten conexiones citoplasmáticas entre células adyacentes por los que las células intercambian iones y pequeñas moléculas. De esta forma sincronizan su función y crecimiento.	Uniones herméticas mantenidas por proteínas embebidas en las membranas de las células. Son cinturones que rodean las células, sellándolas herméticamente y evitando la entrada de sustancias o la pérdida de líquido extracelular.	Uniones fuertes que otorgan gran resistencia mecánica. Mantienen células unidas en láminas o unidas a la matriz extracelular. Proteínas de adhesión que atraviesan la membrana interactúan con filamentos del citoesqueleto formando estructuras que funcionan como remaches.
Presentes en células conectadas química y eléctricamente (véase cap. 31)	Presentes en tejidos epiteliales como el del intestino, la vejiga y el riñón	Presentes en tejidos sometidos a tensión como la epidermis y el músculo



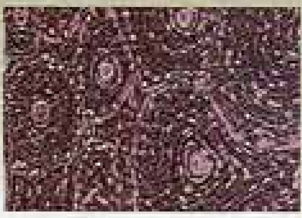
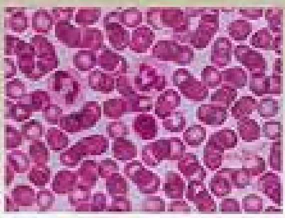




interno, la piel contribuye a mantener constante el medio interno a través de la regulación de la temperatura corporal y la pérdida de agua. También tiene una función sensorial y excretora adicionales por las terminaciones nerviosas y las glándulas sudoríparas (fig. 30-7).

Las células de un tejido epitelial formado por una única capa de células poseen tres superficies funcionalmente diferentes: una apical que está libre, una lateral y una basal. La cara basal descansa sobre una delgada capa de matriz extracelular denominada **lámina basal**, que provee so-

Cuadro 30-2. *Tipos de tejido conjuntivo especializado*

Tejido adiposo blanco	Tejido sanguíneo	Tejido cartilaginoso	Tejido óseo
Forma una capa aislante por debajo de la piel (hipodermis)	Circula por el corazón y los vasos sanguíneos	En animales de esqueletos óseos está restringido a articulaciones, anillos traqueales, estructuras de sostén (oído y nariz) y discos entre las vértebras. Forma los primeros huesos del feto humano	Presente en huesos; es resistente y liviano
Contiene adipocitos (células almacenadoras de lípidos) en íntima relación con un rico lecho vascular	Contiene glóbulos rojos, blancos, plaquetas y plasma	Contiene condrocitos, células que secretan una matriz extracelular sólida, firme y elástica, con colágeno que la refuerza y sustancia fundamental	La matriz extracelular está mineralizada (fosfato de calcio en forma de cristales de hidroxiapatita). La sustancia fundamental tiene proteínas (como el colágeno) y proteoglucanos
Almacena energía, aísla y protege a los órganos vitales	Transporta nutrientes, oxígeno, desechos y otras sustancias	Es importante para el crecimiento de los huesos	Almacena calcio y fosfato que pueden pasar a la sangre, regulando la homeostasis de los niveles de calcio
			

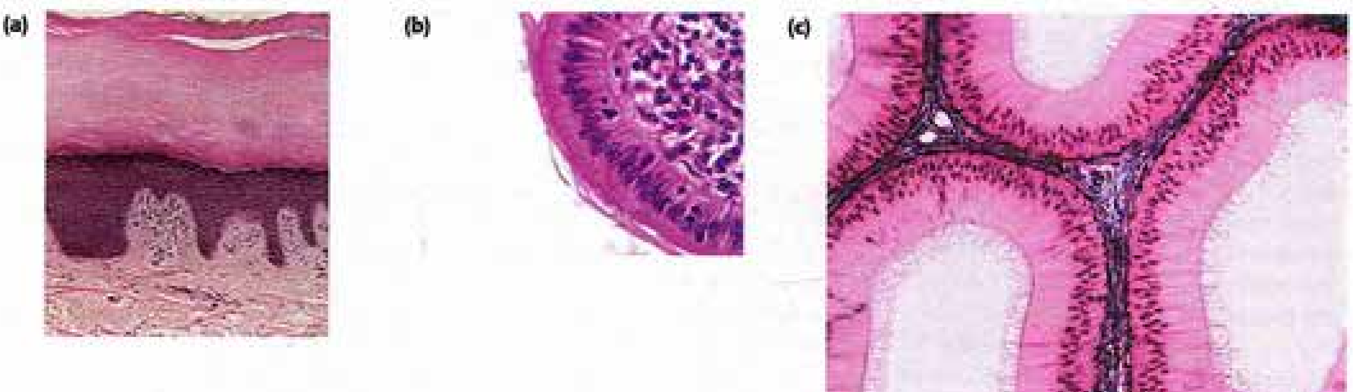


Fig. 30-6. LOS EPITELIOS. ***(a)*** *La superficie externa de la piel –o epidermis– está formada por la capa córnea y el epitelio plano escamoso. Por debajo se observa la dermis.* ***(b)*** *El epitelio simple, como el que reviste al intestino delgado tiene una sola capa de células. Sin embargo, no todas cumplen las mismas funciones. En esta imagen pueden verse la luz del intestino a la izquierda y la pared intestinal a la derecha. Se distinguen células cilíndricas con microvellosidades apicales que se encargan de la absorción de los alimentos digeridos. Intercaladas con ellas pueden verse algunas células más claras con forma de cáliz que producen un mucus que protege a la superficie del epitelio de la acción de las enzimas digestivas presentes en la luz del intestino. También hay infiltradas células de defensa (linfocitos) que penetran el epitelio desde la sangre y destruyen a los microorganismos invasores. El epitelio se asienta en el tejido conjuntivo altamente irrigado.* ***(c)*** *El epitelio seudoestratificado como el que reviste el epidídimo de los mamíferos está formado por una sola capa pero, debido a la diferente altura de sus células, da la impresión de tener varias y de ahí su nombre. El epidídimo es un órgano almacenador de espermatozoides y las células tienen largas prolongaciones (estereocilios) en su dominio apical que interactúan con los espermatozoides.*

porte y mantiene la integridad de los tejidos. La lámina basal, además, regula el desarrollo de las células, su movimiento, forma y función.

Muchas células epiteliales tienen microvellosidades, proyecciones citoplasmáticas que se extienden como finos dedos y aumentan la superficie de intercambio (véase cuadro 30-1). Están muy desarrolladas en células que tienen una actividad intensa de transporte de sustancias a través de la membrana, como las células intestinales por ejemplo (véase cap. 37, fig. 37-8).

Tejidos conjuntivos: un grupo diverso

Los tejidos conjuntivos o conectivos reúnen, dan apoyo y protegen a los otros tres tipos de tejidos: epitelial, muscular y nervioso (cuadro 30-2). A diferencia de ellos, se caracterizan por tener una matriz extracelular abundante. Esta matriz puede ser líquida, como la de la sangre y la linfa de los vertebrados y la hemolinfa de la mayoría de los invertebrados, o sólida, con distinto grado de dureza, como en los tejidos conjuntivos propiamente dichos: cartilaginoso y óseo.

La sangre, la linfa y la hemolinfa son **tejidos sanguíneos** formados por diversas células como los eritrocitos y los leucocitos de los vertebrados (véase cap. 36, Un tejido fluido: la sangre) y los hemocitos de los invertebrados. Estas células están suspendidas en una matriz líquida o plasma que contiene numerosos iones y moléculas biológicamente activas. Es el vehículo que transporta por todo el organismo nutrientes, gases, sustancias de desecho metabólico, hormonas y citocinas (véase cap. 40, Las citocinas).

En los tejidos conjuntivos de matriz extracelular sólida, el tipo de fibras y la impregnación o no con sales minerales determinan sus características.

El *tejido conjuntivo elástico* presente en las paredes de las arterias del sistema circulatorio tiene alto número de fibras elásticas y el *tejido conjuntivo reticular*, que se encuentra en el interior de los órganos sólidos como el hígado, presenta delgadas fibras de un tipo especial de colágeno, denominadas *fibras reticulares*, que se entrecruzan en una trama intrincada.

El tejido conjuntivo propiamente dicho de tipo laxo, que llena los espacios entre los tejidos y órganos, es pobre en fibras colágenas, mientras que el tejido conjuntivo denso que forma tendones y ligamentos, así como los tejidos conjuntivos con propiedades especiales como el cartílago y el hueso, tienen una gran cantidad de fibras colágenas.

El **tejido cartilaginoso** contiene además una matriz rica en el proteoglucano condroitín sulfato. Este componente es sintetizado por células propias del cartílago llamadas condrocitos. El cartílago, resistente pero flexible, constituye el esqueleto de diversos grupos de peces y de los embriones de ciertos vertebrados, incluido el humano. Cuando el embrión humano madura, este cartílago es reemplazado por un esqueleto óseo. Sin embargo, en el estado de adulto los humanos aún retenemos el cartílago en zonas como la tráquea, la nariz y las orejas, así como en los discos intervertebrales y en los extremos de los huesos.

En el **tejido óseo**, la matriz de colágeno está impregnada con fosfato de calcio en forma de cristales de hidroxiapatita, que le otorgan gran rigidez y le permiten proporcionar sostén al cuerpo (fig. 30-8) (ensayo 30-1, *Evolución de los sistemas de sostén*). La nutrición y las hormonas afectan el grado de mineralización de los huesos. Cuando el aporte de calcio en la alimentación es insuficiente, pueden desencadenarse enfermedades como la *osteoporosis* en la que los huesos se vuelven muy frágiles porque el calcio y el fósfato son extraídos de la matriz ósea y derivados hacia la sangre. La matriz ósea es sintetizada

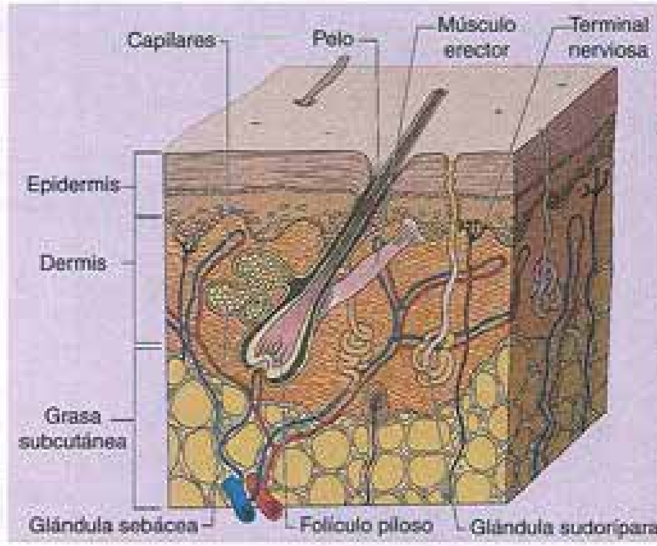


Fig. 30-7. LA PIEL. *La piel humana está formada por la epidermis y la dermis, que se asientan sobre una capa de grasa subcutánea. La epidermis consta de un epitelio estratificado con una capa interna de células epiteliales vivas y una capa externa de células muertas ricas en queratina. En la epidermis se produce un recambio permanente: las células producidas en la capa interna migran hacia la superficie y mueren. En la base de la epidermis hay melanocitos, células que producen melanina, el pigmento responsable del color de la piel. La dermis, constituida mayormente por tejido conjuntivo, contiene terminaciones nerviosas sensoriales, pequeños vasos sanguíneos –los capilares–, músculos lisos denominados erectores que elevan el pelo cuando se contraen y glándulas sudoríparas y sebáceas, formadas por células epiteliales modificadas. Las glándulas sudoríparas secretan agua e iones y desechos metabólicos y las sebáceas secretan sustancias grasas que lubrican la superficie de la piel. El tejido graso o adiposo, que constituye la capa aislante por debajo de la dermis, también es una forma de tejido conjuntivo.*

Galería de imágenes

por células llamadas osteoblastos que además liberan calcio, magnesio e iones fosfato que se combinan en cristales de hidroxiapatita (fig. 30-9).

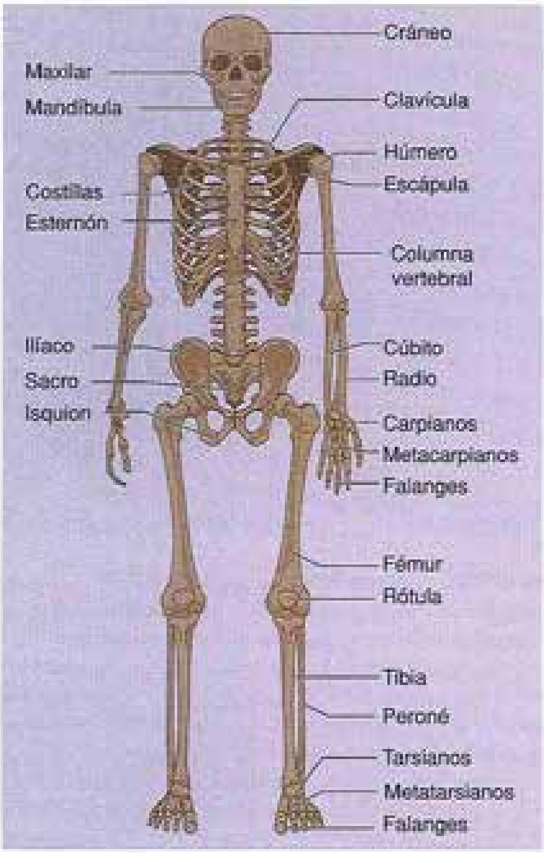
Existen tres tipos de células asociadas con el tejido óseo:

1. *Osteoblastos (originan osteocitos y secretan la matriz ósea).*
2. *Osteocitos (células óseas maduras ubicadas en lagunas, rodeadas por la matriz ósea que secretan y degradan).*
3. *Osteoclastos (células multinucleadas fagocíticas, derivadas de la médula ósea) que reabsorben el tejido óseo.*

Los tejidos conjuntivos tienen también funciones metabólicas importantes como ocurre en el **tejido adiposo blanco**, cuyas células, los adipocitos, almacenan grasas en una gota dentro de su citoplasma como nutriente de reserva. También provee energía y aislación térmica cuando forma panículos adiposos.

Además de las células específicas de cada tejido, en los tejidos conjuntivos se encuentran abundantes fibroblastos, células características de este tejido que sintetizan componentes de la matriz y sustancias involucradas en la regulación de otras células. También hay células del sistema inmunitario que se encuentran de paso por este tejido; su origen y función se verán con mayor detalle en los capítulos 36 y 40.

(a)



(b)

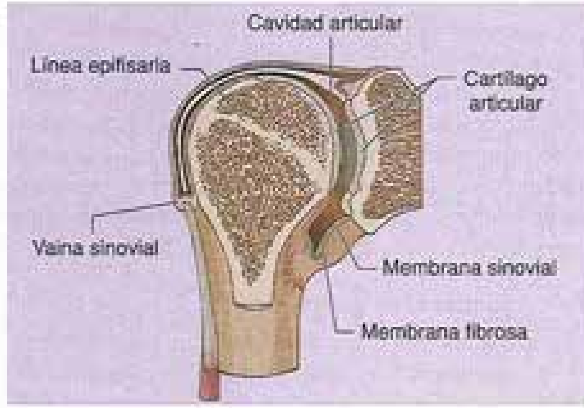


Fig. 30-8. ESQUELETO DE UN HUMANO ADULTO. ***(a)*** *El esqueleto de un adulto tiene 206 huesos. Veintinueve pertenecen al cráneo, incluidos los 14 huesos de la cara y los 6 huesecillos de los oídos. Hay 27 huesos en cada mano y 26 en cada pie.* ***(b)*** *Esquema de un corte de una articulación del hombro.*

ENSAYO 30-1

Evolución de los sistemas de sostén

Los animales, a diferencia de las plantas, tienen la capacidad de desplazarse, y pueden hacerlo en medios tan diversos como el agua, el aire y la superficie terrestre. La gran mayoría de los animales posee algún tipo de sistema de sostén que da forma al cuerpo, protege los órganos internos y provee una superficie de inserción a los músculos, lo cual permite el movimiento. Existen distintos tipos de esqueletos que cumplen estas funciones en diferentes grupos de animales.

Como vimos en el capítulo 28, algunos invertebrados –como los cnidarios– carecen de verdadero mesodermo, tejido que da origen entre otras estructuras anatómicas, a los músculos. Sin embargo, entre el ectodermo y el endodermo hay una zona de material gelatinoso (mesoglea) con unas pocas células. Esta sustancia forma parte de un tipo de esqueleto denominado esqueleto *hidrostático*. Las lombrices de tierra también tienen un líquido que cumple esta función. La división de su cuerpo en compartimientos llenos de líquido celómico les permite el movimiento de ciertas partes con independencia de otras. Algunos bivalvos y equinodermos –estos últimos a través de los pies ambulacrales– también basan su movimiento en un esqueleto hidrostático.

Otro tipo de esqueleto es el *exoesqueleto*, que además de proveer sostén, protege al organismo del medio externo y se encuentra en la mayoría de los moluscos y los artrópodos. En los artrópodos, el exoesqueleto también cumple la función de transmitir la fuerza ejercida por los músculos. Las esponjas poseen un tipo particular de esqueleto, que consiste en espículas inorgánicas o fibras orgánicas que son secretadas por células especializadas.

Otros animales, como los equinodermos y los vertebrados, se caracterizan por la presencia de un endoesqueleto. El esqueleto de los vertebrados parece haberse originado por la precipitación de minerales como el calcio, provenientes del fosfato de calcio del ambiente extracelular que circula por la sangre, en determinadas partes del cuerpo. Es probable que estas estructuras rígidas resultaran favorables para los animales que las portaban y les permitiera colonizar nuevos ambientes.

Los peces primitivos estaban cubiertos además por placas óseas. Los organismos que pasaron a tierra firme se enfrentaron con un nuevo problema: el soporte y el movimiento en el medio aeroterrestre. La columna vertebral de los peces constituye una adaptación a la natación y es capaz de flexionarse lateralmente. Además, en el medio acuático, el organismo percibe su peso de manera diferente, ya que el agua ejerce una fuerza que lo empuja hacia arriba. En el medio terrestre, la fuerza neta que actúa sobre un organismo está dirigida hacia abajo, de modo que es necesaria la acción de nuevos músculos –en especial en la zona ventral– que le permitan al organismo mantenerse en pie y desplazarse. Como consecuencia de estas presiones selectivas, es probable que se vieran favorecidos ciertos organismos que en el medio terrestre sufrieron una rotación y remodelación de los huesos. De manera similar, fue ventajosa la aparición de las robustas cinturas pélvica y escapular que se unieron con firmeza al esqueleto, que les confirió mayor estabilidad a las extremidades al proporcionarles puntos de inserción a los nuevos músculos de la locomoción. La postura bípeda y el andar erecto constituyeron el gran salto evolutivo de los homínidos. Tal como se vio en el capítulo 22, éstos son rasgos que caracterizan a todo nuestro linaje. "Hace aproximadamente 4 millones de años", como dijera el antropólogo R. Leakey, "la humanidad estaba de pie y andando".

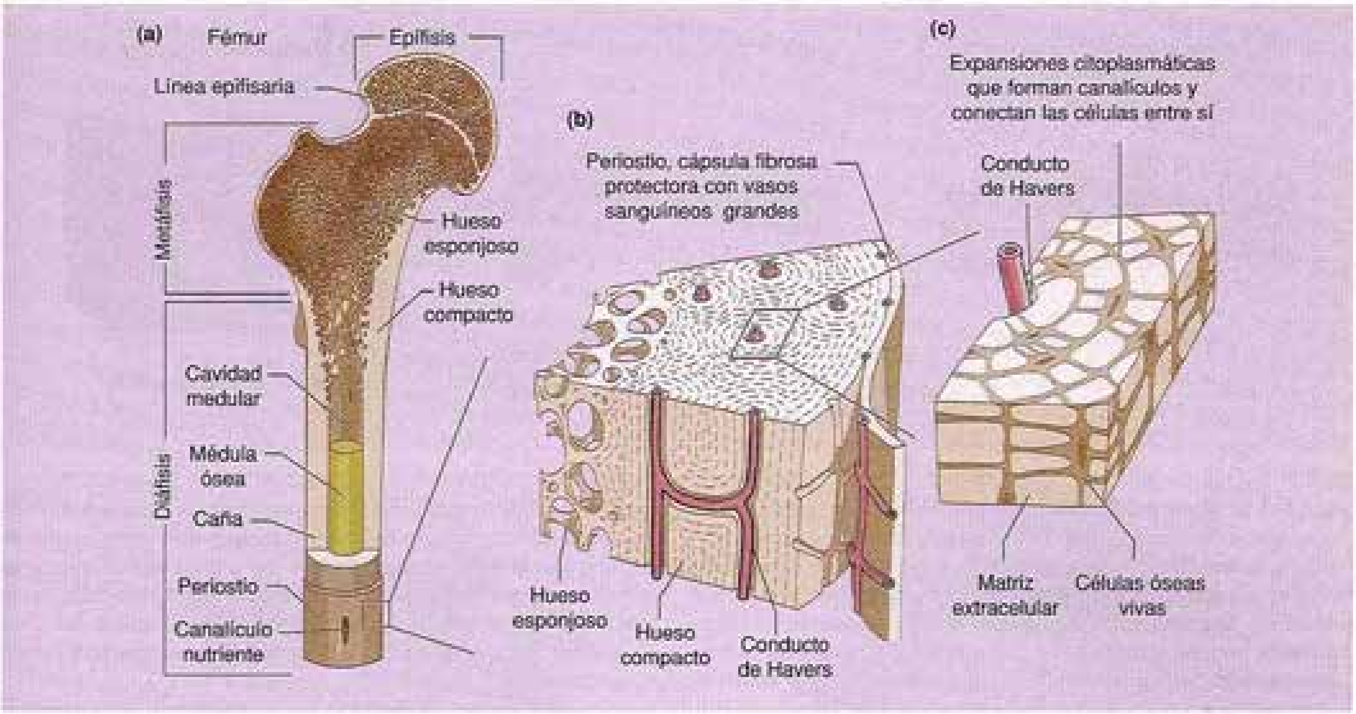


Fig. 30-9. ESTRUCTURA DE LOS HUESOS DE MAMÍFEROS. *La estructura de los huesos de mamíferos consiste en sistemas concéntricos de capas de matriz colágena mineralizada y células que se depositan alrededor de un canal que contiene nervios y vasos sanguíneos que abastecen al hueso.* ***(a)*** *Los extremos de los huesos largos, como este fémur, están formados por hueso esponjoso, rodeado de hueso compacto como el que se ve en la caña, que es hueca en su centro. A lo largo de esta parte central de la caña se extiende una cavidad que contiene la médula ósea. El periostio es una vaina fibrosa que rodea a los huesos y contiene vasos sanguíneos que penetran en el tejido óseo, al que suministran oxígeno y nutrientes.* ***(b)*** *Los huesos son órganos vivos, formados no sólo por tejido óseo, sino también por tejido nervioso y por tejido epitelial y conjuntivo que forma los vasos sanguíneos situados dentro de los conductos de Havers, que recorren el hueso en toda su longitud.* ***(c)*** *Un detalle del tejido muestra los conductos de Havers rodeados por células óseas vivas. Dentro de la matriz hay pequeños canalículos por donde discurren prolongaciones delgadas de los osteocitos que los comunican entre sí y finalmente con los conductos de Havers, desde donde pueden captar y eliminar sustancias. El revestimiento de los conductos de Havers (endostio), así como el periostio, está formado por células óseas jóvenes (osteoblastos) que secretan la matriz extracelular rica en fibras de colágeno y sustancia fundamental. Esta matriz gradualmente se endurece, a medida que cristalizan los compuestos de calcio sobre las fibras colágenas.*

Movimientos por contracción: el tejido muscular

El tejido muscular contiene células especializadas en la contracción. Actividades como correr, saltar, sonreír y respirar, y hasta impulsar la sangre a través del cuerpo, se llevan a cabo por la contracción concertada de las células musculares o fibras musculares.

Hay dos tipos de tejido muscular: el **músculo estriado** –que bajo el microscopio muestra bandas transversales– y el **músculo liso**, sin bandas (fig. 30-10). El músculo liso forma parte de la pared de órganos internos como el útero, la vejiga, los órganos digestivos y los vasos sanguíneos. Los músculos estriados, también llamados voluntarios porque se pueden mover a voluntad, son los responsables del movimiento del esqueleto. Un tipo de músculo estriado –el **músculo cardíaco**– constituye la pared del corazón. El músculo liso y el músculo cardíaco no están bajo control voluntario directo, por lo que se incluyen en la categoría de músculos involuntarios.

La contracción de las células musculares depende de la interacción de dos proteínas: la actina y la miosina (véase cap. 32, La estructura del músculo esquelético) que forman las miofibrillas contenidas en el citoplasma celular. En los músculos esquelético y cardíaco, estas proteínas están dispuestas en ensambles regulares, repetidos, que producen las estriaciones características.

El músculo estriado

El músculo estriado constituye alrededor del 40% del peso en los hombres y del 20% en las mujeres. Cada músculo esquelético está unido a dos o más huesos de manera directa o, más a menudo, por medio de tendones de tejido conjuntivo. Cuando el músculo se contrae, los huesos se mueven alrededor de una articulación que se mantiene unida por ligamentos de tejido conjuntivo y por lo general contiene un líquido lubricante (fig. 30-11).

El músculo esquelético consiste en cientos a miles de fibras musculares unidas por tejido conjuntivo. Cada fibra es una única célula cilíndrica multinucleada, afinada en los extremos, que se denomina miocito. Analizaremos su estructura interna y el mecanismo de contracción muscular en el capítulo 32.

El músculo cardíaco es muy similar al músculo esquelético, pero las células cardíacas, más cortas que las del músculo esquelético, son mononucleadas, ramificadas y tienen extremos romos en lugar de afinados. Como veremos en el capítulo 36, ciertas células del músculo cardíaco tienen la capacidad de contraerse de manera espontánea unas 70 veces por minuto y de este modo mantienen el latido cardíaco hora tras hora, día tras día, durante toda una vida.

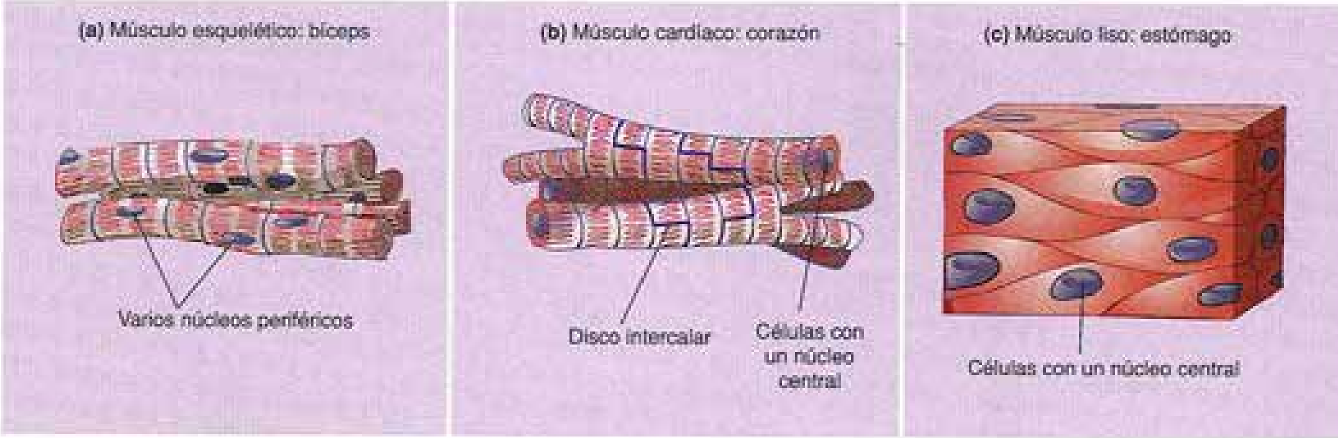


Fig. 30-10. EL TEJIDO MUSCULAR. *Las células musculares o fibras presentan miofibrillas proteicas muy finas que recorren toda su longitud y ocupan la mayor parte del citoplasma. Estas miofibrillas, formadas por miofilamentos de actina y de miosina, están ordenadas en forma regular en el músculo esquelético y cardíaco, pero irregular en el músculo liso.* ***(a)*** *Los músculos esqueléticos, como el bíceps, están formados por fibras muy largas, que pueden alcanzar 30 cm. Cada fibra es una única célula que contiene cientos de núcleos periféricos y el ordenamiento de sus miofibrillas le dan al músculo un aspecto estriado.* ***(b)*** *El músculo cardíaco también es estriado, pero está formado por células mucho más cortas, cada una de las cuales contiene un núcleo central. Los discos intercalares unen las células musculares cardíacas entre sí. Allí se localizan desmosomas que refuerzan la unión y nexos que permiten la rápida comunicación intercelular que facilita su contracción simultánea y la producción del latido.* ***(c)*** *El músculo liso está formado por largas células fusiformes. Cada célula muscular lisa posee un solo núcleo central. Carece de estriación.*

El músculo liso

Aunque las células del músculo liso también contienen actina y miosina en sus miofibrillas, estas moléculas no forman un patrón estriado. Las células son alargadas y tienen un solo núcleo central. El músculo liso se contrae con mucha menos rapidez que el músculo estriado esquelético; sus contracciones son más prolongadas y por lo general no está bajo control voluntario.

En la mayoría de los órganos huecos –como los intestinos–, las fibras del músculo liso forman láminas dispuestas en dos capas, una externa longitudinal y una interna circular, que pueden contraerse alternadamente y así impulsan los materiales líquidos o semisólidos (como una masa de alimento) a través del órgano. En los vasos sanguíneos, haces de fibras de músculo liso rodean las paredes en forma circular constriñendo los vasos cuando las fibras se contraen. Según la ubicación del vaso y la fuerza de la contracción, estos músculos causan una propulsión adicional de la sangre en movimiento, regulan su presión y la velocidad del flujo.

Recepción, elaboración y transmisión: el tejido nervioso

Las neuronas son las unidades funcionales esenciales del tejido nervioso, especializadas en la recepción, elaboración y transmisión de impulsos nerviosos. Están acompañadas por las células de la glía, imprescindibles para el funcionamiento de las neuronas (véase cap. 31, La neurona: la unidad estructural y funcional del sistema nervioso).

Una neurona típica tiene un cuerpo celular, que contiene el núcleo y la mayor parte de la maquinaria metabólica de la célula; de él emergen las dendritas, que son extensiones citoplasmáticas numerosas, cortas y filiformes que junto con el cuerpo celular reciben los estímulos de otras células, y un axón, o extensión citoplasmática especial por lo general muy larga capaz de conducir rápidamente el impulso nervioso a grandes distancias.

Los axones constituyen las fibras nerviosas. Las neuronas reciben señales del ambiente externo e interno, integran las señales recibidas y transmiten la información integrada a otras neuronas, músculos o glándulas. La mayoría de las neuronas forman conexiones con otras neuronas; estas conexiones se llaman sinapsis. Como veremos en el capítulo 31 (fig. 31-2) hay cuatro clases de neuronas: sensoriales, interneuronas, de proyección y motoras. Las cuatro clases están ligadas en una variedad de circuitos que van desde los arcos reflejos simples (fig. 30-12) hasta las interconexiones de extremada complejidad que caracterizan al cerebro humano.

Los nervios son haces de numerosos axones pertenecientes a muchas neuronas: desde centenares a miles. Cada axón es capaz de transmitir un mensaje separado, como los alambres que forman un cable telefónico.

Los órganos y sistemas de órganos

Hemos visto que el cuerpo de los vertebrados comprende una variedad de células, organizadas en cuatro tipos de tejidos. En un nivel de organización superior, diferentes tipos de tejidos, unidos estructuralmente y coordinados en sus actividades, forman órganos. Si analizamos un órgano como el estómago, podemos ver que está constituido por capas de epitelio glandular (en el tapiz estomacal), tejido conjuntivo, nervios y músculo liso. Los órganos que trabajan juntos en forma inte-

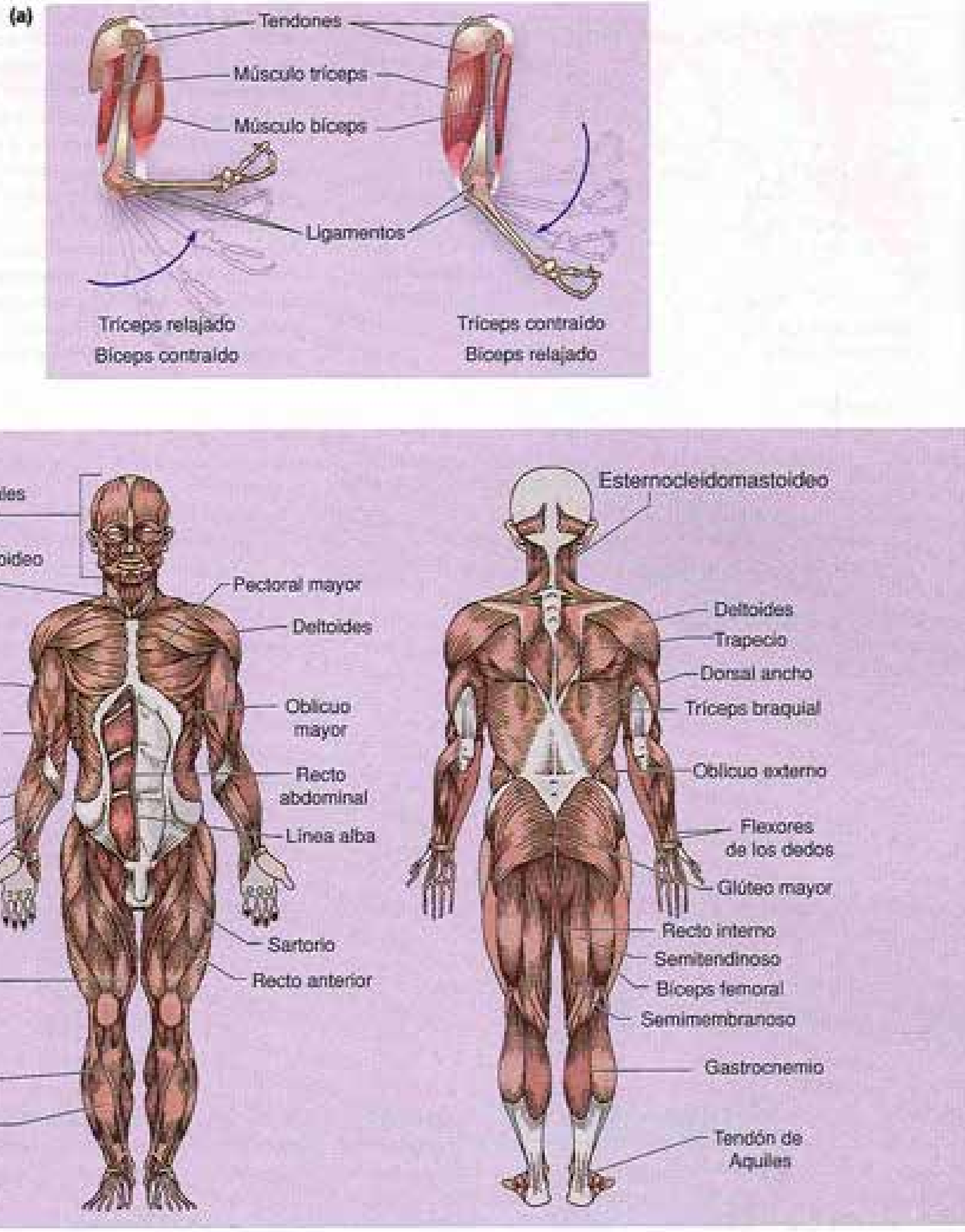


Fig. 30-11. EL MÚSCULO ESTRIADO. ***(a)*** *Los músculos unidos al hueso mueven el esqueleto interno de los vertebrados. Con frecuencia, trabajan en pares antagónicos: uno flexionando o curvando la articulación y el otro extendiéndola o enderezándola. Cuando uno se relaja, el otro se contrae. Dos grupos antagónicos pueden, también, contraerse juntos, lo cual estabiliza una articulación. Esta acción muscular nos permite a los seres humanos, y a muchos otros organismos, permanecer erectos. Los músculos no pueden alargarse espontáneamente; lo hacen sólo cuando la articulación se mueve en dirección opuesta, debido a la contracción de los músculos antagónicos. Por ejemplo, cuando se mueve la mano hacia el hombro, como se muestra aquí, el bíceps se contrae y el tríceps se relaja. Cuando se baja la mano, el tríceps se contrae y el bíceps se relaja. Los músculos que mueven el esqueleto –los músculos esqueléticos– son estriados, como se muestra en la figura 30-10a.* ***(b)*** *Músculos del cuerpo humano en vista anterior y posterior.*

grada, y desempeñan una función particular, constituyen el siguiente nivel de organización: el de los sistemas de órganos. El sistema digestivo está compuesto por el estómago y varios otros órganos, cada uno de los cuales cumple actividades específicas que contribuyen a un proceso más general. Los sistemas de órganos, en conjunto, constituyen un organismo viviente que interactúa con el ambiente externo, el cual incluye no sólo el ambiente físico, sino también a individuos de diversas especies (fig. 30-13).

Figura interactiva

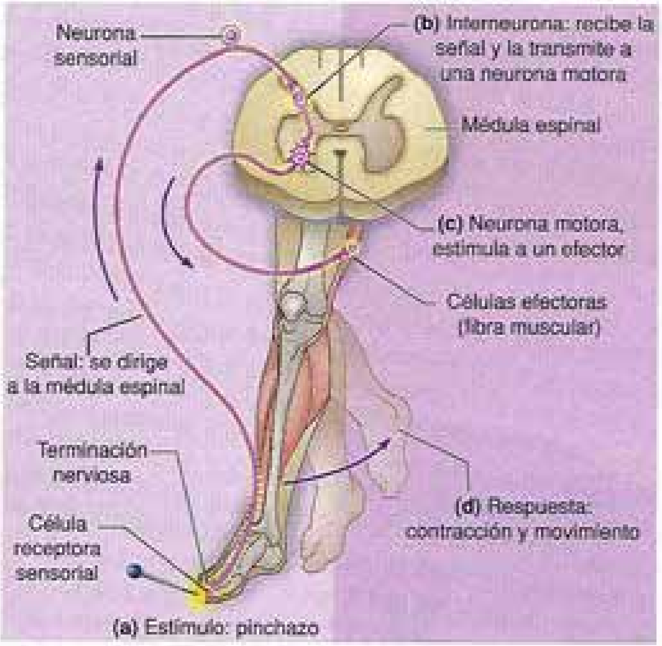


Fig. 30-12. EL ARCO REFLEJO. *Un arco reflejo representativo que muestra las funciones de los principales tipos de neuronas.* ***(a)*** *Cuando reciben un estímulo, como un pinchazo, las células receptoras sensoriales estimulan a una neurona sensorial, que retransmite la señal a una interneurona situada dentro de una zona localizada del sistema nervioso central, con frecuencia la médula espinal.* ***(b)*** *Desde la interneurona, la señal es transmitida a una neurona motora.* ***(c)*** *La neurona motora estimula a un efector; en este ejemplo, una célula muscular.* ***(d)*** *Esto genera la contracción muscular. En este diagrama no se muestran las neuronas de proyección que retransmiten en forma simultánea a otras regiones del sistema nervioso central (típicamente al cerebro) la información recibida de la neurona sensorial. Estos componentes básicos del arco reflejo se encuentran en todos los vertebrados. Los arcos reflejos desempeñan un papel esencial en la regulación de muchos procesos internos y posibilitan respuestas casi instantáneas a numerosos estímulos ambientales.*

Galería de imágenes

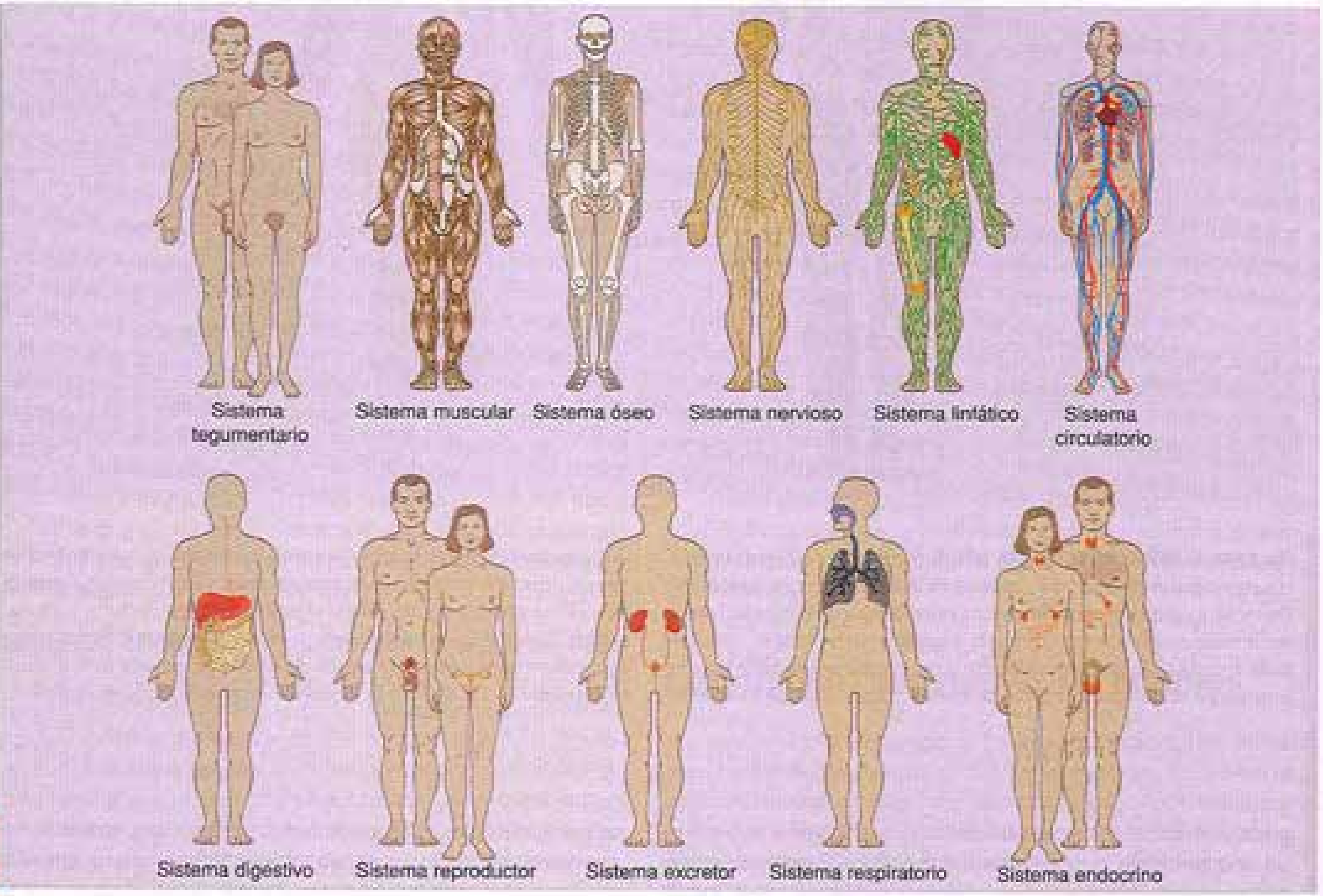


Fig. 30-13. LOS PRINCIPALES SISTEMAS DEL CUERPO HUMANO.

Ensayo 30-2

Medicina regenerativa, ingeniería de tejidos y *stem cells*

Cuenta la leyenda que en épocas del emperador Diocleciano (siglo III), dos hermanos médicos, Cosme y Damián, amputaron la pierna de un gladiador etíope muerto para reemplazar la pierna gangrenosa de un religioso que padecía una infección en una pierna. Si esta leyenda recoge un hecho real, éste fue probablemente el inicio del trasplante de órganos provenientes de donantes cadavéricos.

A inicios del siglo XXI, los trasplantes de órganos son una realidad innegable; sin embargo, la demanda de órganos es muy superior a la disponibilidad, ya que el número de potenciales receptores para trasplante aumenta, mientras que el número de donaciones por año se mantiene estable. Por otra parte, el trasplante entre seres humanos no emparentados directamente requiere que el receptor no rechace el órgano trasplantado (véase cap. 40, Los trasplantes de órganos). Esto se logra con fármacos supresores del sistema inmunitario, pero su aplicación conlleva un alto costo biológico debido a que en el receptor se incrementa notablemente el riesgo de padecer infecciones y tumores.

La imaginación humana también ha planteado la posibilidad de regenerar los propios tejidos dañados. Según la mitología griega, Prometeo robó el fuego de los dioses para darles un don a los humanos. Zeus enfurecido hizo que llevaran a Prometeo al monte Cáucaso, donde fue encadenado y condenado a que un águila le comiera el hígado. Pero el hígado volvía a crecerle cada día y el águila volvía a comerlo cada noche. Lo cierto es que más allá de mitos y leyendas, diversas especies son capaces de regenerar sus tejidos luego de experimentar un daño que provoque una pérdida total o parcial de ciertas estructuras anatómicas. El axolote, por ejemplo, es una salamandra que tiene la capacidad de regenerar por completo un miembro luego de su amputación. Esto presupone la puesta en marcha de un complejo y coordinado mecanismo que involucra genes que codifican diferentes factores de transcripción y genes estructurales. Sin llegar a tal extremo, los mamíferos poseen la capacidad de regenerar algunos tejidos como el hígado, aun luego de grandes resecciones.

La posibilidad de regenerar tejidos a partir del propio organismo o la generación en forma externa han inspirado el desarrollo de nuevas ramas de la ciencia, como la ingeniería de tejidos y la medicina regenerativa.

La ingeniería de tejidos es un conjunto de técnicas y tecnologías que, en un esfuerzo eminentemente interdisciplinario, intenta aplicar la metodología de las ingenierías en conjunto con los conocimientos biológicos relacionados con el crecimiento y la diferenciación de tejidos, para la producción *in vitro* o *in vivo* de reemplazos biológicos que permitan sustituir tejidos dañados. De la ingeniería toma el concepto de estructura, matriz o andamiaje a partir del cual se dirige el crecimiento celular y se orienta la génesis de la forma del tejido resultante utilizando biomateriales (materiales que interaccionarán con tejidos biológicos).

En la década de 1960, cuando se comenzó a trabajar con prótesis vasculares, el concepto prevaleciente era el de "inercia" biológica, que involucraba la idea de que el material no interviniera en la activación de sistemas biológicos como la coagulación o el sistema inmunitario. En la década de 1970, el desarrollo de las suturas quirúrgicas introdujo el concepto de "interacción" biológica. Esta interacción involucraba la degradación de suturas dentro del cuerpo, luego de cerrada la herida. En la actualidad, el concepto que se aplica a la ingeniería de tejidos es el de "integración" biológica. Se busca, así, producir matrices que de alguna manera "colaboren" con el tejido para guiar y estimular su crecimiento. Por ejemplo, para reemplazar una porción de hueso dañada o resecada por un tumor se prepara una matriz de un material que constituya el andamiaje para que el tejido en crecimiento tome una forma determinada al interaccionar con las diferentes células que constituyen el hueso. Los biomateriales pueden ser polímeros naturales en su forma primitiva sin modificar, como la fibrina o el colágeno. Estos polímeros naturales pueden modificarse para incrementar alguna propiedad como la resistencia, como es el caso de algunos glucosaminoglucanos. Otra propiedad que se busca obtener es el inmunoaislamiento, a partir de materiales que puedan proteger a las células del ataque del sistema inmunitario si provienen de otra persona u organismo. Por ejemplo, se han utilizado alginatos, polisacáridos derivados de las algas, para generar esferas en las cuales introducir células pancreáticas de cerdo que producen insulina para el tratamiento de pacientes diabéticos.

También se utilizan biomateriales totalmente sintéticos como el ácido poliláctico en la fabricación de suturas.

La medicina regenerativa por otra parte, se propone utilizar las propias capacidades regenerativas del organismo humano a través de su estímulo con factores de crecimiento o del implante de células con alta capacidad de diferenciación en diversos tejidos. Las células adecuadas para llevar a cabo este tipo de procedimientos son las denominadas *stem cells* (SC) también llamadas células pluripotenciales o células madre. Una SC es una célula no especializada que se puede autorrenovar indefinidamente y que además se puede diferenciar y dar lugar a células maduras con funciones específicas, como las neuronas por ejemplo. En los seres humanos, las SC se han identificado en el embrión en un estadio temprano, en las denominadas células del macizo celular interno (véase cap. 42, La vida antes de la implantación). También hay SC en tejidos fetales, en las células del cordón umbilical y la placenta. En general, se acepta que los tejidos adultos contienen SC con distintas capacidades de diferenciación. El potencial de diferenciación de varios tipos celulares del adulto a partir de un precursor es claro en tejidos como la médula ósea, donde a partir de SC formadoras de células sanguíneas o hematopoyéticas se forman todas las células sanguíneas. En el hígado también es clara la capacidad de regeneración del órgano a partir de una lesión. En general, se acepta que a partir de una SC no muy bien identificada (aunque se cree que sería la denominada célula oval hepática) se forman el resto de los tipos celulares. Aun en el sistema nervioso central se observa la diferenciación a distintos tipos de células a partir de una SC (véase cap. 33, ensayo 33-2).

La idea básica que sustenta a la medicina regenerativa es la hipótesis de que frente a diferentes daños tisulares (por ejemplo, un infarto de miocardio), el organismo pone en marcha una serie de mecanismos génicos cuyo resultado es la producción de factores que diferenciarían a las SC de ese tejido, que atraerían a SC de otros tejidos (por ejemplo, la médula ósea) y que diferenciarían a estas últimas en células maduras con las características del tejido dañado. Esta hipótesis se ha contrastado en forma experimental e indirecta en la medicina humana. Se ha propuesto, con sustento experimental, que las SC de tejidos como la médula ósea trasplantadas en un órgano lesionado, por ejemplo, el miocardio infartado, actuarían por alguno o por una combinación de los siguientes mecanismos:

1. Podrían diferenciarse en células del tejido dañado y de esta manera repararlo.

ENSAYO 30-2 (Cont.)

Medicina regenerativa, ingeniería de tejidos y *stem cells*

2. Podrían secretar factores de crecimiento que regenerarían el tejido dañado pero a partir de sus propias SC.
3. Podrían fusionarse con células del tejido dañado sin ser capaces de regenerar el tejido a pesar de incorporarse a él.

Este tema es materia de discusión por los diferentes grupos de investigación. En la actualidad se acepta que en casos como el infarto de miocardio, las SC de médula ósea inyectadas localmente podrían tener algún efecto biológico, como un incremento en la fracción de eyección del corazón y un incremento del metabolismo en la zona del trasplante. Sin embargo, aún no queda claro si tienen efectos significativos en el aspecto médico. Es decir, se sabe que las SC trasplantadas no son inertes y de alguna manera se puede evaluar su función, pero no se sabe si estos efectos están involucrados en la cura de la lesión. En futuros estudios controlados, ya en marcha, se podrá elucidar el papel que las SC tendrían en el tratamiento de varias enfermedades.

Las SC embrionarias han despertado mucho interés debido a su gran potencialidad. Sin embargo, en muchos países, cuestiones de orden ético han hecho que se busquen fuentes alternativas (véase cap. 41, ensayo 41-2).

Por el momento, en general, los diversos estudios clínicos se han centrado en el uso de SC de médula ósea.

Las SC de cordón umbilical tendrían grandes potencialidades según se evidencia en estudios experimentales, pero su utilidad en seres humanos en enfermedades no hematológicas no ha sido probada. Si se considera el estado actual del conocimiento en este campo, cabría cuestionar la utilidad de los bancos privados de células de cordón que ofrecen guardar estas células para utilizarlas en caso de necesidad futura. Sin embargo, resulta claro que estas áreas ofrecen grandes posibilidades y podrían revolucionar algunos aspectos de la práctica médica en un futuro próximo.

Bajo este tipo de jerarquía interactiva se halla uno de los principios más profundos de la biología:

La estructura y los procesos reguladores de los organismos más complejos adoptan tal forma que las partes sirven al todo y el todo a las partes.

En los siguientes capítulos examinaremos la estructura y la fisiología de los animales vertebrados, principalmente desde el punto de vista de los sistemas de órganos y de las funciones que éstos desempeñan (ensayo 30-2, *Medicina regenerativa, ingeniería de tejidos y* stem cells).

En síntesis

Homo sapiens, un vertebrado mamífero

1. El ser humano es un vertebrado, cuyo endoesqueleto óseo y articulado sostiene el cuerpo y crece con él. Tiene un cordón nervioso dorsal, rodeado por segmentos óseos (vértebras). El cerebro está rodeado por un cráneo que le brinda protección. El cuerpo posee un celoma que se divide a medida que avanza el desarrollo. En el adulto, el celoma queda internamente separado en compartimientos; los de mayor tamaño son las cavidades torácica y abdominal. Estas cavidades están separadas una de otra por un músculo con forma de bóveda: el diafragma. La cavidad torácica contiene al corazón, los pulmones y al esófago; la cavidad abdominal, al estómago, los intestinos y al hígado. Otra característica del ser humano es que, como en el resto de los mamíferos, las crías son amamantadas y su aprendizaje es estimulado por un largo período de cuidado proporcionado por los padres. Los mamíferos son termorreguladores, tienen pelos y sistemas sensoriales y motores altamente desarrollados.

De unicelulares a multicelulares: células y tejidos

2. La especialización celular surge por un proceso de diferenciación que produce cambios en la forma y la fisiología. Las células se asocian en tejidos; los tejidos forman órganos y éstos integran sistemas que llevan a cabo funciones complejas. El cuerpo humano presenta unos 200 tipos de células diferentes, que forman parte de cuatro tipos de tejidos: epitelial, conjuntivo, muscular y nervioso.
3. La matriz extracelular es el conjunto de materiales localizados fuera de las células. Desempeña un papel muy importante en la organización y la función de los tejidos y los órganos. Es producida y secretada por las células que rodea; también atrae y atrapa sustancias de la sangre. Sus componentes principales son las proteínas fibrosas y la sustancia fundamental, que brindan sostén y protección a las células y les permiten intercambiar sustancias con la sangre. Existen diferentes tipos de matrices que caracterizan a los distintos tipos de tejidos y determinan compartimientos con microambientes funcionales. Durante el desarrollo embrionario, las interacciones entre las células y la matriz intervienen en la regulación de procesos como la diferenciación celular y la morfogénesis. En los tejidos adultos, las interacciones se manifiestan en cambios fenotípicos que contribuyen al mantenimiento de la homeostasis tisular.
4. Las células que forman los tejidos se mantienen unidas entre sí y con la matriz extracelular por medio de tres tipos de uniones: las uniones estrechas, las de anclaje y las comunicantes.

En síntesis *(Cont.)*

5. El tejido epitelial forma una lámina continua que reviste el cuerpo, sus cavidades y el interior y/o exterior de los órganos. Tiene una gran densidad de células y escasa matriz extracelular. Todo lo que entra en el cuerpo e interviene en su metabolismo debe atravesar las células epiteliales, ya que éstas poseen uniones intercelulares estrechas que impiden el tránsito entre ellas. La forma de las células (cuboides, cilíndricas o aplanadas) y la cantidad de capas en que se agrupan determinan el tipo de tejido epitelial resultante. La forma de cada epitelio está en estrecha relación con su función, que puede ser de protección o secretora.
6. La piel es el órgano más grande del cuerpo. Está formada por tejido epitelial (epidermis) y tejido conjuntivo (dermis). La epidermis es la primera barrera de protección contra los microorganismos, la radiación ultravioleta y la pérdida de agua y de compuestos químicos. Actúa como una barrera que contribuye a mantener constante el medio interno. Tiene funciones sensoriales y excretoras a través de las terminaciones nerviosas y las glándulas sudoríparas, respectivamente.
7. El tejido conjuntivo reúne, da apoyo y protege a los otros tipos de tejidos. También tiene funciones metabólicas, por ejemplo, el almacenamiento de grasas como nutrientes de reserva o para aislamiento térmico. Tiene abundante matriz extracelular, que puede ser líquida (sangre, linfa, hemolinfa) o sólida (cartílago, hueso). Si la matriz es sólida, el tipo de fibras y su impregnación o no con sales minerales determinan las características del tejido. El tejido conectivo propiamente dicho llena los espacios entre los tejidos y los órganos, es laxo y pobre en fibras colágenas. El tejido conjuntivo denso tiene una gran cantidad de fibras colágenas y forma tendones, ligamentos y tejidos conjuntivos con propiedades especiales, como el cartílago y el hueso.
8. El tejido cartilaginoso posee células propias (condrocitos). Es resistente pero flexible y constituye el esqueleto de diversos animales o de sus embriones. En el tejido óseo posee tres tipos de células asociadas: los osteoblastos (originan osteocitos y secretan la matriz ósea), los osteocitos (células óseas maduras ubicadas en lagunas, rodeadas por la matriz ósea que ellos mismos secretan y degradan) y los osteoclastos (células multinucleadas fagocíticas, derivadas de la médula ósea) que reabsorben el tejido óseo.
9. El tejido muscular contiene células especializadas en la contracción y existe en dos formas: estriado y liso. Los músculos estriados son los responsables del movimiento del esqueleto y forman la pared del corazón; los músculos lisos forman la pared de los órganos internos. La contracción de las células musculares depende de la interacción de la actina y la miosina. Estas dos proteínas forman las miofibrillas contenidas en el citoplasma celular. En los músculos esquelético y cardíaco, estas proteínas están dispuestas en ensambles regulares, repetidos, que producen las estriaciones características. El músculo liso se contrae con más lentitud que el músculo estriado esquelético y sus contracciones son más prolongadas. El músculo esquelético se contrae a voluntad; el liso y el cardíaco, involuntariamente.
10. La neurona es la unidad funcional del tejido nervioso. Es una célula especializada en la recepción de señales de los ambientes externo e interno, la integración de las señales recibidas y la transmisión de la información integrada a otras neuronas, músculos o glándulas. Las neuronas están acompañadas por las células de la glía, imprescindibles para su funcionamiento correcto. Una neurona típica tiene un cuerpo celular –que contiene el núcleo y la mayor parte de la maquinaria metabólica de la célula–, dendritas –extensiones citoplasmáticas numerosas, cortas y filiformes que junto con el cuerpo celular reciben los estímulos de otras células– y un axón que conduce el impulso nervioso a grandes distancias. Los axones constituyen las fibras nerviosas. Todas las neuronas forman conexiones con otras neuronas (sinapsis). Los nervios son haces de axones pertenecientes a muchas neuronas.

Los órganos y sistemas de órganos

11. En un nivel de organización superior al de tejido, diferentes tipos de tejidos, unidos estructuralmente y coordinados en sus actividades, forman órganos. Los órganos que trabajan juntos en forma integrada, y desempeñan una función particular, constituyen un nivel de organización superior: los sistemas. Los sistemas de órganos, en conjunto, constituyen un organismo viviente que interactúa con el ambiente externo (biótico y abiótico).

Cuestionario

1. En el verano de 1816, Mary Wollstonecraft Godwin y su amante, Percy Shelley, visitaron a Lord Byron en su residencia de Ginebra. Una noche, Byron retó a sus amigos a escribir la más terrorífica historia de fantasmas. Así fue como Mary concibió, y en los dos años siguientes escribió, la novela *Frankenstein* (1818). En esa historia, Víctor Frankenstein arma un cuerpo con tejidos y órganos extraídos de distintos cadáveres, le aplica electricidad y consigue darle vida. ¿Qué comentario crítico se puede realizar a la metodología empleada por Frankenstein a la luz de los actuales conocimientos biológicos?
2. Las células madre obtenidas de personas adultas no presentan tanta flexibilidad como las embrionarias, porque no pueden dar origen a cualquier tipo de célula. Por esta razón, muchos científicos consideran preferible trabajar con células embrionarias. Una forma de obtenerlas es mediante la fecundación de oocitos *in vitro* exclusivamente para este fin y una vez que el cigoto se divide

Cuestionario *(Cont.)*

varias veces se extraen las células madre. Este método implica la destrucción del embrión. Los embriones sobrantes de las fecundaciones *in vitro* solicitadas por parejas que deciden tener hijos de esa forma, son una fuente alternativa de células madre. Este método también implica la destrucción del embrión que, de todas formas, hubiera sido descartado. ¿Cuál es su opinión sobre este tema?

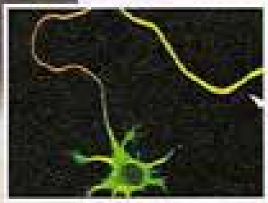
3. Según la ley biogenética de Haeckel (1866), el músculo liso y el músculo cardíaco de los vertebrados deberían estar más estrechamente emparentados entre sí que con las otras formas musculares. Para poner a prueba esta hipótesis, Oota y Saitou (1999) estudiaron las secuencias de aminoácidos de varias proteínas musculares y obtuvieron el árbol filogenético que se observa abajo. ¿Este árbol apoya la hipótesis haeckeliana? (En el trabajo mencionado, los autores distinguen dos tipos de músculo esquelético: el rápido, especializado en movimientos como los de las manos y los ojos, y el lento, especializado en movimientos sostenidos, como la postura).



4. Los ingenieros de tejidos extraen de un organismo donante las células del mismo órgano que quieren hacer crecer *in vitro* (si, por ejemplo, quieren hacer crecer un hígado, extraen células de hígado), las separan y las cultivan en condiciones que favorecen la división celular. Cuando reúnen una cantidad suficiente de células, las depositan sobre un molde que tiene la forma del órgano en cuestión y las dejan crecer hasta que el molde es reemplazado completamente por células.
Suponga que en un futuro no muy lejano, una persona tiene un riñón totalmente dañado. Entonces se dirige a una clínica donde se realiza ingeniería de tejidos para que le hagan un riñón nuevo.
   a. ¿Cuál sería la mejor fuente de las células que se usarán para fabricar el riñón nuevo? ¿Por qué?
   b. ¿Qué requisitos mínimos debería reunir el molde sobre el cual se hará crecer el nuevo órgano?
   c. Dado que las células de riñón del donante sólo darán origen a más células de riñón, ¿qué detalle adicional deberán resolver los ingenieros de tejidos para obtener un órgano viable, en el que todas las células reciban los nutrientes necesarios para mantenerse vivas?

5. En 1912, Alexis Carrel, en la Universidad de Chicago, fue uno de los primeros en establecer un cultivo celular. Esta línea de trabajo fue delegada en Albert Eberling, quien obtuvo el primer cultivo de "células inmortales". El cultivo se inició con un fragmento de corazón de pollo y como medio de cultivo se usaron plasma sanguíneo y líquido embrionario de pollo previamente centrifugados (en una centrífuga precaria). Esta mezcla formaba un coágulo que a los pocos días se llenaba de células. Entonces Eberling separaba una parte del coágulo y le añadía plasma y líquido embrionario frescos y centrifugados. El cultivo se mantuvo en estas condiciones durante años. Un día, una técnica que trabajaba en el laboratorio descubrió que el medio de cultivo contenía células que no pertenecían al fragmento de coágulo transferido. Al investigar lo que pasaba, comprendió que se estaba cometiendo un serio error metodológico. ¿Qué descubrió la técnica?

Capítulo 31



El sistema nervioso: estructura y función

Del cerebro, y nada más que del cerebro, vienen las alegrías, el placer, la risa y el ocio, las penas, el dolor, el abatimiento y las lamentaciones.
HIPÓCRATES

¿Somos realmente aquello que nos dicta el sistema nervioso? ¿Es en el cerebro donde debemos buscar las alegrías y las lamentaciones? Y, más precisamente, ¿es la actividad de las neuronas la que moldea nuestra psique, como propone Sigmund Freud en su *"Proyecto de una psicología para neurólogos?"*

El sistema nervioso del ser humano es uno de los más complejos; sin embargo, su evolución se puede reconstruir analizando los procesos de complejización de los sistemas más simples que lo precedieron en el curso de la historia de la vida. El enorme número de células, la infinidad de conexiones que lo forman y la presencia de propiedades emergentes del sistema como un todo hacen especialmente difícil la comprensión de su funcionamiento global, si bien en las últimas décadas se produjo un avance enorme en este sentido, en particular debido a los adelantos en electrofisiología, biología molecular y diagnóstico por imágenes.

A pesar de su extrema complejidad, todo sistema nervioso se basa en células especializadas, las **neuronas**, unidades morfofuncionales que se comunican entre sí. Las neuronas transmiten señales a otras neuronas y a células efectoras como las musculares y las glandulares a través de uniones conocidas como **sinapsis**, habitualmente por medio de la liberación de transmisores químicos. La comunicación rápida que ofrecen las neuronas y su disposición en redes organizadas son la clave de la integración y el control centralizado que sustenta el estilo de vida activa de los animales.

La evolución de los sistemas nerviosos

Como puede observarse en la figura 31-1, los sistemas nerviosos de los invertebrados tienden a la concentración de tejido nervioso (fig. 31-1). Esta tendencia se acentúa en los organismos vermiformes con simetría bilateral, cuya región anterior está continuamente expuesta a estímulos provenientes desde el ambiente que exploran. La concentración de receptores sensoriales en esa región del cuerpo y la acumulación de células nerviosas encargadas del procesamiento de información sensitiva habría sido favorecida en

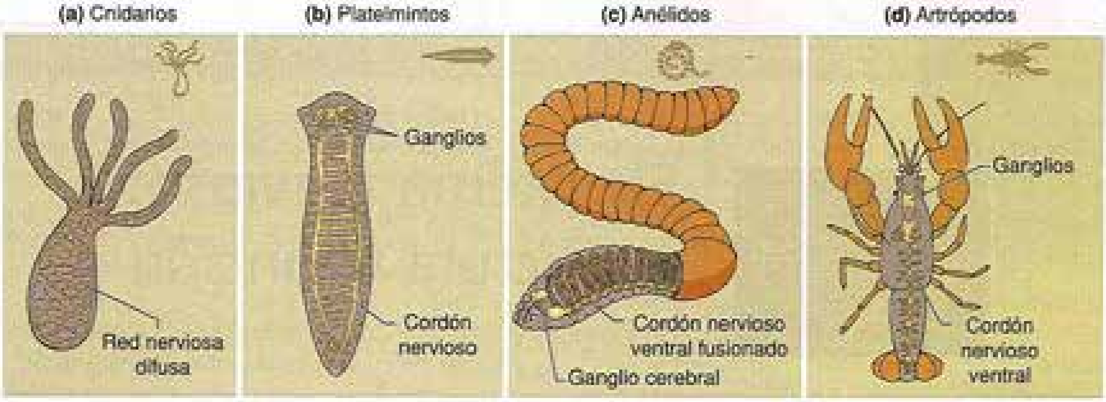


Fig. 31-1. EL SISTEMA NERVIOSO DE ALGUNOS INVERTEBRADOS. ***(a)*** *En el cnidario Hydra, las neuronas forman una red difusa. Reciben información de células sensoriales receptoras dispersas entre las células epiteliales de las superficies interna y externa del animal. Las neuronas estimulan a las células epiteliomusculares que provocan movimientos en la pared corporal.* ***(b)*** *El sistema nervioso de un gusano plano como la planaria es más organizado que el de la Hydra y suministra una coordinación más eficiente que posibilita una movilidad mayor. Parte de la red nerviosa está condensada en dos cordones y hay dos agrupaciones de cuerpos celulares nerviosos, los ganglios cefálicos, en el extremo anterior del cuerpo.* ***(c)*** *En la lombriz de tierra, los dos cordones se encuentran fusionados en un cordón nervioso que corre a lo largo de la superficie ventral del cuerpo. A lo largo de ese cordón hay ganglios, uno por cada segmento del cuerpo. El cordón nervioso termina en dos grandes ganglios dorsales a la altura de la cabeza.* ***(d)*** *Los artrópodos, como el cangrejo de río de Norteamérica, también tienen un cordón nervioso ventral y, además, pueden tener grandes ganglios nerviosos en la región cefálica que forman una especie de cerebro. El sistema nervioso también contiene muchos otros ganglios interconectados por fibras nerviosas que corren a lo largo de la región ventral.*

forma selectiva y dado por resultado el origen de un "cerebro" en la región anterior. Esta tendencia se denomina *proceso de encefalización* o *cefalización*. Así, también quedaría definido un sistema nervioso central constituido por un "cerebro" y un cordón nervioso y un sistema nervioso periférico constituido por filetes nerviosos distribuidos por todo el cuerpo del animal.

Otra característica de la evolución de los sistemas nerviosos es el aumento de su tamaño en relación con el peso corporal y su protección en el interior de estructuras duras como los huesos del cráneo en el caso de los vertebrados. Sin embargo, la capacidad de ejecutar funciones complejas no depende necesariamente del tamaño. Un encéfalo relativamente simple y pequeño puede llevar a cabo un control estricto del cuerpo, como en el *Argentinosaurus*, un dinosaurio de cuello largo. Su cerebro del tamaño de una naranja gobernaba un cuerpo de más de 90 toneladas.

El encéfalo más grande es el de la ballena, que pesa 10.000 gramos, pero representa sólo el 0,02% del peso corporal. En contraste, el encéfalo humano, de unos 1.300-1.500 gramos de peso, si bien es mucho menor en peso absoluto, representa el 2% de nuestro peso corporal. Evolutivamente, el tamaño de la cavidad craneana parece haber operado como un límite físico al aumento del tamaño del cerebro. Sin embargo, en el linaje de los primates, este límite fue superado por el plegamiento de la corteza cerebral. Esta peculiar novedad anatómica permite que una gran superficie de corteza, pero altamente replegada en circunvoluciones, quepa en un volumen relativamente pequeño limitado por el cráneo.

El tamaño de los órganos nerviosos se correlaciona con el número de sus neuronas. El masivo encéfalo humano, de alrededor de 1.400 cm^3, cuenta con cerca de 15.000 millones de neuronas, mientras que la abeja lleva 7.000 neuronas en un cerebro de menos de 1 mm^3. Aun con su pequeño tamaño, además de coordinar todas las acciones necesarias para su vida, el cerebro de la abeja dirige la construcción del panal, las danzas de comunicación en la colmena y reconoce colores y patrones en la naturaleza.

Si bien los organismos más simples carecen de verdaderos sistemas nerviosos desarrollados, todos responden a los estímulos ambientales. Los protozoos tienen receptores en su membrana plasmática que responden a estímulos químicos, que promueven cambios en la dirección de movimiento de sus cilios. Los poríferos, como las esponjas, reaccionan frente a estímulos físicos y químicos alterando el flujo de agua que circula a través de su cuerpo. En los cnidarios, las neuronas forman una red difusa que les permite responder en forma global a estímulos táctiles, que también pueden ser locales. Los gusanos planos tienen una cefalización rudimentaria, con cordones y ganglios en el extremo anterior del cuerpo. En los anélidos y los artrópodos, cordones nerviosos ventrales llevan ganglios repartidos en toda su longitud.

En los vertebrados, el sistema nervioso no es ventral, sino dorsal al tubo digestivo y está notablemente desarrollado. Sus centros principales de procesamiento –la **médula espinal** y el **encéfalo**– están protegidos por los huesos de la columna vertebral y del cráneo. Si bien comparten una estructura primordial común, los sistemas nerviosos de diferentes grupos de vertebrados presentan diferencias relacionadas con la actividad que los animales llevan a cabo. Así, los peces cartilaginosos como los tiburones, de gran actividad locomotora, tienen un cerebelo muy desarrollado. Este órgano es responsable de coordinar el movimiento de los músculos. Los reptiles tienen hemisferios cerebrales y lóbulos ópticos muy desarrollados que controlan, entre otras funciones, el procesamiento sensorial. En las aves, una de las estructuras más complejas del sistema nervioso es el cuerpo estriado, que representa el principal centro integrador de su cerebro, y el cerebelo, que coordina el equilibrio y los movimientos del vuelo, mientras que la principal característica de los mamíferos es el enorme desarrollo de su corteza cerebral relacionada con funciones particularmente complejas como el

procesamiento de grandes cantidades de información y, en los humanos, con el lenguaje articulado y el pensamiento simbólico.

Importancia del sistema nervioso

El aumento de la complejidad que se produjo en los primeros organismos multicelulares, asociado con el correspondiente incremento en sus demandas metabólicas, funcionó como una presión selectiva que promovió una división de trabajo entre sus células. De tal forma, es probable que algunos grupos de células se especializaran en el intercambio de gases, otros en procesar los nutrientes y otros en su distribución. Esta especialización quizás haya llevado en algunos linajes a la formación de tejidos, órganos y, finalmente, sistemas de órganos. En el linaje de los animales, la aparición de sistemas que *coordinaran e integraran* todas las funciones representó una novedad evolutiva muy significativa: el sistema nervioso y el sistema endocrino coordinan los otros sistemas de órganos favoreciendo la optimización, en tiempo y espacio, de los procesos metabólicos del animal y permiten que el organismo funcione como una unidad integrada.

Las funciones de los sistemas endocrino y nervioso difieren en cuanto al tipo de comunicación. Como veremos en el capítulo 34, las glándulas del sistema endocrino envían información a distancia en forma generalizada y a un ritmo lento y, de modo característico, desencadenan una respuesta relativamente lenta, a través de las hormonas. El sistema nervioso, por su parte, a través de la actividad neuronal, se especializa en una comunicación rápida y más puntual, ya que utiliza un lenguaje de tipo eléctrico que permite que una señal recorra en muy poco tiempo distancias tan grandes como la que existe entre el cerebro de una jirafa y uno de sus dedos.

Sin embargo, el sistema nervioso es mucho más que una red de comunicación. Sus principales funciones son:

- coordina e integra todas las funciones, de manera que permite que el organismo funcione como una unidad estructural y funcional;
- sus receptores sensoriales seleccionan información entre la gran cantidad de estímulos que llegan a la superficie corporal y que se generan en el propio cuerpo;
- transmite información procedente desde el ambiente externo e interno;
- integra la información procedente desde los receptores sensoriales que es procesada en los circuitos nerviosos;
- permite la toma de decisiones, mediante las cuales puede canalizarse la información por vías seleccionadas hacia órganos o tejidos específicos en los cuales se ejecuta una respuesta (órganos o tejidos efectores) o, alternativamente, impedir que alcance los efectores;
- almacena información (memoria) acoplada con la posibilidad de recuperar información específica cuando es requerida;
- tiene la posibilidad de modificarse estructural y funcionalmente frente a los cambios y estímulos del ambiente, lo cual contribuye al aprendizaje;
- ciertos componentes o circuitos de células nerviosas pueden generar patrones de actividad que contribuyen al comportamiento global del animal.

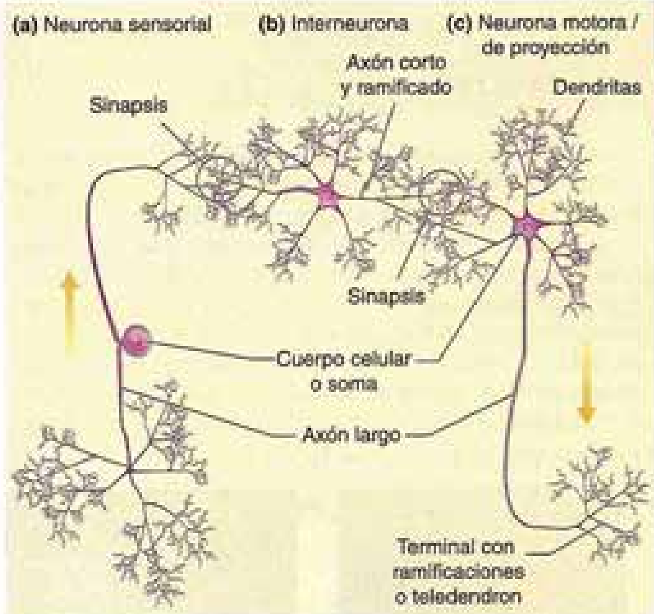


Fig. 31-2. LA NEURONA. *Tres de las muchas diferentes formas características de las neuronas de los vertebrados.* ***(a)*** *En las neuronas sensoriales, en este caso una neurona bipolar, transmiten impulsos desde los receptores sensoriales hacia el sistema nervioso central; el cuerpo celular con frecuencia sobresale a un costado del axón largo que se ramifica en ambos extremos. Todas estas neuronas forman conexiones –las sinapsis– con otras neuronas.* ***(b)*** *Algunas interneuronas, localizadas en regiones particulares del sistema nervioso central, tienen un sistema complejo de dendritas y un axón corto con ramificaciones, o carecen de axón. Intervienen en el establecimiento de circuitos nerviosos que procesan la información entrante.* ***(c)*** *Las neuronas motoras y las de proyección se caracterizan por tener un cuerpo celular con numerosas dendritas y un axón largo, con ramificaciones en su extremo. Las flechas indican el sentido del flujo de información desde la entrada sensitiva (aferente) hacia la zona de procesamiento y luego, la salida motora (eferente).*

Niveles de organización

Figura interactiva

La neurona: la unidad estructural y funcional del sistema nervioso

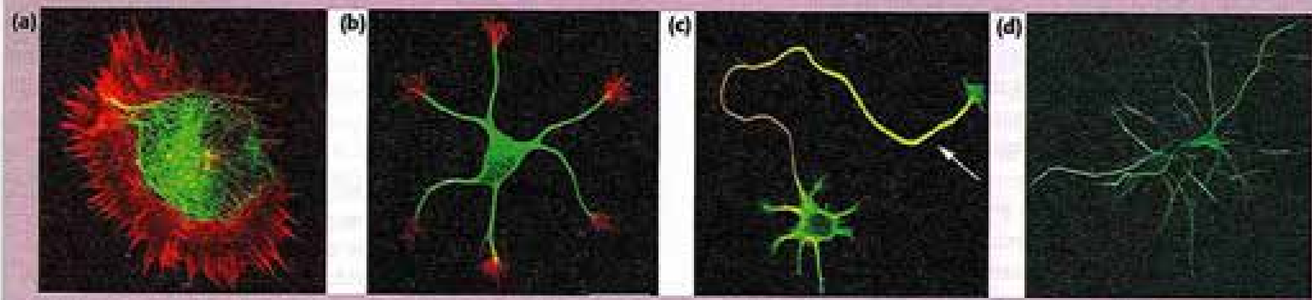
Como vimos en el capítulo 30, las células nerviosas o neuronas están formadas por un cuerpo o **soma** que contiene al núcleo. El soma presenta múltiples prolongaciones cortas, las **dendritas**, y una prolongación extensa, el **axón**. Las neuronas reciben *información* a través de sus dendritas. Esta información se procesa en el soma y se conduce a lo largo del axón hasta la siguiente sinapsis con otra neurona (fig. 31-2). Una gran cantidad de neuronas están rodeadas y protegidas por las **células de la glía** o **neuroglía** que tienen un papel fundamental en el desempeño de sus funciones. Además de proveer la **vaina de mielina** que, como veremos, acelera la transmisión de las señales a través de las neuronas, las células de la glía actúan como tejido de sostén, facilitan la nutrición de las neuronas y la eliminación de sus desechos metabólicos, contribuyen a su defensa y actúan como guías para el desarrollo neuronal. Así, en el cerebro del embrión-feto se van formando cordones de células de la glía, que sirven como guías de las neuronas que

Historia de la biología
Anatomía y fisiología - 1889

Recuadro 31-1

Cultivo de neuronas

Si se toma un trozo de tejido de un embrión, se disocia en células aisladas y se "siembra" en una cápsula para cultivo, comienza a tener lugar una serie de acontecimientos característicos. Primero, las células sufren un período de división rápida, llamada fase de crecimiento logarítmico. Luego, cuando logran una confluencia y forman contactos unas con otras, el índice de división disminuye y comienza la expresión del programa de diferenciación característico del tejido que le dio origen. Así, las células embrionarias que darán origen al músculo esquelético adquieren una morfología ahusada, con las estriaciones que lo caracterizan, las células epiteliales comienzan a unirse entre sí mediante complejos de uniones típicos, las células cardíacas comienzan a latir espontáneamente, pero la situación cambia con el tejido nervioso. Cuando las células de cerebros de embriones se disocian y se siembran en una cápsula de cultivo, estas neuronas ya han completado sus fases de división celular *in situ*, o sea, en el embrión, e incluso ya han extendido sus procesos, han formado sinapsis unas con otras y son activas eléctricamente. Por lo tanto, cuando se cultivan, ya no son capaces de dividirse, pero pueden adquirir *in vitro* el fenotipo neuronal que las caracteriza, con la emisión de prolongaciones que luego se diferenciarán en dendritas y axón. Esto hace que el cultivo de neuronas sea especialmente diferente del de otros tipos celulares.



Desarrollo de una neurona: ***(a)*** *Estadio 1. Neurona apolar adherida al sustrato, media hora después de la siembra. Inicialmente las células están rodeadas por un velo rico en filamentos de actina (rojo) y la red de microtúbulos (verde).* ***(b)*** *Estadio 2. Formación de los procesos menores o neuritas. En rojo se marcan los filamentos de actina y en verde los microtúbulos.* ***(c)*** *Estadio 3. Una de las neuritas comienza una fase de elongación rápida y se convierte en el axón de la neurona.* ***(d)*** *Estadio 4. Varios días más tarde se desarrollan las dendritas desde los procesos menores remanentes.*

se están diferenciando en el proceso de migración hacia su lugar definitivo. Durante el desarrollo embriológico y la diferenciación neuronal, el fenotipo de las neuronas, sus moléculas de superficie, así como los receptores y transmisores que sintetizarán, están determinados por interacciones complejas, tanto genéticas como epigenéticas (ambientales) (recuadro 31-1, *Cultivo de neuronas*).

En los vertebrados, al igual que en los invertebrados, los cuerpos o somas de las células nerviosas a menudo se encuentran agrupados en **ganglios** en el sistema nervioso periférico y en **núcleos** en el sistema nervioso central. Los axones, a su vez, se agrupan formando **nervios** en el sistema nervioso periférico y **haces** o fascículos en el sistema nervioso central (véase pág. 615, El sistema nervioso de los vertebrados).

Hay cuatro tipos básicos de neuronas (véase fig. 31-2):

- las **neuronas sensoriales**, que reciben información sensorial desde receptores y la transmiten ingresándola en el sistema nervioso central;
- las **interneuronas**, que transmiten señales dentro del sistema nervioso central y forman circuitos neuronales;
- las **neuronas de proyección**, que retransmiten señales desde un punto a otro dentro del sistema nervioso central, y
- las **neuronas motoras**, que transmiten señales fuera del sistema nervioso central hacia los efectores: músculos y glándulas.

Las neuronas motoras son *eferentes*, de modo que llevan señales "hacia la periferia", mientras que las neuronas sensoriales son *aferentes*, es decir que llevan señales "hacia el centro".

Las neuronas pueden transmitir y procesar información utilizando principalmente dos tipos de señales: bioeléctricas y químicas.

- *Señales bioeléctricas*. Como veremos, son producidas por el movimiento de iones a través de la membrana plasmática de la neurona. Este movimiento genera corrientes eléctricas que pueden variar en el tiempo y transmitirse por la superficie de la neurona.
- *Señales químicas*. La gran mayoría de las neuronas no son continuas, sino *contiguas*, es decir que hay un espacio o brecha entre una neurona y otra. En cada neurona la información se conduce eléctricamente, pero al llegar al final de la célula se liberan moléculas denominadas **transmisores nerviosos**, que constituyen una señal química para la neurona receptora. De esta manera se realiza la sinapsis, proceso en el que se transfiere información a la o las células contiguas.

Además, dentro de la neurona se produce un flujo por el cual se movilizan moléculas a lo largo del axón que de una forma u otra trans-

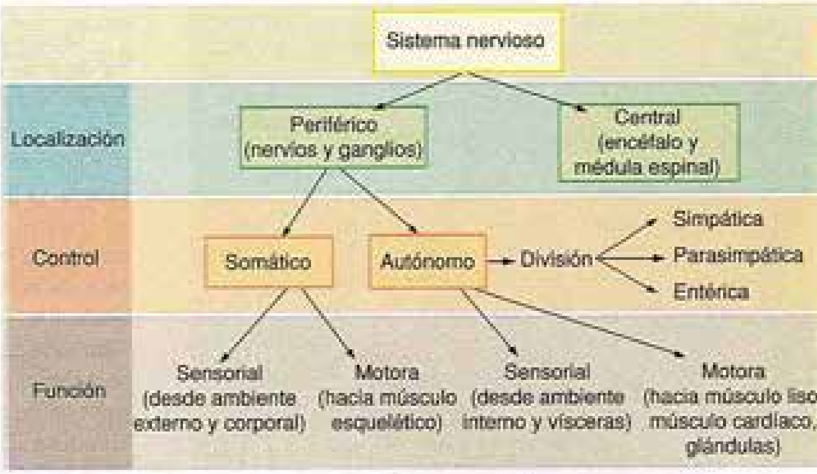


Fig. 31-5. SUBDIVISIONES DEL SISTEMA NERVIOSO DE LOS VERTEBRADOS. *El sistema nervioso de los vertebrados se compone de dos partes: el sistema nervioso central, contenido en el cráneo y la columna vertebral, y el sistema nervioso periférico, localizado fuera de la protección ósea.*

Galería de imágenes

miten información. También, varias sustancias y virus pueden viajar desde un punto a otro del sistema nervioso, incluso traspasando sinapsis.

El sistema nervioso de los vertebrados

Si bien Aristóteles creía que la función del cerebro era refrigerar la sangre, otros pensadores griegos, entre ellos Alcmeón y, especialmente, Hipócrates, quienes vivieron alrededor de los años 500 y 400 a. C., respectivamente, consideraban que este órgano era la sede de las facultades mentales.

En la actualidad, el sistema nervioso se conoce con mucho más detalle y aún son innumerables las preguntas sin respuesta. En el sistema nervioso de los vertebrados se pueden reconocer dos regiones principales: el **sistema nervioso central (SNC)**, formado por el encéfalo y la médula espinal, y el **sistema nervioso periférico (SNP)**, formado por las vías sensitivas y motoras que se distribuyen por todo el cuerpo (fig. 31-5).

Los nervios que forman al sistema nervioso periférico llevan información desde el ambiente interno y externo hacia el sistema nervioso central, y desde éste a los efectores musculares y glandulares. Desde el punto de vista funcional y de relación, en el sistema nervioso periférico se pueden reconocer dos subsistemas:

- El **SNP somático** (SNS) recoge información sensitiva desde los receptores sensoriales que captan estímulos desde el exterior y desde las articulaciones y músculos del cuerpo y, por otro lado, envía información motora hacia los músculos esqueléticos. Este subsistema permite la relación y la interacción del animal con el ambiente externo.
- El **SNP autónomo** (SNA) se relaciona fundamentalmente con la actividad visceral y la regulación homeostática del medio interno. Posee dos divisiones principales: una **división simpática**, que prepara al cuerpo para la acción y una **división parasimpática**, que interviene en la restauración corporal. Una tercera división es la **división entérica**, que regula el funcionamiento autónomo del sistema digestivo.

Por lo tanto, las salidas motoras que alcanzan a los efectores del cuerpo a través de los *nervios eferentes* provienen desde:

a. el SNS que controla voluntariamente los músculos esqueléticos, a excepción de las respuestas reflejas que son involuntarias, y
b. el SNA que controla en forma involuntaria el músculo liso –como el del tubo digestivo–, el músculo cardíaco y las glándulas.

Del mismo modo, los ingresos sensoriales provienen desde ambos subsistemas a través de los *nervios aferentes* (véase fig. 31-3).

El sistema nervioso central: médula espinal y encéfalo

La médula espinal actúa como un enlace entre el encéfalo y el resto del cuerpo, al transmitir información en ambos sentidos; también posee algunos circuitos que controlan la locomoción, los esfínteres, ciertos reflejos y otras funciones. En los seres humanos, es un cilindro delgado con un grosor aproximado al del dedo meñique (fig. 31-4) que tiene dos áreas principales claramente visibles en un corte transversal: un área central de **sustancia gris** y un área periférica de **sustancia blanca**. La sustancia gris de la médula consiste fundamentalmente en interneuronas, cuerpos celulares y dendritas de neuronas motoras y células de la glía. La sustancia blanca está formada por haces de axones mielínicos (la mielina posee un color blanco grisáceo) que corren en sentido longitudinal a través de la médula espinal.

La médula espinal se continúa con el encéfalo, que comprende el cerebro, el diencéfalo, el cerebelo y el tronco o tallo cerebral (o encefálico). El tronco cerebral está formado por el mesencéfalo, la protuberancia y el bulbo raquídeo (véase cap. 33, fig. 33-3); contiene haces de fibras que conducen señales hacia la médula espinal y desde allá también cuerpos celulares de neuronas cuyos axones forman 10 de los 12 nervios craneales, los cuales traen información desde receptores sensoriales y, por otro lado, inervan los músculos y las glándulas de la cabeza y de las vísceras. Además, dentro del tronco cerebral hay núcleos que comandan algunas funciones reguladoras automáticas importantes, como el control de la respiración, de la frecuencia cardíaca y de la presión sanguínea. El cerebelo, estructura que se encuentra en la parte posterior y basal del encéfalo, se relaciona con el equilibrio y la coordinación motora, entre sus muchas otras funciones.

Historia de la biología
Anatomía y fisiología · 280 a.C.

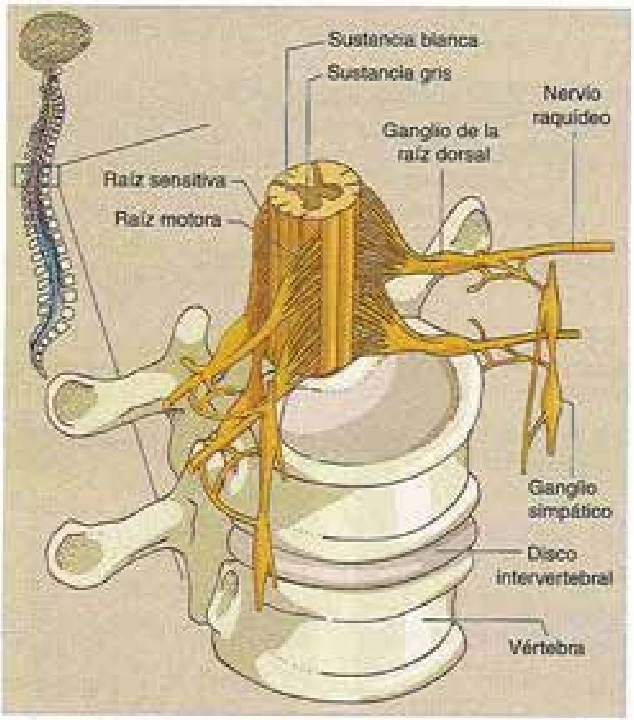


Fig. 31-4. LA MÉDULA ESPINAL. *Una porción de la médula espinal y de la columna vertebral humana (en vista lateroventral). Cada nervio espinal se divide en dos haces de fibras, la raíz dorsal sensitiva y la raíz ventral motora, en la columna vertebral. La raíz sensorial se conecta dorsalmente con la médula; los cuerpos celulares de las neuronas sensoriales se encuentran en los ganglios de la raíz dorsal. La raíz motora se conecta ventralmente con la médula espinal; los cuerpos celulares de las neuronas motoras se encuentran en la propia médula espinal. Los ganglios simpáticos, que forman una cadena cercana a la médula espinal, son parte del sistema nervioso autónomo. La sustancia gris con forma de mariposa, que se encuentra dentro de la médula espinal, está compuesta principalmente de interneuronas, cuerpos celulares de neuronas motoras y de células de la glía. La sustancia blanca que la rodea consiste en axones ascendentes y descendentes cubiertos con mielina (sustancia lipídica de color gris blancuzco).*

El **diencéfalo** es una región fundamental en lo que hace al procesamiento de información, la regulación de las funciones viscerales y endocrinas y en la regulación de los ritmos biológicos (véase cap. 34, ensayo 34-1). En los vertebrados, el cerebro se ve claramente diferenciado en dos **hemisferios cerebrales**, derecho e izquierdo. En la mayoría de los vertebrados, la sustancia gris recubre a los hemisferios cerebrales (corteza cerebral) y la sustancia blanca es interna. En el cerebro se realiza el principal procesamiento sensitivo de la información entrante y en él se generan las salidas motoras que controlan a los músculos corporales.

El sistema nervioso central se encuentra protegido no sólo por el cráneo y la columna vertebral, sino también por capas de membranas llamadas **meninges** y está bañado por el **líquido cefalorraquídeo** (LCR). Este líquido rodea al encéfalo y la médula espinal y circula por canales y ventrículos. Así, los *ventrículos* forman parte de un sistema de cavidades en el interior del encéfalo y de la médula espinal, comunicados por canales, cuyo líquido lleva nutrientes y linfocitos del sistema inmunitario a diferentes partes del sistema nervioso central. El líquido cefalorraquídeo actúa también como un amortiguador de impactos.

La capacidad funcional de las neuronas del sistema nervioso central depende del ambiente químico (pH, iones, etc.) que las rodea. La *barrera hematoencefálica* y la *barrera hematocefalorraquídea* regulan el pasaje de sustancias desde la circulación sanguínea al tejido nervioso y al líquido cefalorraquídeo, proveyendo una protección adicional al sistema. La barrera hematoencefálica está formada por las paredes de los capilares sanguíneos que irrigan el tejido nervioso y las numerosas prolongaciones de ciertas células de la glía, los astrocitos. De esta manera, los astrocitos se comunican por un lado con el capilar y, por el otro, con las neuronas o el compartimiento extracelular, al actuar como "filtro" que permite o impide el intercambio de ciertas sustancias desde la sangre. La barrera hematocefalorraquídea está formada por las paredes de los capilares sanguíneos y el epitelio de los plexos coroideos, estructuras ubicadas en los ventrículos del encéfalo que secretan activamente líquido cefalorraquídeo.

Muchas sustancias no pueden atravesar la barrera hematoencefálica, entre ellas, grandes proteínas y ciertos fármacos dirigidos al cerebro. Por esa razón, en muchos casos, en lugar de los fármacos activos se administran sus precursores, que pueden atravesarla. Un ejemplo es la *levodopa*, un precursor del transmisor nervioso dopamina que se usa para tratar la enfermedad de Parkinson. Este fármaco, a diferencia de la dopamina (cuya deficiencia en el cerebro es parte del cuadro de la enfermedad), atraviesa con facilidad la barrera hematoencefálica. Una vez que alcanza el sistema nervioso central, el precursor es procesado químicamente y se convierte en la molécula funcional.

El sistema nervioso periférico: vías sensitivas y motoras

El sistema nervioso periférico está constituido por nervios y ganglios que se distribuyen entre el sistema nervioso central y el resto de los tejidos y órganos del cuerpo. Los axones de las neuronas sensoriales y de las motoras forman, desde el sistema nervioso central, una serie de nervios:

- los **nervios craneales**, que se conectan directamente con el encéfalo (como el nervio óptico, el nervio trigémino o el nervio vago). Son doce pares en la mayoría de los vertebrados, incluido el hombre. Algunos de estos nervios son sólo sensitivos, otros únicamente motores y otros mixtos.
- los **nervios espinales** o **raquídeos**, que se conectan con la médula espinal. En los vertebrados, su número es variable: en las ranas hay 10, en el hombre 31, en el perro 36, en el gato 38, en el caballo 42. Todos los pares de nervios espinales son mixtos (sensitivos y motores).

Los pares de nervios espinales entran y salen de la médula a través de espacios entre las vértebras (véase fig. 31-4). Las fibras motoras de cada par inervan los músculos de un área diferente del cuerpo y las fibras sensitivas reciben señales de los receptores sensoriales de la misma área. Las lesiones en la médula espinal eliminan la sensibilidad e impiden el control motor de las áreas ubicadas en la zona inferior a la lesión, ya que la información periférica no puede llegar al cerebro, donde es procesada, así como la señal cerebral no puede llegar hasta los efectores a través de la zona dañada.

Las fibras motoras y sensitivas de los nervios espinales se separan unas de otras cerca de la médula espinal. Los cuerpos celulares de las neuronas sensoriales están en los ganglios de la raíz dorsal, por fuera

de la médula espinal. Estas neuronas son bipolares, es decir, establecen dos conexiones principales a partir del soma: una conexión con la periferia (piel, músculos, etc.) y otra con la zona dorsal de la médula espinal. Allí, en la sustancia gris medular, establecen sinapsis con neuronas de proyección, interneuronas o neuronas motoras, o bien ascienden hacia el cerebro por cordones de la sustancia blanca. Las fibras de las neuronas motoras emergen de la zona ventral de la sustancia gris medular, en donde se ubican sus cuerpos celulares, los cuales a su vez reciben señales de las neuronas de proyección, de las interneuronas y de las neuronas sensoriales.

El arco reflejo: la unidad básica de procesamiento nervioso

Los cuatro tipos de neuronas mencionadas con frecuencia están interconectadas en los llamados **arcos reflejos** (fig. 31-5), que permiten respuestas rápidas y eficientes.

Como vimos en la figura 30-12 (cap. 30), si por ejemplo nos pinchamos al caminar, automáticamente retiramos el pie, sin necesidad de pensar en ello. Casi al mismo tiempo, el cerebro toma conciencia de lo que ha ocurrido y adopta alguna medida o comportamiento posterior. En un arco reflejo espinal, el estímulo recibido por un receptor es conducido por una neurona sensorial a la médula espinal. Allí hace sinapsis con una neurona motora (*reflejo monosináptico*), o bien primero hace sinapsis con una o más interneuronas, como en el caso de que el estímulo sea el calor, y luego con una neurona motora (*reflejo polisináptico*). Una vez realizado este *procesamiento sináptico* medular, el arco reflejo se completa con la neurona motora que activa al efector que lleva a cabo la acción refleja. Simultáneamente, las neuronas de proyección conducen la información concerniente al hecho a otras partes del sistema nervioso central, donde es procesada.

Las acciones reflejas son respuesta básicas, involuntarias, innatas (no aprendidas, que tienen una base genética) y estereotipadas (siempre operan del mismo modo), y de alto valor adaptativo ya que les permiten a los animales dar respuestas seguras a estímulos generalmente nocivos, que garantizan la supervivencia del individuo.

Los subsistemas somático y autónomo: control voluntario e involuntario

El sistema nervioso puede ejercer un control "voluntario", a través del cual un animal comanda a voluntad, en forma consciente, el movimiento de los músculos esqueléticos. Este control es llevado a cabo por el sistema nervioso periférico somático (SNS). Por otra parte, el control "involuntario" del músculo cardíaco, las glándulas y el músculo liso, como el que se encuentra en las paredes de los vasos sanguíneos y en los sistemas digestivo, respiratorio, excretor y reproductor, está a cargo del sistema nervioso periférico autónomo (SNA). La distinción entre "voluntario" e "involuntario" puede llevar fácilmente a equívocos: los músculos esqueléticos del sistema somático también se mueven de manera involuntaria en una acción refleja, mientras que ciertos estados de ánimo o incluso entrenamientos como el yoga pueden modificar voluntariamente funciones reguladas por el sistema autónomo.

Anatómicamente, las neuronas motoras del sistema nervioso somático son distintas y están separadas de las del sistema nervioso autónomo, aunque los axones de ambos tipos pueden encontrarse dentro del mismo nervio craneal o espinal. Los cuerpos celulares de las

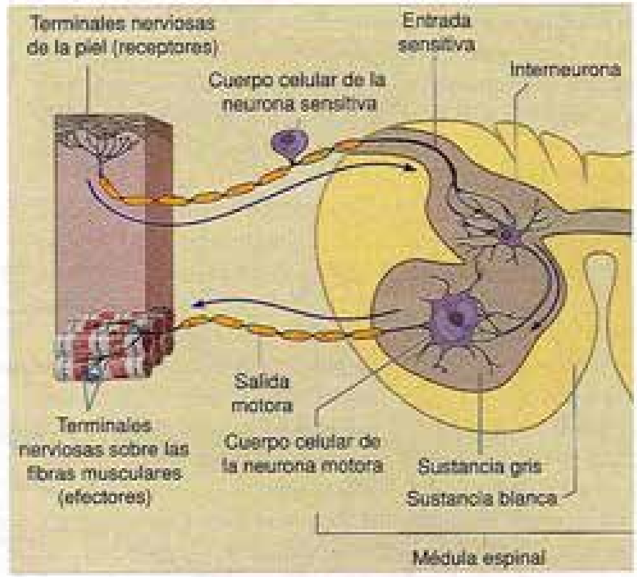


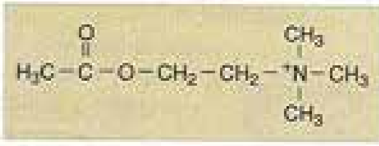
Fig. 31-5. UN ARCO REFLEJO POLISINÁPTICO. *En este ejemplo, las terminales nerviosas libres de la piel (receptores), cuando se estimulan de manera apropiada, generan señales nerviosas que son conducidas de forma aferente a lo largo de la neurona sensorial hacia una interneurona en la sustancia gris de la médula espinal. La interneurona transmite la señal (a través de una sinapsis) a una neurona motora. Como consecuencia de la estimulación de la neurona motora, las fibras musculares (efectores) se contraen generando una respuesta. Los neuronas de proyección, que no se muestran aquí, también son estimuladas por la interneurona y llevan la información sensorial al encéfalo.*

neuronas motoras del sistema somático están localizados dentro del sistema nervioso central y los largos axones corren sin interrupción hacia los músculos esqueléticos.

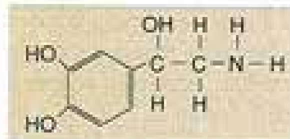
Las vías del sistema nervioso autónomo también incluyen axones que se originan en cuerpos celulares que están dentro del sistema nervioso central, pero estos axones habitualmente no realizan todo el recorrido hasta los órganos blanco o efectores, sino que hacen sinapsis por fuera del sistema nervioso central con neuronas motoras que luego inervan los efectores. Estas sinapsis ocurren dentro de *ganglios autónomos*. Así, las neuronas del sistema nervioso autónomo cuyos axones emergen del sistema nervioso central y terminan en los ganglios se llaman *preganglionares*, mientras que aquellas cuyos axones emergen de los ganglios y terminan en los efectores se denominan *posganglionares*.

Otra diferencia importante entre estos subsistemas es que, en los vertebrados, el sistema somático puede estimular o no a un efector, pero no puede inhibirlo. En contraste, el sistema autónomo es capaz de estimular o inhibir la actividad de un efector. Por otro lado, ambas partes del sistema nervioso periférico transmiten información sensorial aferente. El sistema nervioso autónomo recibe información sensorial principalmente desde receptores sensoriales que detectan cambios en las vísceras y en el interior del cuerpo, como los cambios en la presión sanguínea, en la temperatura, etc. Estas neuronas intervienen en *reflejos viscerales* similares al que se muestra en la figura 31-5. Las características de las vías sensitivas del sistema nervioso somático se comentarán en el capítulo 32.

Acetilcolina



Noradrenalina



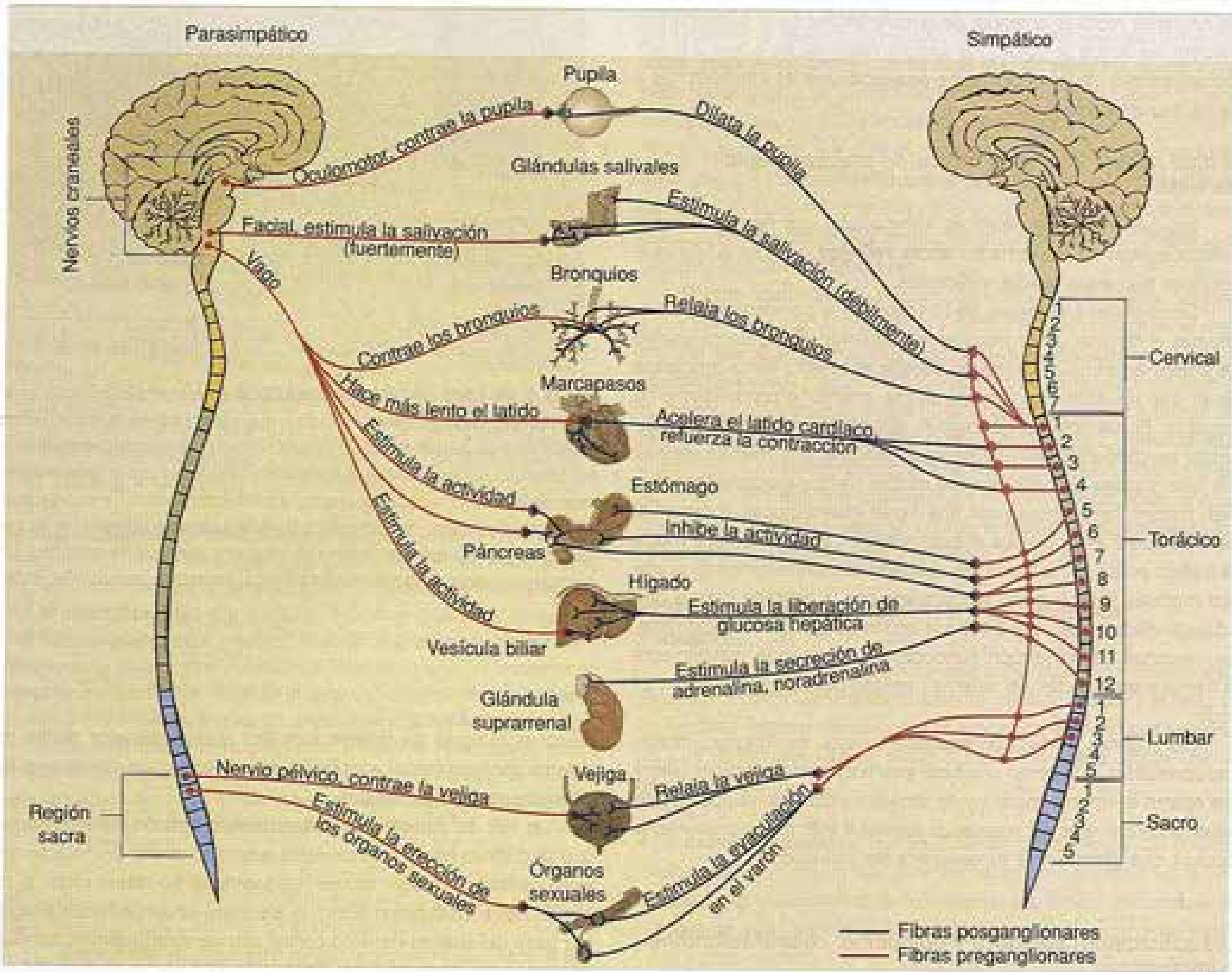


Fig. 31-4. EL SISTEMA NERVIOSO AUTÓNOMO. *Comprende los subsistemas simpático y parasimpático. Las fibras preganglionares del sistema nervioso parasimpático salen del tronco cerebral y de la región sacra de la médula espinal y establecen sinapsis colinérgicas –en las que el neurotransmisor es la acetilcolina– con las neuronas posganglionares en los órganos blanco o cerca de ellos. El sistema nervioso simpático se origina en las regiones torácica y lumbar. Las fibras preganglionares de la división simpática hacen sinapsis colinérgicas con las neuronas posganglionares en la cadena de ganglios simpáticos o en otros ganglios, como el ganglio celíaco. En el sistema nervioso parasimpático, el principal neurotransmisor en la sinapsis a nivel del efector es la acetilcolina. El neurotransmisor que participa en la sinapsis a nivel del efector en el sistema nervioso simpático es habitualmente la noradrenalina. La noradrenalina y la adrenalina también son secretadas por la médula de la glándula suprarrenal. La mayoría de los órganos internos reciben doble inervación, simpática y parasimpática, que en conjunto actúan regulando la homeostasis del medio interno y, en el caso del simpático, preparando al organismo para la acción.*

Sistema nervioso autónomo: simpático y parasimpático

El sistema nervioso autónomo posee una división simpática y una división parasimpática. Estas divisiones deben su nombre a la palabra griega *pathos*, que significa sufrimiento o sensación. Las dos divisiones del sistema nervioso autónomo se diferencian por su anatomía, su función y por los transmisores químicos involucrados en su función. La *noradrenalina* es el principal neurotransmisor posganglionar del sistema simpático y la *acetilcolina* lo es del parasimpático.

Las divisiones simpática y parasimpática tienen un efecto generalmente antagónico sobre la mayoría de los órganos internos, los cuales están inervados por axones de ambos sistemas (fig. 31-6). Las funciones viscerales y la regulación homeostática del cuerpo dependen,

principalmente, de la cooperación de estas divisiones del sistema autónomo y de la actividad de las glándulas endocrinas.

La división simpática prepara el cuerpo para la acción y media la respuesta al estrés. La respuesta que produce suele generalizarse como "de lucha o huida". Por ejemplo, los aspectos físicos del miedo –aumento de las frecuencias cardíaca y respiratoria, entre otros– son el resultado de un aumento en la descarga de neuronas del sistema simpático, que también hace que los vasos sanguíneos de la piel y del tubo digestivo se contraigan. Esta contracción incrementa el retorno de la sangre al corazón, lo cual eleva la presión sanguínea y permite que más sangre sea enviada a los músculos, el corazón y el cerebro. También se dilatan las pupilas y los músculos unidos a los folículos capilares de la piel se contraen (es probable que esto sea un legado de nuestros antecesores con pelaje, que así erizados parecían de mayor tamaño y más feroces). El movimiento rítmico del intestino se detiene y los esfínteres se relajan. Estas reacciones inhiben las operaciones digestivas, pero la relajación de los esfínteres también puede, en casos extremos, tener la consecuencia desconcertante de permitir la defecación o la micción involuntarias. Frente a la estimulación simpática, la médula suprarrenal secreta *adrenalina* que, junto con otras hormonas, causa la liberación de grandes cantidades de glucosa del hígado en el torrente sanguíneo (véase cap. 34, fig. 34-11) que resulta una fuente de energía suplementaria para los músculos. Como consecuencia de esta constelación de respuestas, el cuerpo como un todo está preparado para "luchar o huir" o, cuando menos en los seres humanos, para una acción que habría sido apropiada en alguna etapa más temprana de nuestra evolución cultural.

La división parasimpática, por el contrario, regula primariamente las actividades restauradoras del cuerpo; es particularmente activa, por ejemplo, después de una comida copiosa o después del orgasmo. La estimulación parasimpática disminuye la frecuencia cardíaca, incrementa los movimientos del músculo liso de la pared intestinal y estimula la secreción de las glándulas salivales y de las glándulas digestivas del estómago.

Las funciones de las divisiones simpática y parasimpática no siempre son antagónicas. Ambos sistemas colaboran en algunas respuestas, como la secreción salival y la respuesta sexual masculina.

Algunos autores consideran una tercera división en el sistema nervioso autónomo, la división entérica. Ésta es una importante red neuronal (con un número de neuronas igual al de la médula espinal) que se encuentra en las paredes del tubo digestivo. Se subdivide en un **plexo submucoso**, que regula la secreción y la absorción en las paredes digestivas, y en un **plexo muscular**, que controla los movimientos del tubo digestivo. La división entérica está modulada por el resto del sistema nervioso autónomo y el perfecto estado funcional de esta división asegura el desarrollo correcto de los procesos digestivos.

El impulso nervioso: una corriente de información

Como vimos en el capítulo 1, una de las características de los seres vivos es la irritabilidad, es decir, la capacidad de responder a un estímulo. En algunos grupos de organismos, un grupo de células especiales, además, forman *tejidos excitables* capaces de responder a los estímulos y transmitir la respuesta generada. Los tejidos nervioso y muscular poseen esta propiedad y su excitabilidad depende de los cambios eléctricos que se producen a través de su membrana plasmática. Así, el *potencial eléctrico de membrana* (véase cap. 3, La tendencia a alcanzar estados estacionarios) puede permanecer constante en el tiempo o puede variar y conducirse de un lado a otro de las células excitables como un **impulso nervioso**.

Hace más de 200 años, Luigi Galvani (1737-1798) observó que el paso de una corriente eléctrica a lo largo del nervio de una pata de rana hacía que el músculo se contrajera; llamó a este fenómeno "electricidad animal". Desde entonces, la conducción nerviosa se asocia con fenómenos bioeléctricos.

En la actualidad, sabemos que una carga eléctrica en el espacio posee cierta capacidad de desplazarse y realizar trabajo eléctrico. Esta capacidad se denomina **potencial eléctrico**. Si el potencial eléctrico es distinto en dos regiones del espacio, es posible medir una *diferencia de potencial* (ΔV) entre ellas. Por ejemplo, entre los bornes de una batería de automóvil se registra una diferencia de potencial eléctrico de 12 voltios (V) y entre los polos de un tomacorriente, esa diferencia puede ser de 110 o de 220 V. Si además de la diferencia de potencial eléctrico tenemos en cuenta la separación entre ambas regiones, es posible calcular el *gradiente de potencial eléctrico* que, como vimos en el capítulo 3, constituye la *fuerza impulsora* del movimiento de cargas eléctricas.

Los materiales que permiten el movimiento de las partículas cargadas, como un alambre de cobre o una solución que contenga iones, se conocen como *conductores*. Los materiales que no permiten el movimiento de las partículas cargadas, como la grasa, la goma o la mielina, se conocen como *aislantes*.

El potencial de membrana y las señales eléctricas

Hacia finales del siglo XIX se consideraba que el impulso nervioso era una corriente eléctrica –o sea, un flujo de cargas eléctricas impulsado por un gradiente de potencial eléctrico– que discurría a lo largo de un axón del mismo modo que los electrones fluyen a lo largo de un cable. Sin embargo, este modelo no resistió un examen crítico.

Pero en la primera parte del siglo XX, cuando fue posible registrar los cambios en el potencial eléctrico de una neurona individual, se resolvieron muchos interrogantes acerca de la naturaleza del impulso nervioso. El primer organismo utilizado como modelo en los estudios de las señales eléctricas en el sistema nervioso fue el calamar, elegido por sus neuronas motoras de grandes axones (fig. 31-7).

Las mediciones de diferencia de potencial eléctrico dentro de un axón se hacen con *microelectrodos* lo suficientemente pequeños como para penetrar en una célula viva sin dañarla gravemente. Los microelectrodos se utilizan de a pares y están conectados con un voltímetro muy sensible (osciloscopio), que mide la diferencia de potencial eléctrico (en el orden de los milivoltios –mV–) en función del tiempo (en el orden de los milisegundos –ms–).

Cuando ambos microelectrodos están fuera de la neurona, no se registra diferencia de potencial eléctrico ($\Delta V = 0$ mV) (fig. 31-8a). Sin embargo, cuando un microelectrodo se introduce en el axón, se observa que hay una diferencia de potencial eléctrico entre el medio intracelular y el extracelular de alrededor de 70 mV, donde el interior es negativo con respecto al exterior ($\Delta V = -70$ mV). Por convención, se considera al medio extracelular con un potencial eléctrico = 0 V. Esta diferencia de potencial se denomina **potencial de membrana** (fig. 31-8b). El mismo experimento realizado en un glóbulo rojo arroja un valor de −9 mV y en una célula vegetal, de −180 mV, valores que se mantienen casi constantes durante la vida de estas células.

Historia de la biología
Anatomía y fisiología - 1766

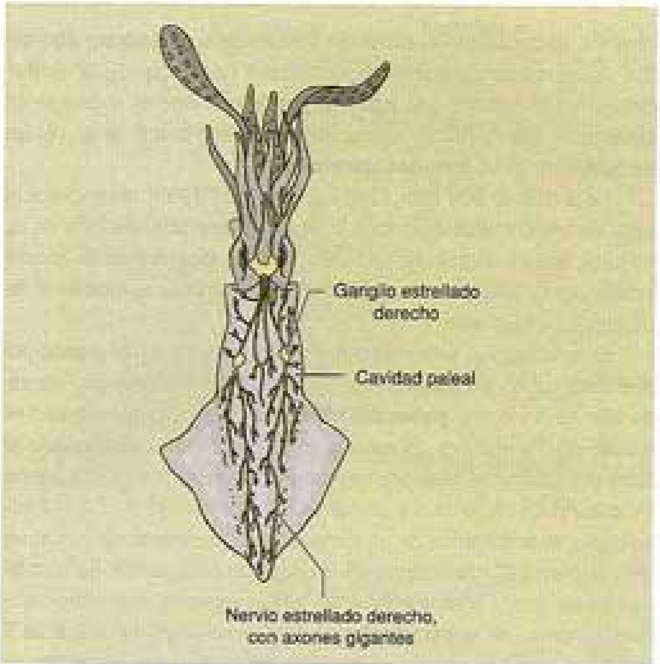


Fig. 31-7. EL CALAMAR Y SUS AXONES GIGANTES. *El calamar es uno de los modelos principales de la investigación acerca del impulso nervioso. Los nervios estrellados contienen los axones gigantes que se usaron en todos los estudios tempranos de neurofisiología. Los axones gigantes inervan músculos en la pared del manto; contracciones poderosas de estos músculos dan por resultado la expulsión rápida de agua de la cavidad del manto que produce la respuesta de escape. En cualquier ejemplar bien conservado de calamar se puede observar a simple vista el axón gigante, que corre a lo largo del cuerpo.*

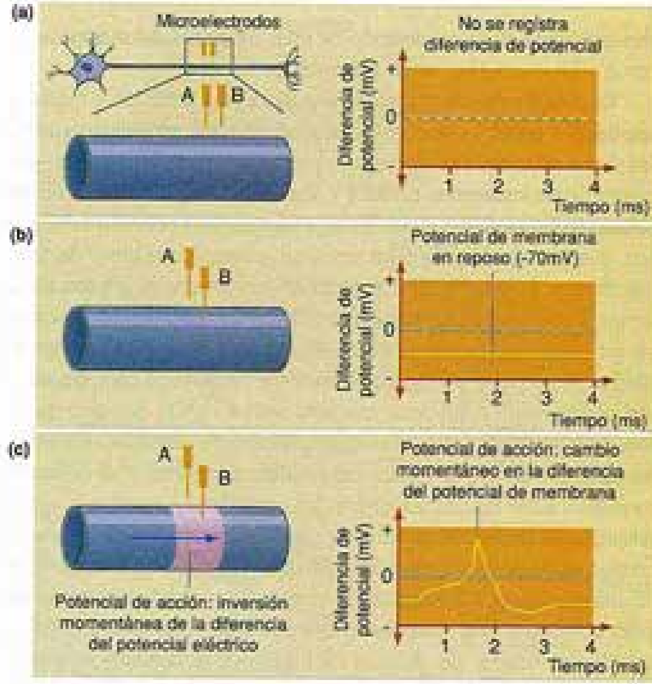


Fig. 31-8. EL POTENCIAL ELÉCTRICO DE MEMBRANA. *El potencial eléctrico a través de la membrana del axón se mide con microelectrodos conectados a un osciloscopio.* ***(a)*** *Cuando ambos microelectrodos están fuera de la membrana, no se registra ninguna diferencia de potencial.* ***(b)*** *Cuando un microelectrodo se coloca dentro de la membrana, el osciloscopio muestra que el potencial eléctrico en el interior de la neurona es menor que en el exterior y que la diferencia entre los dos es de cerca de 70 milivoltios. Éste es el potencial de membrana en reposo.* ***(c)*** *Cuando el axón es estimulado de manera apropiada, la excitación nerviosa se propaga a lo largo de él. Cuando el impulso alcanza la región en la cual se encuentran los microelectrodos, el osciloscopio muestra una breve inversión del potencial de membrana, que se conoce como potencial de acción.*

En las neuronas y otras células excitables, el potencial de membrana se modifica de manera significativa en respuesta a estímulos apropiados. Por esta razón es conveniente usar nombres distintos para denominar al potencial de membrana en las células excitables cuando:

- no están estimuladas, que llamaremos **potencial de reposo**, y
- frente a los cambios transitorios producidos en respuesta a estímulos, que llamaremos respuestas de potencial como por ejemplo el **potencial de acción** (fig. 31-8c).

Según la forma de generación y el tipo de propagación, estos cambios del potencial de membrana pueden subdividirse en respuestas pasivas y activas (cuadro 31-1).

Los potenciales de acción registrados para una misma neurona casi siempre son iguales. En la figura 31-9 se muestra la respuesta de una sola neurona sensorial de la piel de un gato frente a la presión (fig. 31-9). Todos los impulsos son del mismo tamaño (respuesta "todo o nada"). Sin embargo, una neurona no tiene la misma respuesta frente a un estímulo táctil débil que frente a uno intenso y doloroso. La única variación –y es una variación crítica– es la *frecuencia*, es decir, el número de impulsos nerviosos que se producen en un tiempo determinado. Cuanto más intenso es el estímulo, mayor es la frecuencia de descarga de potenciales de acción de la neurona, aunque estos potenciales sean iguales entre sí.

Entre las funciones e importancia del potencial de acción en los tejidos excitables, se pueden mencionar:

- *Transmisión rápida* de la información a lo largo de *grandes distancias* en el sistema nervioso y las fibras musculares.
- *Control de respuestas efectoras*, incluida la activación de canales iónicos sensibles a cambios en el potencial eléctrico, contracción muscular y exocitosis.

Las bases iónicas de los potenciales de membrana

Como vimos, el potencial eléctrico en el reposo registrado a través de la membrana es negativo. Pero, ¿cómo se genera y se mantiene esta diferencia de potencial?

En el capítulo 3 mencionamos que la acción conjunta de los sistemas de transporte pasivo y activo le permite a una célula mantener *estados estacionarios*, en los que la concentración intracelular de la especie transportada –por lo general un ion positivo– difiere de la extracelular. Por ejemplo, a través de canales iónicos específicos de Na^+ y K^+, que actúan en conjunto con la bomba de Na^+/K^+, se mantiene una concentración de Na^+ extracelular mucho mayor que la intracelular y una concentración de K^+ intracelular mucho mayor que la externa (véase cap. 3, recuadro 3-4). Los canales representan un mecanismo rápido, en general muy selectivo, para el transporte pasivo a favor de su gradiente electroquímico de un ion en particular y, como ya mencionamos, su regulación puede ser muy fina.

Galería de imágenes

Cuadro 31-1. *Tipos de respuestas frente a cambios en el potencial de membrana en reposo en células nerviosas*

	Respuesta pasiva local	Respuesta activa propagada
Amplitud	Pequeña (0,1 a 10 mV)	Mayor (aproximadamente 110 mV)
Tipo de respuesta	Graduada (varía su amplitud según la intensidad del estímulo que la produce)	"Todo o nada" (posee un umbral de disparo, que si no es superado, no se produce; si el umbral es superado, la membrana siempre responde de igual forma e intensidad)
Duración	Variable, según la amplitud y duración del estímulo	Breve, de 1 a 10 ms en las neuronas
Propagación	Distancias cortas, sólo unos pocos milímetros	Largas distancias, varios centímetros o metros
Ejemplos	Potencial receptor (generado en los receptores sensoriales) Potenciales postsinápticos (generados en las sinapsis)	Impulso nervioso o potencial de acción (PA) (generado en el axón)

¿Qué es lo que hace que un ion se mueva desde el exterior al interior de la célula, o viceversa, atravesando un canal iónico abierto? Como demostró el fisicoquímico alemán Walter H. Nernst (1864-1941), la migración iónica se debe a la diferencia de **potencial electroquímico del ion** entre dos puntos. Este potencial depende del tipo de carga eléctrica del ion, de su concentración iónica a ambos lados de la membrana y de la temperatura. Así, en el caso de llegar a un equilibrio, la diferencia de potencial se hace cero y la cantidad de iones por unidad de tiempo que atraviesa la membrana en una dirección es igual a la cantidad de iones que lo hace en dirección opuesta. En esta situación, el *flujo neto* de ese ion es cero, y a la fuerza química generada por la diferencia de concentración a ambos lados de la membrana se le opone una fuerza eléctrica originada por la diferencia de potencial eléctrico. La resultante de este equilibrio es el denominado **potencial de equilibrio del ion**. Este potencial de equilibrio es positivo, para iones positivos, cuando la concentración extracelular de esos iones es mayor que la intracelular (como en el caso del Na^+, cuyo potencial de equilibrio en el axón de calamar es +55 mV). Es negativo cuando la concentración intracelular es mayor que la extracelular (como en el caso del K^+, cuyo potencial de equilibrio es −90 mV).

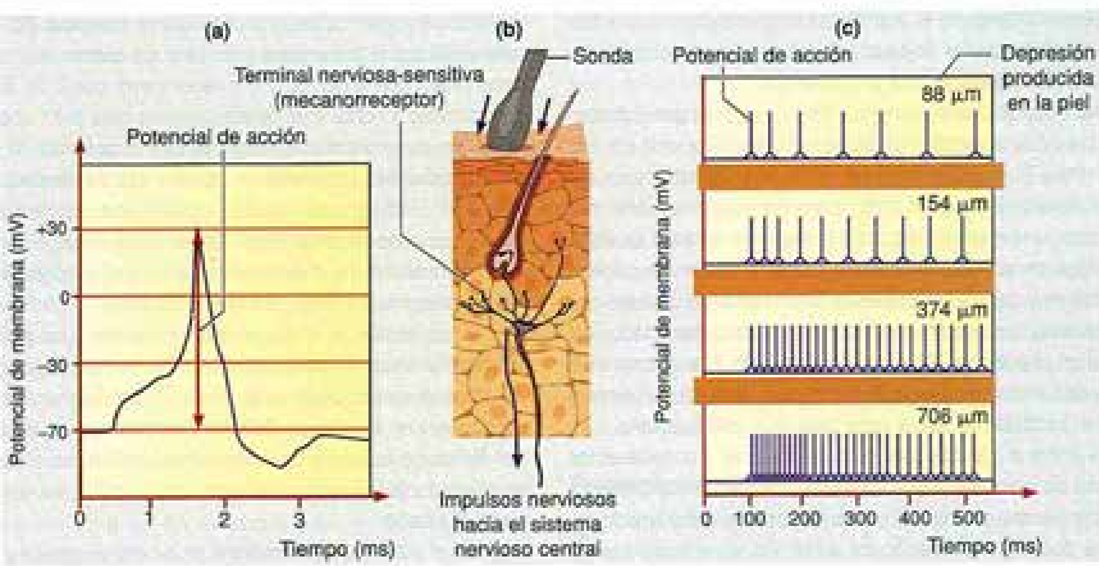


Fig. 31-9. MEDICIÓN DEL IMPULSO NERVIOSO. ***(a)*** *Los impulsos nerviosos se pueden monitorizar con instrumentos de registro electrónico especialmente diseñados. Los impulsos de cualquier neurona son semejantes, o sea, todos los potenciales de acción tienen la misma duración y variación de potencial eléctrico.* ***(b)*** *En un experimento clásico, con una pequeña sonda de punta roma se presiona la piel de un gato, lo cual estimula una neurona sensorial (un receptor táctil). Los impulsos que se generan se transmiten por la neurona hacia el sistema nervioso central.* ***(c)*** *La piel fue tocada y presionada a varias profundidades, según indican las cifras de la izquierda. Cuanto más profundamente se presionaba la piel, los potenciales de acción se generaban con más frecuencia. Las líneas verticales representan potenciales de acción individuales –como en (a)– en una escala de tiempo comprimida. Como puede verse, todos los potenciales de acción tienen la misma amplitud, pero su frecuencia se incrementa con la intensidad del estímulo.*

Galería de imágenes

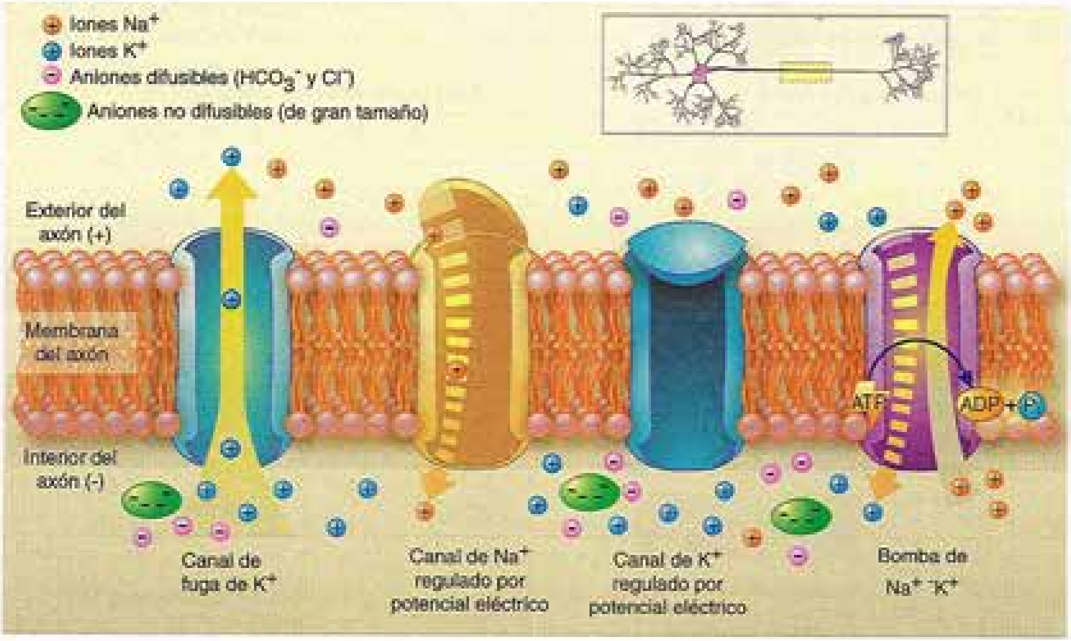


Fig. 31-10. AXÓN EN ESTADO DE REPOSO. *La membrana del axón posee una serie de proteínas integrales de membrana entre las que se encuentran canales y bombas que participan en los intercambios de K^+ y Na^+ entre el citosol de los axones y el líquido intersticial externo. En este esquema se muestran distintos tipos de canales. Entre ellos hay canales K^+ que permanecen siempre abiertos durante el estado de reposo y permiten la difusión de los iones K^+ impulsada por su gradiente de potencial electroquímico a favor de su salida. Por otra parte, los canales de Na^+ y los canales de K^+ regulados por potencial eléctrico permanecen mayoritariamente cerrados, por la presencia de compuertas, durante el estado de reposo. Así, una cantidad muy pequeña de Na^+ puede entrar a favor de su gradiente electroquímico. También se muestra la bomba de Na^+-K^+-ATPasa. El funcionamiento conjunto de estos sistemas genera las diferencias de concentración y permeabilidad de los que depende el potencial de reposo y el potencial de acción.*

Las membranas biológicas en general son permeables a varios iones, como Na^+, K^+ y Cl^-. En estos casos, la diferencia de potencial eléctrico que se genera a través de la membrana depende de la concentración intracelular y extracelular de cada uno de esos iones y de la permeabilidad de la membrana a cada uno de ellos.

La permeabilidad de una membrana a los iones, por su parte, es consecuencia del tipo y de la cantidad de canales abiertos para cada especie iónica. Como vimos (cap. 3, Intercambios asistidos: proteínas transportadoras de membrana), existen varios tipos de canales, incluso para una misma especie iónica. Una membrana puede poseer gran cantidad de canales y, sin embargo, ser poco permeable a los iones si los canales poseen una probabilidad muy baja de estar abiertos. Sólo cuando se disparan mecanismos adecuados que activan un canal para un ion determinado (como un cambio en el potencial eléctrico, la fosforilación, el aumento en la concentración de calcio, entre otros), la membrana aumenta su permeabilidad a ese ion particular, ya que el canal pasa a un estado abierto.

Volvamos ahora al ejemplo del axón del calamar y consideremos que el potencial de membrana está en reposo. La concentración de iones K^+ en el citoplasma es unas 30 veces mayor que la del líquido externo, mientras que la concentración de iones Na^+ en el líquido externo es unas 10 veces mayor que en el citoplasma. La membrana del axón posee una gran cantidad de canales de Na^+ sensibles a cambios en el potencial eléctrico que, en estado de reposo, están mayoritariamente cerrados (es decir poseen probabilidad muy baja de apertura), por lo que la membrana es muy poco permeable al Na^+. Por el contrario, si bien posee muchos canales iónicos de K^+ sensibles a cambios en el potencial eléctrico, una gran cantidad son insensibles al potencial eléctrico –canal de fuga del K^+– y están abiertos, lo que hace a la membrana bastante permeable a los iones K^+ durante el reposo. En este estado, la permeabilidad de la membrana del axón de calamar al K^+ es cerca de 25 veces mayor que la del Na^+ y dos veces mayor que la del Cl^-, es decir, hay en promedio muchos más canales abiertos para el K^+ que para el Na^+ y el Cl^-. No es sorprendente, entonces, que el potencial de membrana en estas condiciones (potencial de reposo) sea de alrededor de –70 mV (fig. 31-10), un valor mucho más cercano al potencial de equilibrio del K^+ que al de los otros iones. Esto se debe a que el ion K^+, por ser el más permeable, tiene mayor capacidad de disipar su gradiente de potencial electroquímico y tratar de llegar al equilibrio.

Como vemos, el K^+ tiene canales abiertos y su gradiente electroquímico favorece su pasaje *hacia el exterior*. Esta "fuga" de K^+ produce un déficit de cargas positivas en el interior celular y una acumulación de esas cargas en el exterior. Debido a que dentro de la célula predominan las cargas negativas de las proteínas, aminoácidos, nucleótidos, etc., en el potencial de reposo, el interior de la célula es negativo con respecto al exterior.

Así, el potencial de membrana en reposo se genera y mantiene por:

1. *La existencia de una distribución asimétrica de iones a ambos lados de la membrana.*
2. *Debido a que la membrana presenta permeabilidad diferencial a los distintos iones. El valor numérico del potencial se aproxima al del potencial de equilibrio de la especie iónica a la cual la mem-*

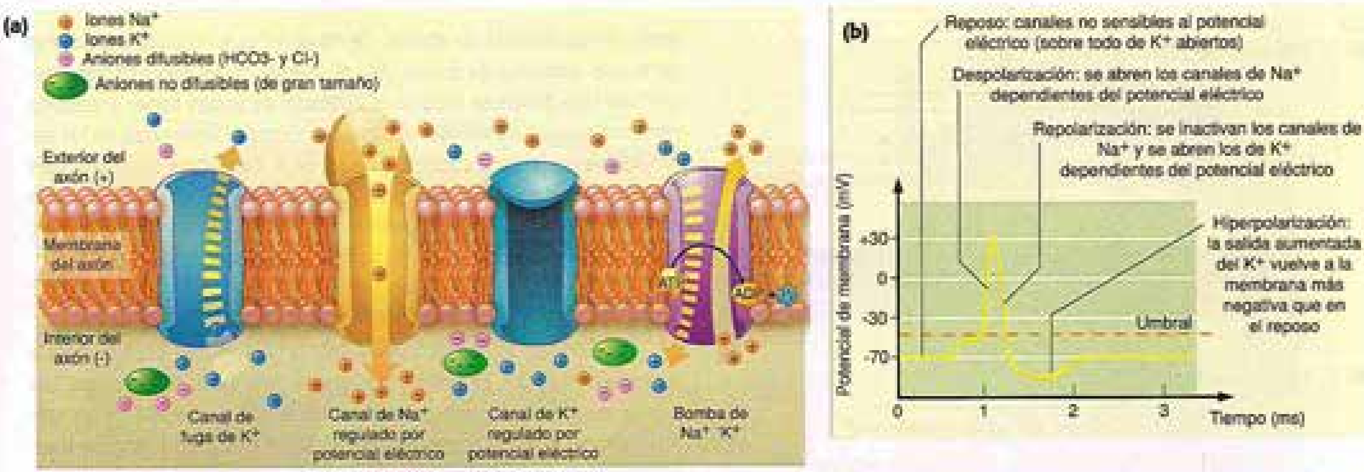


Fig. 31-11. EL POTENCIAL DE ACCIÓN. (a) *Comienzo del potencial de acción. Una porción de la membrana se vuelve momentáneamente muy permeable a los iones Na⁺ mediante la apertura de canales dependientes de potencial eléctrico. Cuando se abren los canales de Na⁺, aumenta la permeabilidad de la membrana al Na⁺ y el potencial de membrana cambia de signo. Esta fase se denomina despolarización. A continuación (aunque no se observa en esta figura) se abren los canales de K⁺ regulados por potencial eléctrico y se inactivan los de sodio regulados por potencial eléctrico, lo que lleva a una repolarización de la membrana y al eventual restablecimiento del estado de reposo. Al finalizar el potencial de acción, la actividad de las bombas de Na⁺-K⁺-ATPasa aumentan su actividad, restableciendo las condiciones del reposo.* ***(b)*** *Gráfico que muestra los cambios del potencial de membrana en el tiempo durante un potencial de acción. Se señalan sus distintas fases y sus movimientos iónicos asociados. El potencial umbral es el valor del potencial de membrana al cual debe llegar la membrana del axón luego de la estimulación para que ocurra la apertura de canales de Na⁺ sensibles al potencial de membrana. A partir de ese momento, la apertura de este tipo de canales de Na⁺ es autoinducida y dan origen al potencial de acción.*

brana es más permeable (es decir, para la cual posee más canales abiertos). El valor del potencial de membrana en reposo no posee exactamente el mismo valor negativo que el potencial de equilibrio del K⁺ (–90 mV), sino que es un poco menos negativo (–70 mV), porque algunas cargas positivas son acarreadas por el poco Na⁺ que ingresa en el axón.

3. *Las bombas iónicas y algunos transportadores secundarios tienen un papel fundamental en el mantenimiento, a largo plazo, de los gradientes de concentración de los iones fuera del equilibrio electroquímico.*

Hasta ahora nos hemos referido al potencial de membrana en reposo. ¿Qué sucede durante la excitación nerviosa? ¿Cómo se origina un potencial de acción? Cuando un estímulo químico o eléctrico alcanza la membrana y hace que su potencial de membrana supere un *potencial umbral* determinado, induce la apertura de un gran número de canales de Na⁺ sensibles al potencial eléctrico, que se encontraban cerrados, lo cual provoca un aumento repentino de la permeabilidad al Na⁺. El potencial de membrana cambia con rapidez y alcanza un valor de alrededor de +40 mV, cercano al potencial de equilibrio del Na⁺. El potencial de membrana no sólo cambia sino que también invierte de signo; ahora es positivo del lado intracelular. Este cambio del potencial de membrana hacia valores positivos se denomina *despolarización* y constituye la etapa inicial del potencial de acción (fig. 31-11). El cambio en la permeabilidad al Na⁺ dura, aproximadamente, 0,5 ms. Luego, estos canales de Na⁺ pasan a un estado inactivo y, así, la membrana retorna a su estado previo de baja permeabilidad a los iones Na⁺. Mientras tanto, en respuesta al cambio del potencial de membrana hacia valores positivos también se han estado abriendo, aunque más lentamente, otros canales de K⁺ que también son dependientes del potencial eléctrico y se fue incrementando la permeabilidad a los iones K⁺. Como resultado, el potencial de membrana, que en el proceso de despolarización se acercó al valor del potencial de equilibrio del Na⁺, frente a la salida de cargas positivas acarreadas por el K⁺ entra en una fase, llamada *repolarización*, en la que vuelve a aproximarse al potencial de reposo negativo. Al final, la salida de iones K⁺ lleva ahora a un breve estado de *hiperpolarización*, en donde el potencial de membrana toma valores más negativos que en el reposo, cercanos al potencial de equilibrio del K⁺. Al disminuir el potencial de membrana, los canales de K⁺ dependientes del potencial eléctrico vuelven al estado cerrado.

Dado el corto tiempo que los canales iónicos permanecen abiertos, el número total de iones Na⁺ y K⁺ que se mueven durante el potencial de acción es pequeño. Por otra parte, la **bomba de Na⁺-K⁺-ATPasa**, que transporta Na⁺ hacia el medio extracelular y K⁺ hacia el medio intracelular en forma activa, contribuye a mantener las concentraciones de estos iones en sus niveles originales, restableciendo los valores del potencial de reposo. En consecuencia, los potenciales de acción se originan a lo largo del axón en forma de rápidos cambios en el potencial de membrana sin modificaciones sustanciales en las concentraciones internas y externas de los iones Na⁺ y K⁺.

Propagación del impulso nervioso

Un aspecto importante del potencial de acción es que una vez que la inversión transitoria del potencial de membrana se inicia, continúa desplazándose a lo largo del axón (se *autopropaga*), renovándose continuamente (se *autorrefuerza*), como una llama que corre a lo largo de una mecha. Esto se debe a que, al desencadenarse el potencial de acción por la apertura de los canales de Na⁺ sensibles al potencial eléc-

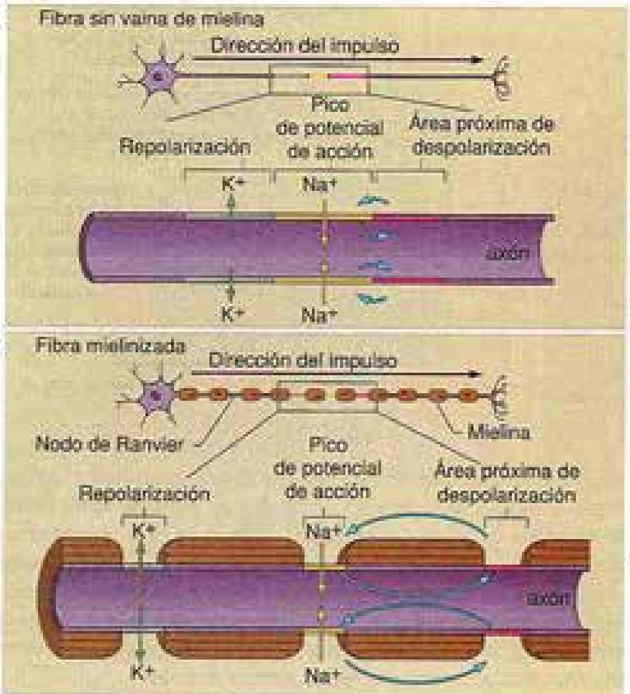


Fig. 31-12. CONDUCCIÓN NERVIOSA EN FIBRAS CON VAINA DE MIELINA Y SIN ELLA. (a) *En una fibra sin vaina de mielina, toda la membrana del axón está en contacto con el líquido intersticial. Todas las partes de la membrana contienen canales y bombas de Na^+-K^+.* ***(b)*** *En una fibra mielinizada sólo están en contacto con el líquido intersticial las zonas de la membrana axónica correspondientes a los nodos de Ranvier. Prácticamente todos los canales iónicos y bombas de Na^+-K^+ se concentran en estas zonas. Por lo tanto, los potenciales de acción se pueden generar sólo en los nodos. En consecuencia, el impulso nervioso salta de nodo en nodo y se acelera enormemente la conducción. En la figura se ejemplifica un nodo central en el que se está generando el potencial de acción; el nodo de la izquierda supone una situación en la que ya ha pasado el potencial de acción y se encuentra en proceso de repolarización.*

trico, la inversión del potencial de membrana no sólo afecta al área inmediatamente cercana al canal, sino también a áreas adyacentes en donde se encuentran canales de Na^+ similares (fig. 31-12a). Estos canales entonces se abren e inician un nuevo evento de despolarización y, así, el proceso se repite a lo largo de toda la membrana en una especie de reacción en cadena o efecto dominó. De esta manera, el axón –un conductor muy débil de la corriente eléctrica– es capaz de conducir (autopropagar) un impulso nervioso a una distancia considerable.

Si bien en el axón la conducción puede ser bidireccional, en la naturaleza el impulso nervioso se mueve en una sola dirección, desde el **cono axónico** –en donde se originan los potenciales de acción– hacia el **teledendron**, la arborización terminal del axón. Esto se debe a que el origen de los potenciales de acción se encuentra en la zona inicial del axón, como veremos luego.

Los canales de Na^+, inmediatamente luego de abrirse, pasan a un estado inactivo y debe transcurrir un cierto tiempo para que de nuevo estén en condiciones de abrirse, de modo tal que no puede generarse un nuevo potencial de acción. Así, el segmento del axón situado "detrás" del sitio donde se produjo el potencial de acción tiene un *período refractario* que dura varios milisegundos. Como la intensidad de los estímulos sensoriales se codifica a través de la frecuencia de potenciales de acción que se transmiten y llegan al sistema nervioso central, este período refractario asegura que frente a una alta frecuencia de disparo, un potencial de acción no se junte con el siguiente.

El papel de la vaina de mielina: conducción saltatoria

La velocidad de conducción del impulso nervioso es esencial para la supervivencia de los animales y no es igual para todas las neuronas. Los axones de mayor diámetro conducen más rápido que los de menor calibre. Por otro lado, los axones largos de los vertebrados por lo general están envueltos en vainas de mielina, formadas por células gliales especializadas (fig. 31-13). En el sistema nervioso central, ciertas células especializadas, los oligodendrocitos, proveen la vaina de mielina, mientras que en el periférico la forma las células de Schwann. La vaina de mielina, como afirmara el fisiólogo australiano John Eccles (1903-1997), es una "innovación brillante". Gracias a ella, la propagación del impulso nervioso es mucho más rápida en los vertebrados que en los invertebrados. Eccles, junto con el médico inglés Alan Hodgkin (1914-1998) y el fisiólogo inglés Andrew Huxley recibieron el Premio Nobel en 1963 por sus estudios sobre la fisiología de los tejidos excitables.

La vaina de mielina no es simplemente un aislante. Su característica más importante es que está interrumpida a intervalos regulares, en los llamados **nodos de Ranvier** (véase fig. 31-13a). Sólo en los nodos los iones Na^+ y K^+ pueden moverse a través de la membrana del axón. Así, en las fibras mielinizadas –que incluyen todas las fibras nerviosas grandes de los vertebrados– el potencial de acción "salta" de un nodo a otro (véase fig. 31-12b) en vez de moverse continuamente a lo largo de la membrana. Esta *conducción saltatoria* incrementa en gran medida la velocidad. Por ejemplo, algunas fibras nerviosas mielínicas grandes conducen impulsos a velocidades que alcanzan los 120 m/s, en comparación con las velocidades de sólo unos pocos metros por segundo en fibras amielínicas y pequeñas. También, dado que los iones Na^+ y K^+ se mueven sólo a través de una pequeña porción de la membrana del axón, hay un enorme ahorro energético por parte de la bomba de Na^+-K^+.

La sinapsis: transmisión de información entre neuronas

El histólogo español Santiago Ramón y Cajal (1852-1934) describió las zonas de comunicación entre neuronas. Por su parte, sobre la base de sus experimentos sobre velocidad de propagación de la señal en vías reflejas, el fisiólogo inglés Charles Sherrington (1857-1952) llamó sinapsis a esas zonas.

Las señales viajan de una neurona a otra a lo largo de estas sinapsis, que pueden ser de naturaleza eléctrica o química (fig. 31-14). En las *sinapsis eléctricas*, los iones fluyen a través de uniones comunicantes (en inglés, *gap junctions*) que se producen entre las membranas celulares de las neuronas involucradas en la unión. Estas uniones comunican los citoplasmas de neuronas íntimamente yuxtapuestas y las corrientes iónicas presinápticas pueden transmitirse en forma pasi-

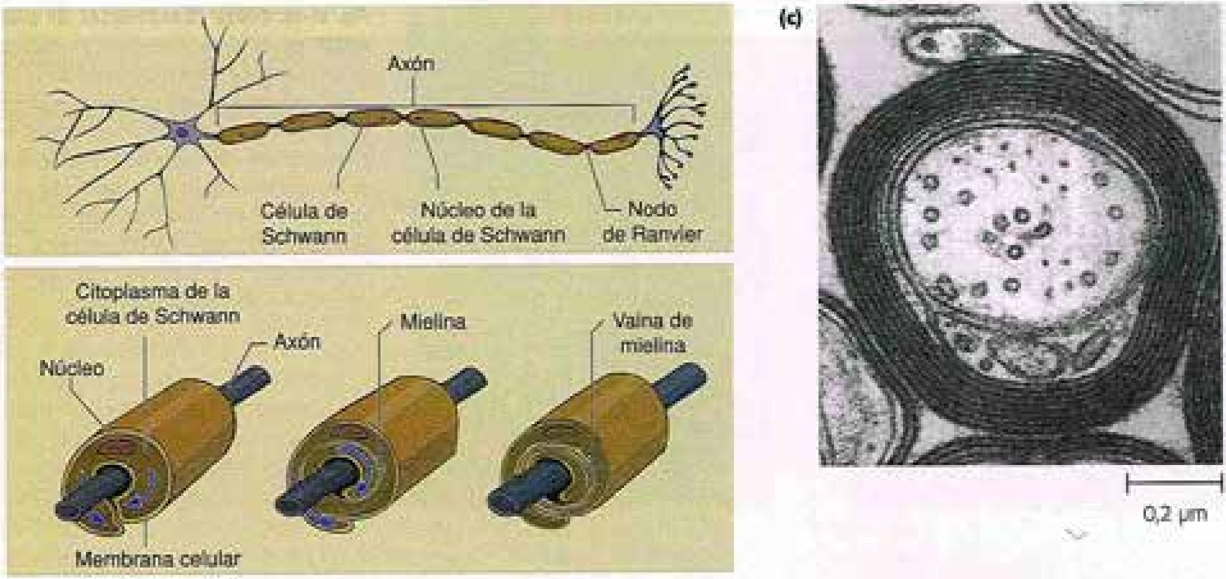


Fig. 31-13. UNA NEURONA Y SU VAINA DE MIELINA. ***(a)*** *Esquema de una neurona recubierta por las vainas de mielina aislantes. Cada segmento de la vaina está dado por una sola célula de la glía. Entre las dos células de la glía, la membrana del axón se pone en contacto con el medio exterior, en las zonas llamadas nodos de Ranvier. La alternancia de porciones aisladas y no aisladas del axón constituye la clave de la rápida transmisión del impulso nervioso en neuronas de axones largos.* ***(b)*** *Formación de una vaina de mielina por una célula de la glía, un tipo de célula glial que se encuentra en el sistema nervioso periférico. Cuando la célula de Schwann crece, se envuelve varias veces alrededor del axón y expulsa gradualmente su citoplasma que se encuentra entre las capas. La vaina de mielina, que consiste en capas de membranas celulares lipídicas, aísla a la fibra nerviosa.* ***(c)*** *Microfotografía electrónica de un corte transversal de un axón con una vaina de mielina madura. Su aspecto oscuro resulta de los productos químicos usados para "fijar" el espécimen para microscopia electrónica; sin este tratamiento, la vaina de mielina se ve blanca.*

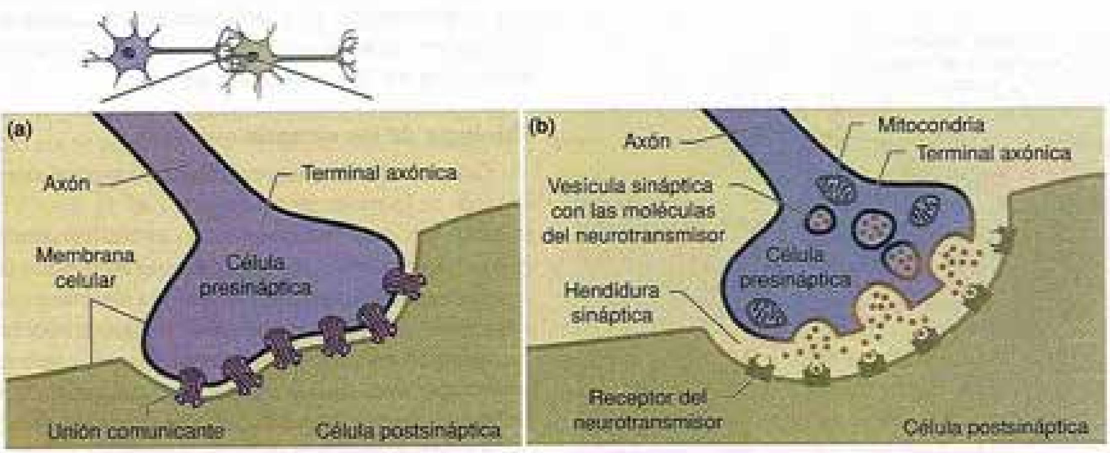


Fig. 31-14. LAS SINAPSIS. ***(a)*** *Una sinapsis eléctrica. La llegada de un potencial de acción a la terminal axónica de la célula presináptica está acompañada por transmisión directa de corrientes iónicas. Estos cambios son transmitidos a través de las uniones comunicantes o nexos (gap junctions), en las que se produce el contacto entre las membranas presináptica y postsináptica, que genera la despolarización de la membrana celular sin que medien mensajeros químicos.* ***(b)*** *Una sinapsis química. La llegada de un potencial de acción en la terminal axónica inicia la fusión de vesículas sinápticas con la membrana del axón, liberando moléculas de neurotransmisor en la hendidura sináptica. Estas moléculas se difunden a la célula postsináptica, donde se combinan con receptores específicos de la membrana celular y se produce una respuesta.*

va a la neurona siguiente y regenerar el potencial de acción. Las sinapsis eléctricas son comunes en invertebrados y en vertebrados inferiores; también se han identificado en algunos sitios del cerebro de los mamíferos y en la retina. En las *sinapsis químicas*, que constituyen el tipo de conexión mayoritario en el sistema nervioso de los mamíferos, las dos neuronas nunca se tocan. Como muestran las microfotografías electrónicas (fig. 31-15), un espacio de alrededor de 20 nanómetros, conocido como **hendidura sináptica**, separa a la célula que transmite la información (célula presináptica) de la célula que recibe la información (célula postsináptica). La información se transmite a través de la hendidura sináptica por medio de moléculas señalizadoras, los transmisores nerviosos. Algunos de los conocimientos que se consideran clási-

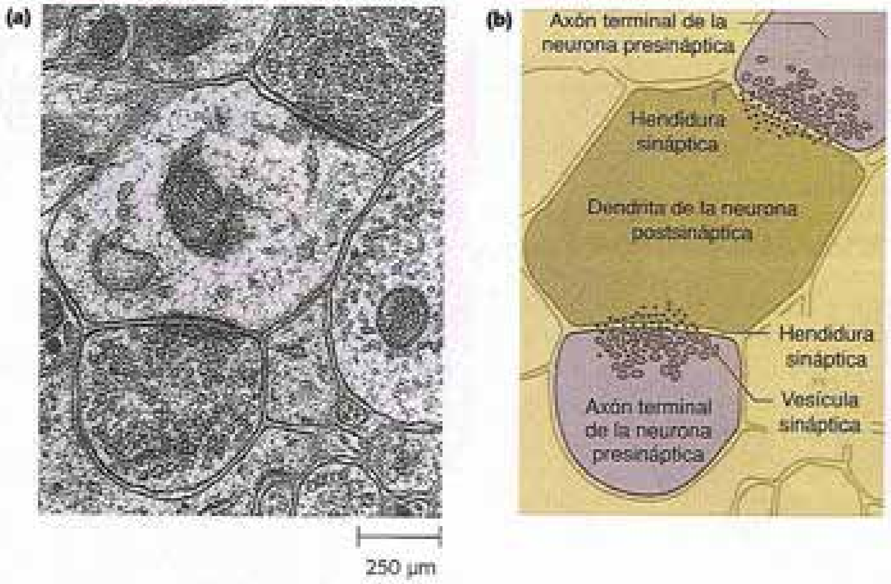
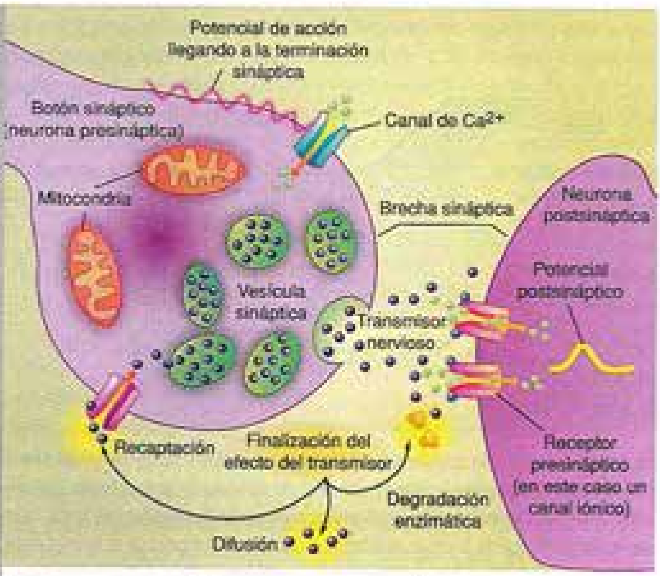


Fig. 31-15. CORTE TRANSVERSAL DE UNA DENDRITA. ***(a)*** *Microfotografía electrónica y* ***(b)*** *diagrama de un corte transversal de una dendrita con la cual forman sinapsis dos terminales axónicos. Nótense en los terminales axónicos las numerosas vesículas sinápticas, llenas de neurotransmisor. Obsérvense también las áreas borrosas en las regiones contiguas de las membranas de las células presinápticas y postsinápticas. En las células presinápticas, estas áreas están especializadas en la exocitosis, mientras que en las células postsinápticas son ricas en receptores de moléculas de neurotransmisor.*

cos en este campo, como los mecanismos de liberación de transmisores, se deben a los estudios del investigador argentino Eduardo de Robertis (1913-1988).



Galería de imágenes

Fig. 31-16. FISIOLOGÍA DE UNA SINAPSIS QUÍMICA. *Cada terminación nerviosa finaliza en un botón sináptico. Puede haber miles de botones sobre una única neurona postsináptica y sus dendritas. El impulso nervioso que recorre un axón hace que los canales de Ca^{2+} de la membrana presináptica se abran. La entrada de Ca^{++} provoca que una vesícula libere su contenido de transmisor químico a la hendidura sináptica, por exocitosis, tras su fusión con la membrana plasmática. El número de moléculas dentro de cada vesícula es característico para cada tipo de transmisor. El transmisor se difunde e interactúa con las moléculas del receptor sobre la membrana postsináptica. La subsiguiente apertura de canales iónicos dependientes del ligando permite el ingreso de iones. Esto produce un cambio de potencial en esa membrana (potencial postsináptico). La finalización del efecto del transmisor nervioso es crítica para la transmisión sináptica.*

A diferencia del potencial de acción que se transmite a lo largo del axón –que, como mencionamos, es de naturaleza "todo o nada"– las señales transmitidas a través de las sinapsis químicas son de fuerza variable y pueden tener efectos opuestos. Es decir, algunas pueden excitar y otras inhibir a la célula postsináptica.

Algunos transmisores se sintetizan en el cuerpo celular de la neurona y se transportan a los terminales axónicos donde se "empaquetan" y se almacenan en vesículas sinápticas. Otros se sintetizan y se empaquetan dentro de las terminales axónicas.

Fisiología de las sinapsis químicas

Cuando un potencial de acción llega a la terminal axónica, dispara la liberación de las moléculas transmisoras (fig. 31-16). La membrana en esta región de la neurona es rica en canales de calcio (Ca^{2+}) que, al igual que los canales de Na^+ y K^+, están regulados por el potencial eléctrico. La llegada de un potencial de acción a la terminal axónica altera el potencial de membrana, se abren entonces los canales, lo cual permite que los iones Ca^{2+} fluyan hacia el interior del axón a favor de su gradiente electroquímico. Este flujo de Ca^{2+}, a su vez, hace que las vesículas sinápticas, que estaban "ancladas" al citoesqueleto neuronal, se fusionen con la membrana celular y vacíen su contenido de transmisores químicos en la hendidura sináptica, lo que constituye otro ejemplo de exocitosis (véase cap. 3, Intercambios a través de vesículas). Las moléculas transmisoras se difunden desde la célula presináptica a través de la hendidura y se unen con moléculas receptoras, receptores postsinápticos, que se localizan en la membrana postsináptica. Esta unión desencadena una serie de acontecimientos que, como veremos más adelante, pueden disparar o no un potencial de acción en la célula postsináptica.

Después de su liberación, los transmisores son removidos o destruidos rápidamente, con lo que su efecto se interrumpe; ésta es una característica esencial del control de las actividades del sistema nervioso. Las moléculas de transmisor pueden difundirse o ser degradadas por enzimas específicas. Los transmisores –o sus productos de degradación– también pueden ser recaptados por la terminal del axón y así ser reciclados. Al mismo tiempo, las membranas de las vesículas presinápticas, que se fusionaron con la membrana celular de la terminal axó-

Recuadro 31-2

Transmisión química del impulso nervioso

Historia de la biología
Anatomía y fisiología · 1921

En 1920, el fisiólogo alemán Otto Loewi (1873-1961) se despertó en medio de la noche y garabateó unas notas en un papel. Por la mañana, con la certeza de que había escrito algo importante, intentó leer sus notas pero no logró descifrarlas. La idea retornó la noche siguiente y de nuevo lo despertó. Se trataba de un experimento para contrastar la hipótesis de la transmisión química que había elucubrado 17 años atrás. Esta vez, Loewi se dirigió de inmediato al laboratorio a poner su idea en práctica. En el experimento estimuló eléctricamente el nervio vago de una rana, lo cual produjo la disminución de la frecuencia cardíaca. Luego tomó la solución que bañaba al corazón y la añadió al corazón de otra rana, que sin estimulación eléctrica alguna también comenzó a latir más lentamente. Con éste y otros experimentos, fruto de una inspiración nocturna sobre un problema en el que trabajaba desde hacía años, Loewi demostró que los nervios liberan sustancias químicas específicas –hoy conocidas como neurotransmisores– que afectan la función de los órganos que inervan. En 1936, Otto Loewi recibió el Premio Nobel junto con el médico inglés Henry H. Dale (1875-1968) por sus descubrimientos sobre la transmisión química del impulso nervioso.

Desde aquel momento, el estudio de las sinapsis químicas es una de las áreas más activas de la investigación neurobiológica, en especial en la actualidad. Una rama dentro de la farmacología, la psicofarmacología, estudia los mecanismos por los cuales los fármacos psicoactivos modifican la actividad de sinapsis químicas específicas en el sistema nervioso central. Aunque los principales transmisores se conocen desde hace muchos años, los científicos están descubriendo una gran cantidad de productos químicos que desempeñan una función en la transmisión sináptica, en particular en el sistema nervioso central. Además, se están identificando receptores específicos para diferentes transmisores químicos, dilucidando los detalles de su estructura y secuenciando los genes que codifican estas moléculas. Al mismo tiempo se están explorando los acontecimientos bioquímicos que ocurren cuando un transmisor se une a su receptor, al igual que los mecanismos por los cuales una neurona integra la información que recibe de los centenares –hasta miles– de neuronas que forman sinapsis con ella.

nica, aparentemente, vuelven a formar vesículas por un mecanismo de endocitosis. Estas vesículas son llevadas de nuevo al citoplasma y recicladas en nuevas vesículas sinápticas, llenas de transmisor recién sintetizado o reciclado. La membrana para la formación de nuevas vesículas sinápticas también puede ser provista por el retículo endoplasmático liso en el cuerpo celular; luego las vesículas viajan a la terminal axónica.

Los transmisores químicos

Hasta el momento se han identificado más de 100 sustancias diferentes que funcionan como trasmisores químicos dentro del sistema nervioso. Podemos distinguir distintos tipos de transmisores: **neurotransmisores**, **neuromoduladores** y **neurohormonas** (recuadro 31-2, *Transmisión química del impulso nervioso*).

Muchas sustancias químicas funcionan como neurotransmisores con distintos efectos que dependen del receptor al que el transmisor se una. Son moléculas que actúan rápido, con efectos breves y sobre una pequeña zona de la membrana de la neurona adyacente –liberación punto a punto– y generan directa o indirectamente cambios en la excitabilidad de la célula postsináptica. Existen varias formas de clasificar, u organizar, a los neurotransmisores; la principal se basa en su composición química.

Uno de los principales neurotransmisores, tanto de vertebrados como de invertebrados, es la acetilcolina, que se sintetiza a partir de colina y acetil-CoA. De acuerdo con el tipo de receptor presente, esta molécula tiene un efecto excitador en vertebrados, donde actúa sobre el músculo esquelético, e inhibidor en invertebrados. Otros neurotransmisores son las aminas biógenas que actúan tanto en el sistema nervioso central como en el periférico. Incluyen la noradrenalina (norepinefrina) y la adrenalina (epinefrina), que también funcionan como hormonas (véase cap. 34), la dopamina y la serotonina. Si bien no se encuentran en grandes cantidades en el sistema nervioso central, se localizan en sinapsis estratégicas que controlan diversos procesos.

Algunos aminoácidos pueden funcionar directamente como neurotransmisores. Tal es el caso del glutamato y el aspartato, ambos excitadores, y la glicina y el ácido gammaaminobutírico (GABA), que son los neurotransmisores inhibidores más abundantes en el sistema nervioso central. El efecto de los barbitúricos, el etanol y varios ansiolíticos y anticonvulsivantes está mediado por receptores de GABA.

En las últimas décadas se han identificado otros grupos de sustancias que cumplen con los requisitos para ser consideradas neurotransmisores (es decir que se sintetizan en la neurona presináptica, se liberan al espacio sináptico actuando sobre receptores de la membrana postsináptica para, finalmente, terminar su acción por inactivación enzimática, difusión o recaptación). El principal grupo estudiado es de los neuropéptidos, sintetizados en las neuronas y fragmentados en sustancias más pequeñas con efectos neuroactivos. Entre ellos se encuentran la sustancia P, de acción excitadora, que media la percepción del dolor tanto en el sistema nervioso central como en el periférico. Las endorfinas también son neuropéptidos que funcionan como analgésicos naturales, así como las encefalinas, de acción general inhibidora (ensayo 31-1, *Opiáceos endógenos: las endorfinas*).

Muchos neuropéptidos, junto con otras sustancias neuroactivas, pueden actuar como neuromoduladores, es decir que no generan una señal transmisora, sino que la regulan. Así, mientras que los neurotransmisores tienen una influencia bastante directa en las neuronas receptoras, los neuromoduladores "adaptan" o "preparan" a las neuronas para que respondan de manera particular a la estimulación posterior por parte de un neurotransmisor. Los neuromoduladores son liberados desde las mismas terminales axónicas que los neurotransmisores o desde otras terminales neuronales. Producen respuestas presinápticas o postsinápticas más lentas y, al igual que los neurotransmisores, se

Ensayo 31-1

Opiáceos endógenos: las endorfinas

La palabra "opio" proviene del griego *opion*, que significa "jugo de amapola". Desde la época de los antiguos griegos, el jugo de amapola y sus derivados, como la morfina, se han utilizado para controlar el dolor. Son los analgésicos más potentes que se conocen y sus efectos incluyen la euforia. Sus propiedades analgésicas se deben a que actúan como neuromoduladores inhibidores, al disminuir la producción de impulsos nerviosos que ascienden por las vías del dolor (nocicepción). También son altamente adictivos.

Todas las moléculas de sustancias con acción opiácea tienen estructuras químicas tridimensionales similares. Por eso, durante largo tiempo se sospechó que los opiáceos actúan sobre el cerebro por unión a receptores específicos. Esta hipótesis resultó acertada, ya que la búsqueda de estos receptores permitió localizarlos primariamente en la médula espinal, en el tallo cerebral y en diversas regiones del cerebro en todos los vertebrados examinados. Ahora bien, desde el punto de vista evolutivo, ¿cómo se explicaba que en las neuronas de los vertebrados hubiera receptores específicos para moléculas propias de ciertas plantas? Sólo una respuesta parecía lógica: es probable que los cerebros de los vertebrados produzcan sustancias similares a los opiáceos. Esta conclusión desencadenó la búsqueda de sustancias endógenas que tuviesen actividad opiácea. Esta nueva hipótesis orientó diversas investigaciones que condujeron a aislar muchos de estos opiáceos internos, a los que se denominó *opiáceos endógenos*. Entre ellos se encuentran las *encefalinas* y las *endorfinas*, difundidas en todo el sistema nervioso central y también en la médula suprarrenal. Las encefalinas identificadas son dos péptidos de sólo cinco aminoácidos y, de acuerdo con la evidencia reciente, son producidas en múltiples copias a partir de una única cadena polipeptídica precursora (proencefalina).

Los papeles fisiológicos de los sistemas opioides no se han aclarado por completo. Las endorfinas se encuentran en concentraciones altas en áreas encefálicas involucradas en la transmisión del dolor, la respiración, la actividad motora, la secreción de las hormonas hipofisarias y el humor. La sugerencia de que existe una relación entre las endorfinas y la secreción de ACTH –la hormona liberada por la hipófisis anterior que estimula la corteza suprarrenal (véase cap. 34, Glándulas mixtas: las suprarrenales)– ha llamado la atención de los científicos. Los estudios de comportamiento indican que el estrés, por ejemplo, durante situaciones extremas, incrementa la actividad del eje hipotálamo-adenohipófisis-glándula suprarrenal y la concentración de endorfinas en la sangre y el cerebro, con cambios paralelos en el umbral del dolor.

Los opiáceos endógenos son de gran interés para la investigación médica por su posible contribución al alivio de la adicción a los opiáceos exógenos y el tratamiento del dolor (analgesia). Como se mencionó, las endorfinas funcionan como analgésicos naturales que alivian el dolor. Ello explicaría por qué ciertos individuos en situaciones de estrés –soldados en batalla, atletas en los momentos críticos de una competencia– suelen informar que no percibieron lo que después se comprobó que era una herida muy dolorosa y, por lo tanto, pudieron continuar actuando en una situación que ponía en peligro sus vidas. La morfina, la heroína y otros opiáceos exógenos se acoplan a los receptores de endorfinas, y así alivian el estrés, levanta el ánimo y aplacan el dolor. Se propone que la incorporación de estos opiáceos externos reduce la producción normal de endorfinas, lo cual genera una dependencia siempre creciente de la fuente artificial que da por resultado una adicción a estas drogas, con consecuencias graves para la salud de quien las consume.



Morfeo, el Dios de los sueños, es hijo del Sueño y de la Noche. Se representa en la figura de un joven echado lánguidamente y también en la de un anciano con dos alas en la cabeza y dos en las espaldas. Generalmente está rodeado de amapolas.

unen a receptores específicos de membrana y alteran los canales iónicos o ponen en movimiento segundos mensajeros. Ejemplos de neuromoduladores son el neuropéptido Y, las endorfinas, las encefalinas y el óxido nítrico (gas).

Las neurohormonas son señales químicas que poseen efectos difusos en puntos alejados de aquellos donde se liberaron, a los cuales llegan al ser transportadas por el líquido intersticial o el torrente sanguíneo. El límite entre el concepto de neurotransmisor y neurohormona es poco nítido; las neurohormonas se distinguen por producir efectos lentos y duraderos, que pueden actuar a una distancia considerable del lugar de su liberación. Estos mensajeros pueden modular la actividad cerebral y procesos tan generales como el estado de ánimo, el control motor o el estado de alerta; en definitiva, inciden en el comportamiento. Por ejemplo, la serotonina se encuentra en regiones del cerebro aso-

ciadas con el estado de ánimo y la atención; los niveles de serotonina se asocian con el ciclo de sueño y su falta se ha relacionado con ciertos estados depresivos. La falta de dopamina en ciertas áreas cerebrales es un signo de la enfermedad de Parkinson; también, niveles altos de este transmisor (o cambios en sus receptores) se han relacionado con la esquizofrenia.

Casi todas las drogas que actúan en el cerebro alterando la atención o el comportamiento lo hacen intensificando o inhibiendo la actividad de los sistemas transmisores. La cafeína, la nicotina y las anfetaminas, por ejemplo, estimulan la actividad cerebral en forma análoga a los transmisores excitadores en las sinapsis. La clorpromazina y los tranquilizantes relacionados con esta sustancia bloquean los receptores de dopamina en muchos sitios, mientras que el ácido lisérgico –LSD– (un alucinógeno) inhibe la acción de la serotonina endógena.

El grupo de mensajeros químicos más recientemente descubierto es el de los transmisores gaseosos. En diversas áreas del sistema nervioso se han encontrado enzimas que catalizan la producción de óxido nítrico (NO) y de monóxido de carbono (CO). Estas moléculas funcionan como señales entre neuronas y, en varios casos, actúan como señalizadores retrógrados, es decir, envían información desde la neurona postsináptica a la presináptica.

En el cuadro 31-2 se caracterizan los principales transmisores químicos conocidos. Es importante destacar que un mismo transmisor puede interactuar con diferentes tipos de receptores. Según el receptor con el cual interactúe, producirá respuestas excitadoras o inhibidoras, que pueden ser mediadas tanto por la apertura como por el cierre de canales iónicos (*sinapsis ionotrópicas*) o por la activación de vías metabólicas intracelulares (*sinapsis metabotrópicas*) (véase cuadro 31-2).

Esto implica que el mensaje sináptico no depende exclusivamente del neurotransmisor, sino también del tipo de interacción que se establezca entre el transmisor y un tipo determinado de receptor.

La integración de la información sináptica

Como vimos, las dendritas y el cuerpo celular de una sola neurona pueden recibir señales enviadas por centenares o hasta por miles de sinapsis. En promedio, las neuronas del sistema nervioso central poseen entre 10.000 y 15.000 puntos sinápticos cada una. La unión de cada molécula a su receptor sináptico tiene cierto efecto sobre el potencial de membrana de la célula postsináptica, al dejar ingresar iones y generar **potenciales postsinápticos**. Si el efecto es el ingreso de iones positivos (Na^+, Ca^{2+}), el potencial de membrana se hace menos negativo (despolarización) y se dice que es excitador, se genera una señal pasiva denominada *potencial excitador postsináptico* (PEPS). Por el contrario, si ingresan iones negativos (Cl^-), el potencial de membrana se hace más negativo (hiperpolarización), y se dice que es inhibidor; se genera una señal pasiva denominada *potencial inhibidor postsináptico* (PIPS). La unión del glutamato a su receptor, por ejemplo, tiene un efecto excitador al dejar ingresar Na^+ y Ca^{2+}, que provocan una despolarización de la célula postsináptica. El GABA, por ejemplo, cuando interactúa con sus receptores deja entrar Cl^- y tiene un efecto inhibidor.

Los cambios en el potencial de membrana (PEPS o PIPS) inducidos por la interacción transmisor-receptor se propagan desde las sinapsis a través de la membrana postsináptica a una región que se conoce como el cono axónico, la región del axón en la cual puede originarse un impulso nervioso (fig. 31-17). En el cono axónico aparecen los canales de Na^+ y de K^+ sensibles al potencial eléctrico, lo que permite, en caso de que se supere el potencial umbral, generar un potencial de acción.

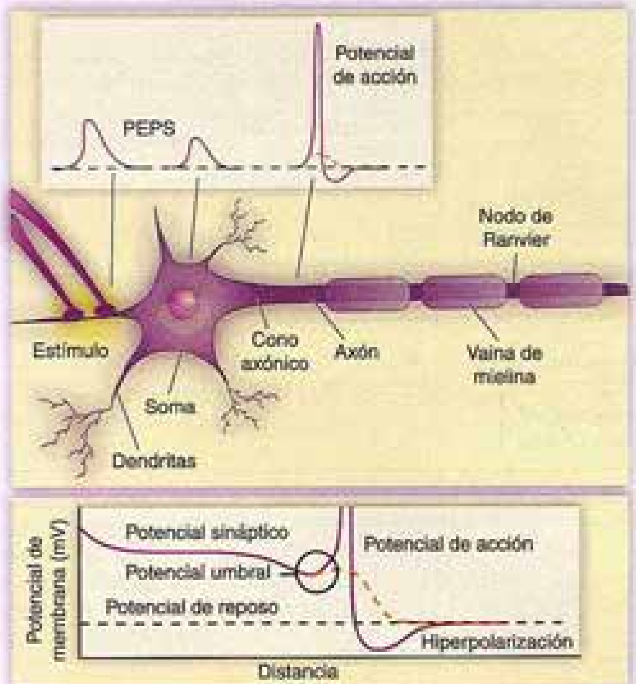


Fig. 31-17. INTEGRACIÓN SINÁPTICA E INICIACIÓN DEL POTENCIAL DE ACCIÓN. *Un potencial postsináptico (pasivo y graduado) que se origina en una dendrita se propaga pasivamente por el soma y su amplitud disminuye con la distancia (decaimiento espacial). Se requiere la suma espacial y temporal de los potenciales procedentes de muchas sinapsis para producir un potencial sináptico que supere el nivel de descarga (umbral) del cono axónico. En esa región, la densidad de los canales de sodio regulados por potencial eléctrico determina el umbral para la generación del potencial de acción. Así, aunque un potencial excitador postsináptico (PEPS) se hace menor a medida que se propaga hacia el axón, la suma de muchos PEPS origina un potencial de acción en la zona de iniciación de la espiga del cono axónico, donde la densidad de los canales de sodio es mayor y, por lo tanto, el umbral de descarga es menor. La línea discontinua muestra la curva que tomaría el potencial sináptico si se bloqueara el potencial de acción (gráfico inferior).*

Como simultáneamente están activadas muchas sinapsis excitadoras y muchas inhibidoras, en el cuerpo neuronal se desarrolla un proceso complejo, denominado *integración sináptica*, que puede representarse como una suma algebraica de PEPS y PIPS. Si el efecto colectivo (resultado de la suma de los términos) que llega al cono axónico es el de una despolarización suficiente como para superar el umbral y permitir la apertura de canales de Na^+, tal hecho constituye el inicio de un potencial de acción. En consecuencia, comienza un nuevo impulso nervioso en el axón de la célula postsináptica y un nuevo mensaje es enviado velozmente a una multitud de otras neuronas con las cuales el axón hace sinapsis.

El procesamiento de la información que ocurre dentro del cuerpo celular de cada neurona individual cumple un papel central en la integración y en el control ejercido de manera conjunta por los sistemas nervioso y endocrino. Este procesamiento no sólo es afectado por el tipo de neurotransmisores y neuromoduladores específicos que reciba

Cuadro 31-2. *Principales sustancias propuestas hasta el momento como neurotransmisores, neuromoduladores y/o neurohormonas*

La acción excitadora o inhibidora de un transmisor nervioso depende del tipo de receptor al que esa sustancia se une

Sustancia	Caracterización química	Importancia neurofisiológica y conducta relacionada
Acetilcolina (ACh)		Excitadora sobre el músculo esquelético de vertebrados, inhibidora en invertebrados. En el SNA puede ser excitadora o inhibidora. Participa en el movimiento voluntario de músculos, regulación del ciclo vigilia-sueño, ingestión de líquidos, memoria. En la enfermedad de Alzheimer existe una reducción de ACh, a causa de una degeneración de neuronas que la producen
Noradrenalina (NA) **Adrenalina (epinefrina)**	Aminas biógenas o monoaminas	Inhibidoras y excitadoras; se liberan en el SNC y en el SNP. Participan en el estado de alerta, excitación conductual y emocional, ingestión de alimento. Algunas expresiones de depresión recurrente están asociadas con valores bajos y ciertos estados maníacos con los valores altos
Dopamina (DA)	Amina biógena o monoamina	Inhibidora y excitadora; se libera en el SNC y en el SNP. Participa en los circuitos del movimiento voluntario y excitación emocional. La enfermedad de Parkinson es producto de la atrofia en las neuronas liberadoras de DA (que vinculan al mesencéfalo con el cuerpo estriado). La esquizofrenia puede producirse por la hiperactividad de la DA en el hipotálamo, el sistema límbico y el prosencéfalo medial. La adicción a muchas drogas de abuso también está relacionada con el sistema dopaminérgico
Serotonina (5HT)	Amina biógena o monoamina	Puede ser excitadora o inhibidora. Se libera en el SNC y en el SNP. Participa en el sueño y en la regulación de la temperatura. Algunas expresiones de depresión recurrente están asociadas con valores bajos
Histamina (HA)	Amina	Relacionada con el despertar, el comportamiento sexual, regulación de secreción hormonal y umbrales del dolor
Glutamato	Aminoácido	Excitador. Se libera en el SNC; intervendría en los mecanismos de memoria y aprendizaje. En cantidades excesivas puede provocar muerte neuronal por toxicidad. También interviene en la unión neuromuscular de invertebrados
Glicina	Aminoácido	Inhibidora (médula espinal) o excitadora (encéfalo). Se libera en el SNC. Participa en los reflejos espinales y otras conductas motoras
GABA (ácido gammaamino-butírico)	Aminoácido	Inhibidor. Se libera en el SNC y en la unión neuromuscular de invertebrados. Participa en la conducta motora. Está relacionado con los ritmos circadianos
Encefalinas y endorfinas	Polipéptidos	Transmisión sensorial, en especial dolor. Participan en mecanismos de analgesia endógena
Sustancia P	Polipéptido	Modulación excitadora. Participa en algunas vías del dolor
Neuropéptido Y	Polipéptido	Regulación de comportamientos alimentarios
Adenosina y ATP	Purinas	Neuromoduladores
Óxido nítrico (NO)	Gas	Neuromodulador. Acción retrógrada. Participa en procesos de aprendizaje y memoria. Se sintetiza a partir de la arginina mediante la enzima óxido nítrico sintetasa (NOS) y activa la producción de un segundo mensajero, el cGMP

cada célula, sino también por su cantidad, el tiempo preciso de su llegada y las localizaciones en la neurona de las varias sinapsis y receptores. Cada neurona es un diminuto y complejísimo sistema que reúne una cantidad enorme de información y que al mismo tiempo, en un nivel sistémico mayor, emite y recibe órdenes que son el resultado de las múltiples interacciones que ocurren en las redes neurales de las que forman parte, y entre estas redes y el entorno interno y externo del organismo al que pertenecen.

En síntesis

La evolución de los sistemas nerviosos

1. Durante la evolución de los invertebrados, los receptores sensoriales y el tejido nervioso tendieron a concentrarse en la región anterior del cuerpo. Este proceso, llamado encefalización o cefalización, dio origen al encéfalo. Otras tendencias evolutivas han sido el aumento de tamaño del encéfalo (en relación con el peso corporal) y la aparición de estructuras duras que lo rodean y protegen. Esto llevó a la aparición de un sistema nervioso central, formado por el encéfalo y el cordón nervioso, y otro periférico, formado por los ganglios y los nervios distribuidos por todo el cuerpo.
2. El tamaño de la cavidad craneana parece haber operado como un límite físico al aumento del tamaño del cerebro. Sin embargo, en los primates, este límite fue superado por el plegamiento de la corteza cerebral y su consiguiente aumento de superficie. Los organismos más simples carecen de verdaderos sistemas nerviosos, pero todos tienen la capacidad de responder a estímulos ambientales y procesar información.

Importancia del sistema nervioso

3. El sistema nervioso y el sistema endocrino coordinan e integran a los otros sistemas de órganos y favorecen la optimización de todos los procesos del organismo. El sistema nervioso, especializado en una comunicación rápida y puntual, utiliza un lenguaje de señales eléctricas muy veloces. El sistema endocrino utiliza señales químicas (hormonas) que desencadenan respuestas en forma relativamente lenta.
4. El sistema nervioso coordina e integra todas las funciones del organismo; sus receptores sensoriales seleccionan información de origen externo e interno; transmite e integra la información que recibe; permite la toma de decisiones y canaliza la información hacia órganos o tejidos específicos; almacena información, que puede ser recuperada cuando es requerida; se puede modificar estructural y funcionalmente frente a los cambios y estímulos, lo cual contribuye al aprendizaje; ciertos componentes o circuitos de células nerviosas pueden generar patrones de actividad que contribuyen al comportamiento global del animal.

La neurona: la unidad estructural y funcional del sistema nervioso

5. Las neuronas están formadas por un cuerpo (soma) con múltiples prolongaciones cortas (dendritas) y una prolongación extensa (axón). Cada neurona recibe información a través de sus dendritas, la procesa en el soma y la envía, a lo largo del axón, hasta la sinapsis con otra neurona.
6. En los invertebrados y los vertebrados, los somas se encuentran agrupados en ganglios en el sistema nervioso periférico y en núcleos en el sistema nervioso central. Los axones se agrupan en nervios en el sistema nervioso periférico y haces o fascículos en el sistema nervioso central. Las neuronas están rodeadas por las células de la glía, que actúan como tejido de sostén, facilitan la nutrición de las neuronas y la eliminación de sus desechos metabólicos, colaboran en la defensa, actúan como guías para el desarrollo neuronal y forman la vaina de mielina.
7. Hay cuatro tipos de neuronas: sensoriales (reciben información sensorial y la transmiten al sistema nervioso central), interneuronas (transmiten señales dentro del sistema nervioso central), de proyección (retransmiten señales dentro del sistema nervioso central) y motoras (transmiten señales fuera del sistema nervioso central).
8. Las neuronas pueden procesar y transmitir información mediante señales bioeléctricas y químicas. Las señales bioeléctricas son producidas por el movimiento de iones a través de la membrana celular; las químicas son moléculas que actúan como transmisores nerviosos.

El sistema nervioso de los vertebrados

9. Los vertebrados poseen un sistema nervioso central (encéfalo y médula espinal) y un sistema nervioso periférico (nervios con vías sensoriales y/o motoras). El sistema periférico lleva información desde el ambiente interno y externo al sistema central y desde éste a los efectores musculares y glandulares. El sistema periférico se divide en dos subsistemas: somático y autónomo. El somático sensorial (aferente) conduce información sensitiva desde la periferia y el cuerpo; el somático motor (eferente) controla principalmente en forma voluntaria a los músculos esqueléticos. Las vías motoras del autónomo controlan en forma involuntaria los músculos lisos y el cardíaco y sus vías sensitivas traen información desde las vísceras y el ambiente interno.
10. La médula espinal actúa como un enlace entre el encéfalo y el resto del cuerpo, transmite información en ambos sentidos y posee algunos circuitos que controlan la locomoción, los esfínteres y otras funciones. Está protegida por la columna vertebral. Es un cilindro delgado que tiene un área central de sustancia gris y otra periférica de sustancia blanca.
11. La médula espinal continúa en el encéfalo encerrado en el cráneo, que comprende el cerebro, el diencéfalo, el cerebelo y el tronco o tallo cerebral. El tronco cerebral está formado por el mesencéfalo, la protuberancia y el bulbo raquídeo. Dentro del tronco cerebral hay núcleos que comandan algunas funciones reguladoras automáticas importantes, como la respiración, la frecuencia cardíaca y la presión sanguínea. El cerebelo se relaciona con el equilibrio y la coordinación motora.
12. El diencéfalo interviene en el procesamiento de información, la regulación de las funciones viscerales y endocrinas y la regulación de los ritmos biológicos. En el cerebro tiene lugar el principal procesamiento sensitivo de la información entrante y se generan las salidas motoras que controlan a los músculos corporales. En los vertebrados, el cerebro está diferenciado en dos hemisferios (derecho e izquierdo).
13. El sistema nervioso central está protegido por hueso y por varias membranas que en conjunto reciben el nombre de meninges. Está bañado por el líquido cefalorraquídeo, que transporta nutrientes y linfocitos y actúa como un amortiguador de impactos. Las barreras hematoencefálica y hematocefalorraquídea regulan el pasaje de sustancias desde la circulación sanguínea al tejido nervioso y al líquido cefalorraquídeo, respectivamente.

En síntesis (Cont.)

14. El sistema nervioso periférico está constituido por nervios y ganglios que parten del sistema nervioso central y llegan a los tejidos y órganos del cuerpo. Los axones de las neuronas sensoriales y motoras forman los nervios craneales (conectados directamente con el encéfalo) y los espinales o raquídeos (conectados con la médula espinal).

15. Los cuatro tipos de neuronas suelen estar interconectados mediante arcos reflejos que permiten respuestas rápidas y eficientes. En un arco reflejo, el estímulo recibido es conducido por una neurona sensorial a la médula espinal. Allí hace sinapsis directamente con una neurona motora, o con una o más interneuronas y luego con una neurona motora. Por último, la neurona motora activa al efector que lleva a cabo la acción refleja. Las acciones reflejas son respuesta básicas, involuntarias, innatas, estereotipadas y de alto valor adaptativo.

16. El sistema nervioso somático controla en forma "voluntaria" los músculos esqueléticos; el sistema nervioso autónomo controla en forma "involuntaria" el músculo cardíaco, las glándulas y los músculos lisos de los sistemas digestivo, respiratorio, excretor y reproductor. El sistema somático puede estimular a un efector, pero no puede inhibirlo. El sistema autónomo, en cambio, puede estimular o inhibir la actividad de un efector.

17. Los cuerpos de las neuronas motoras del sistema somático se localizan dentro del sistema nervioso central y sus axones corren sin interrupción hacia los músculos esqueléticos. El sistema nervioso autónomo tiene neuronas preganglionares –cuyos axones emergen del sistema nervioso central y terminan en los ganglios– y posganglionares, cuyos axones emergen de los ganglios y terminan en los efectores.

18. El sistema nervioso autónomo posee una división simpática y una división parasimpática. La noradrenalina es el principal neurotransmisor posganglionar del sistema simpático; la acetilcolina es el principal neurotransmisor del parasimpático. Estas dos divisiones tienen un efecto antagónico sobre la mayoría de los órganos internos. La parasimpática regula las actividades restauradoras del cuerpo, la simpática prepara al cuerpo para la acción.

El impulso nervioso: una corriente de información

19. Cuando se introduce un microelectrodo en un axón (u otra región de la neurona), se observa una diferencia de potencial eléctrico entre los medios intracelular y extracelular. Esta diferencia es el potencial de membrana, que se modifica en respuesta a ciertos estímulos.

20. La diferencia de potencial que se observa en la membrana de una neurona en ausencia de estímulos se denomina potencial de reposo. El potencial que se genera en el axón en respuesta a un estímulo supraumbral se llama potencial de acción. Los potenciales de acción de una neurona son casi siempre iguales en forma y amplitud. La diferencia en la respuesta frente a un estímulo débil y uno intenso es la frecuencia de los impulsos nerviosos que se generan.

21. La existencia de sistemas de transporte pasivo (canales iónicos) y activos (bombas de Na^+-K^+) le permite a la neurona permanecer en un estado estacionario, en el que la concentración intracelular de iones es distinta de la extracelular. La concentración extracelular de Na^+, por ejemplo, es mayor que la intracelular; la del K^+, en cambio, es mayor en el interior de la célula. En el estado de reposo, el valor del potencial de membrana es –70 mV.

22. Cuando un estímulo químico o eléctrico eleva el potencial de membrana por encima de cierto umbral, se abre un gran número de canales de Na^+. Este ion ingresa en la célula y el potencial de membrana aumenta con rapidez hasta alcanzar valores cercanos a +40 mV (despolarización). Este cambio, a su vez, induce la apertura de canales de K^+. El ingreso en la célula de este otro ion provoca la disminución del potencial de membrana (repolarización). Antes de volver definitivamente al estado de reposo, el potencial de membrana toma brevemente valores más negativos que en el reposo (hiperpolarización).

23. Al abrirse los canales de Na^+, la inversión del potencial provoca la apertura de los canales adyacentes, entonces se despolariza la sección vecina de la membrana celular. De esta manera, el impulso nervioso se autogenera y se autopropaga a lo largo del axón. Inmediatamente después de abrirse, los canales de Na^+ pasan a un breve estado inactivo en el que no se abren aunque se presente un nuevo estímulo (período refractario). Esto evita que el impulso nervioso se propague "hacia atrás" y que un potencial de acción se junte con el siguiente.

24. Los axones largos de los vertebrados están envueltos en vainas de mielina, formadas por células gliales especializadas. Estas vainas están interrumpidas a intervalos regulares por los nodos de Ranvier. Los iones Na^+ y K^+ sólo se pueden mover a través de la membrana en la zona de los nodos, por eso se dice que el potencial de acción "salta" de un nodo a otro. Esta innovación incrementa de manera notable la velocidad de la conducción y permite un ahorro enorme de energía.

La sinapsis: transmisión de información entre neuronas

25. Las señales nerviosas viajan de una neurona a otra a través de las sinapsis, que pueden ser de naturaleza eléctrica o química. En las sinapsis eléctricas, los iones fluyen a través de uniones comunicantes entre las membranas celulares de las neuronas involucradas. En las sinapsis químicas no hay contacto entre neuronas. En estas últimas, la hendidura sináptica separa a la célula que transmite la información (célula presináptica) de la que la recibe (célula postsináptica); las señales pasan de una célula a otra mediante moléculas transmisoras.

26. Cuando llega un potencial de acción a la terminal axónica se produce la liberación de las moléculas transmisoras, que se difunden a través de la hendidura sináptica y se unen a receptores específicos ubicados en la membrana postsináptica. De inmediato, las moléculas transmisoras son removidas o destruidas. Las moléculas transmisoras pueden ser neurotransmisores (generan cambios en la excitabilidad de la membrana), neuromoduladores (regulan señales transmisoras) o neurohormonas (producen efectos en lugares alejados del sitio de liberación). También existen transmisores gaseosos que se difunden a través de la hendidura si-

En síntesis *(Cont.)*

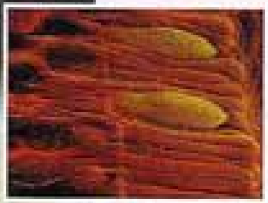
náptica. La unión transmisor-receptor puede tener un efecto excitador o inhibidor sobre la producción postsináptica de un potencial de acción.

27. En una misma neurona están activadas simultáneamente muchas sinapsis excitadoras e inhibidoras. Si el efecto colectivo es suficiente para inducir la apertura de los canales de Na^+, se inicia un impulso nervioso en el axón de la célula postsináptica y un nuevo mensaje es enviado velozmente a una multitud de otras neuronas. El procesamiento de la información que lleva a cabo cada neurona cumple un papel central en la integración y el control que ejercen en forma conjunta los sistemas nervioso y endocrino.

Cuestionario

1. Los insecticidas piretroides interactúan con los canales de Na^+ sensibles a cambios en el potencial eléctrico. Como consecuencia de esa interacción, los canales se mantienen abiertos mucho más tiempo que en condiciones normales. ¿Cuál es el efecto de estos insecticidas sobre la función nerviosa en un insecto?
2. Si se coloca una neurona en un medio donde las concentraciones iónicas son iguales a la de su citoplasma, ¿qué sucederá con el potencial de reposo?
3. Tres neuronas presinápticas (A, B y C) establecen sinapsis contiguas en la misma neurona postsináptica (D). D genera un impulso nervioso cuando recibe una señal simultánea de B y C, pero no cuando recibe impulsos individuales de A, B o C, ni cuando recibe impulsos simultáneos de A y B, A y C o A, B y C. Explique estos resultados en términos de sinapsis excitadoras o inhibidoras y de sus efectos sobre el potencial de membrana de la célula postsináptica.
4. Algunas neuronas tienen dendritas cortas, pero no axones, y las terminales axónicas de otras neuronas forman sinapsis sobre su cuerpo celular. Este tipo de neuronas, localizadas primariamente en el cerebro, son incapaces de iniciar un potencial de acción y, por lo tanto, se conocen como "no disparadoras". Sin embargo, afectan la frecuencia de descarga de otras neuronas. Teniendo en cuenta las distintas formas en que las neuronas generan señales, ¿cómo puede ocurrir esto?
5. Hasta fines del siglo XIX estaba muy difundida la creencia de que el sistema nervioso era una red continua de prolongaciones celulares. Santiago Ramón y Cajal estableció que se trataba de un error. Tras doce años de intensa observación al microscopio óptico, el investigador español llegó a la conclusión de que "las células nerviosas son elementos independientes jamás anastomosados ni por sus expansiones protoplasmáticas ni por las ramas de sus prolongaciones axonales, y la propagación de la acción nerviosa se verifica por contactos a nivel de ciertos aparatos o dispositivos de engranaje, cuyo objeto es fijar la conexión, multiplicándose considerablemente las superficies de influencia". Ramón y Cajal estaba en lo cierto; sin embargo, recién en la década de 1950 se pudo demostrar sin lugar a dudas la existencia de las hendiduras sinápticas. ¿Por qué?

Capítulo 32



Procesamiento sensorial y respuesta motora

La mente ve y la mente escucha. El resto es ciego y sordo.

EPICARMO

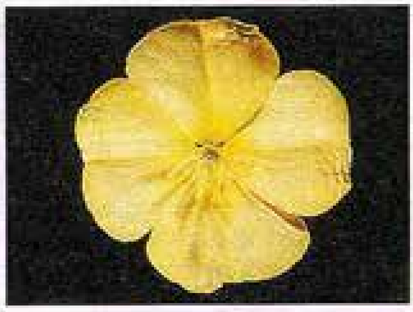
La capacidad de procesar la información sensorial es fundamental para cualquier organismo. Este hecho no pasó desapercibido para los filósofos griegos ni, más tarde, para la escuela filosófica de los *empiristas*, quienes afirmaban que *"todo el conocimiento proviene de la experiencia"*. En las últimas décadas, diversas investigaciones en el campo de la neurociencia han confirmado que los procesos sensoriales son sumamente complejos y que constituyen verdaderos filtros entre el organismo y el ambiente que los rodea.

El sistema nervioso de los vertebrados se caracteriza por una organización jerárquica de neuronas, células especializadas en la conducción y la transmisión de señales electroquímicas (véase cap. 31). La información del medio interno y del medio externo se transmite rápidamente, por medio de impulsos nerviosos, hacia los centros de procesamiento situados en la médula espinal y en el encéfalo. Estos centros procesan la información y transmiten instrucciones apropiadas, también por medio de impulsos nerviosos, y así regulan la actividad de los órganos efectores como las glándulas y los músculos. Las respuestas de estos órganos, ya sean, por ejemplo, secreciones hormonales o contracciones musculares, modulan la fisiología interna del cuerpo y su relación con el ambiente externo.

La transmisión de un impulso dentro del sistema nervioso ocurre a través de rutas neuronales comúnmente denominadas **vías nerviosas**; estas vías pueden estar formadas simplemente por dos neuronas articuladas por una sinapsis y presentar, por lo tanto, una única interrupción a lo largo de su recorrido o bien estar constituidas por una serie de neuronas situadas unas detrás de otras, entre las que se intercalan numerosas estaciones intermedias o *centros de relevo*. Se distinguen principalmente dos tipos de vías: las *vías ascendentes o sensitivas*, que transmiten hacia el cerebro las impresiones recogidas en el cuerpo, y las *vías descendentes o motoras*, que llevan a los músculos y las glándulas del cuerpo las órdenes generadas en el sistema nervioso central.

En este capítulo consideraremos cómo diversos estímulos inician los impulsos nerviosos y examinaremos cómo el sistema nervioso central procesa la información sensorial. Finalmente, estudiaremos cómo los impulsos nerviosos se materializan en una acción concreta, como la contracción del músculo esquelético.

(a)



(b)

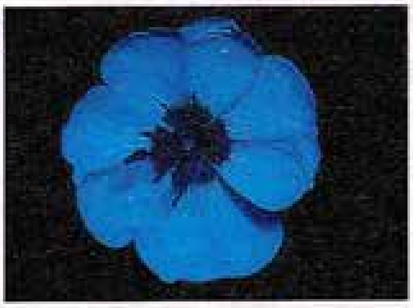


Fig. 32-1. UNA FLOR VISTA POR UN HUMANO Y UNA ABEJA. *Una flor percibida por* ***(a)*** *el ojo humano, el cual responde a la porción visible del espectro electromagnético entre los 400 y 700 nanómetros –del violeta al rojo–, y* ***(b)*** *por el ojo de una abeja, que responde a la luz en la porción ultravioleta del espectro. Una abeja puede distinguir colores, pero su sensibilidad comienza en la franja del ultravioleta, que los humanos no pueden ver, y llega hasta el naranja; la abeja melífera no puede distinguir el rojo del gris.*

Procesamiento sensorial: la iniciación del impulso nervioso

La información sensorial es, en general, recibida por el sistema nervioso periférico (excepto en el caso de aquellos receptores que están ubicados en el propio sistema nervioso central) y procesada por neuronas y sinapsis sensoriales del encéfalo y de la médula espinal.

Es importante establecer una distinción entre los conceptos de sensación y percepción. La **sensación** es la respuesta de los receptores sensoriales a estímulos específicos y su posterior procesamiento neurofisiológico. En cambio, la **percepción** es el resultado de la integración y el procesamiento de las sensaciones por los centros nerviosos superiores, sobre la base de experiencias pasadas, lo que constituye un todo explicable y consciente. Ambos procesos se inician con la descarga de una neurona sensorial y sus particularidades dependen de las características de cada especie y de cada individuo.

De tal forma, nuestras percepciones difieren cualitativamente de las propiedades físicas de los estímulos. Esto es así porque, en virtud de los alcances y las limitaciones de su estructura anatómica y su fisiología particular, el sistema nervioso de cada especie y aun de cada individuo sólo extrae una parte de la información que potencialmente puede contener un estímulo. Al mismo tiempo, esa porción de información luego es interpretada de acuerdo con las posibilidades de cada sistema nervioso y en el contexto de la experiencia previa de cada individuo.

Por ejemplo, los humanos recibimos ondas electromagnéticas de distintas frecuencias, pero percibimos colores. Recibimos variaciones en las ondas de la presión del aire, pero oímos palabras y sonidos musicales. Entramos en contacto con cantidades innumerables de componentes químicos disueltos en el aire o en líquidos, pero experimentamos la percepción de olores y sabores. Colores, sonidos, olores y sabores son construcciones mentales creadas en el cerebro por el procesamiento sensorial. Fuera del cerebro, no existen como tales.

Solemos pensar que vemos lo que es visible y oímos lo que es audible. Sin embargo, como ya mencionamos, el hecho de que algo sea visible o audible no es una propiedad de un objeto sino de nuestro sistema sensorial particular. Los humanos no vemos lo mismo que ve un insecto (fig. 32-1); un murciélago y un pez tienen percepciones acústicas diferentes. Por otra parte, es probable que la insensibilidad a ciertos estímulos sea tan útil para la adaptación al medio como la sensibilidad a otros.

Codificación de la información sensorial

El procesamiento sensorial comienza con la *transducción*, en este caso, la conversión de la energía de un estímulo en la energía eléctrica de un potencial nervioso. Los diversos estímulos comprenden muchas formas de energía: presión, calor, sustancias químicas, vibraciones y luz, y son recibidos por diferentes tipos de *receptores sensoriales*. En todos los casos, la respuesta a la estimulación de un receptor sensorial es la misma: cambia la permeabilidad de la membrana neuronal, en general causando una despolarización, y da origen a un potencial pasivo, graduado, denominado **potencial generador** o **receptor**. Pasado un umbral determinado, se inician potenciales de acción, los cuales envían la información a otros centros del sistema nervioso central. Las características del estímulo son entonces codificadas, según su modalidad, intensidad, duración y localización. Por ejemplo, cuanto más intenso es el estímulo, mayor es la frecuencia de los potenciales de acción que llegan al cerebro (véase cap. 31, fig. 31-9).

Las diferencias entre los sentidos no radican en la forma en que se codifican y se transmiten las señales –es decir, en las características de los potenciales de acción–, sino en la especificidad del receptor, la frecuencia de transmisión, las vías sensoriales por donde lo hace y en su recepción e interpretación en zonas especiales del sistema nervioso central.

Como veremos, la información procedente de diferentes receptores sensoriales se transmite a distintas regiones del encéfalo de los vertebrados; la percepción particular que se experimenta al ver una puesta de sol, al oír el canto de un pájaro o al sentir una brisa refrescante en el rostro depende de la región del cerebro que procesa la información procedente desde las vías sensoriales (la sensación) y de la experiencia previa.

Canales de entrada de información: los receptores y las vías sensoriales

Los receptores sensoriales son muchos y diversos. La mayoría de los animales tienen *mecanorreceptores*, que responden al tacto, a la posición de las articulaciones del cuerpo y al estímulo de ondas sonoras; *quimiorreceptores*, que responden al sabor, al olor y a la concentración de sustancias en el medio interno; *fotorreceptores*, que responden a la luz; *termorreceptores* y *nocirreceptores* (de dolor). Algunos animales, aunque aparentemente no el *Homo sapiens*, también tienen *electrorreceptores* y *magnetorreceptores*. Al igual que las otras estruc-

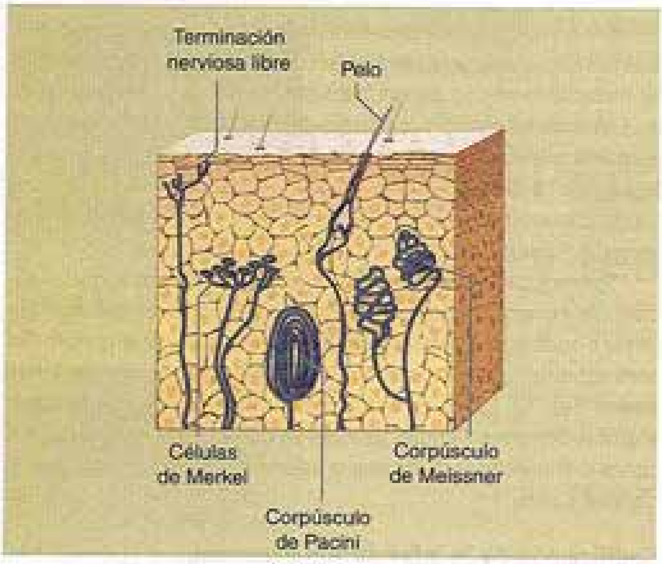


Fig. 32-2. RECEPTORES SENSORIALES DE LA PIEL. *Las terminales nerviosas libres son fundamentalmente receptores de dolor y de temperatura. Hay tres tipos de mecanorreceptores, cada uno de los cuales es una combinación de una o más terminales nerviosas libres con una o más capas externas de tejido conectivo. Los corpúsculos de Meissner y las células de Merkel están relacionados con el tacto. Se encuentran en áreas particularmente sensibles, como las yemas de los dedos, las palmas de las manos, los labios y los pezones y son especialmente abundantes donde no hay pelos. Son responsables de la extraordinaria sensibilidad cutánea de estas partes del cuerpo humano y permiten, entre otras cosas, leer el lenguaje táctil llamado Braille –utilizado por personas no videntes–. Los corpúsculos de Pacini, ubicados más profundamente, responden a la presión y a las vibraciones; las capas de tejido conectivo se deforman fácilmente, de modo que responden aun a los cambios de presión más leves.*

turas del cuerpo, los receptores sensoriales son producto de la evolución y sus particulares características fueron seleccionadas mediante un largo proceso de interacciones entre los requerimientos específicos del animal y el ambiente.

La información sensorial y su utilización

Los sistemas sensoriales reciben información desde el ambiente a través de receptores sensoriales presentes en todo el cuerpo y la transmiten hacia el sistema nervioso central. Así, la información participa principalmente en cuatro funciones: el *mantenimiento de la activación nerviosa*, la *percepción*, la *regulación de las funciones de los órganos internos* y el *control del movimiento*. Aunque nosotros tendemos a considerar la sensación como una experiencia consciente (percepción), parte de la información sensorial no lo es. Cuando retiramos la mano después de haber tocado una superficie caliente, la información sensorial provoca la respuesta motora inconsciente y automáticamente mediante un arco reflejo (véase cap. 31, fig. 31-5) antes de que nos demos cuenta de que la superficie está caliente.

Además de la estimulación del mundo externo, recibimos información del interior del cuerpo: desde los vasos sanguíneos, las vísceras y de las acciones de los músculos esqueléticos en las articulaciones. Esta información permite regular la temperatura, la presión sanguínea, la frecuencia cardíaca y la respiratoria y los movimientos reflejos. La regulación de estas funciones corporales esenciales y parámetros normalmente no está disponible en forma consciente. El cerebro utiliza también la información sensorial para mantener niveles determinados de activación. Una parte del tronco del encéfalo, la formación reticular (véase cap. 33, Procesamiento subcortical), es esencial para la regulación sensorial de la activación. La formación reticular está conformada por una red de fibras que recibe mucha información desde los receptores sensoriales del cuerpo. Esto constituye un sistema ascendente difuso que se proyecta, vía el tálamo, hacia la corteza cerebral. Así, el resultado del procesamiento nervioso en la formación reticular está fuertemente relacionado con la regulación sensorial del nivel de actividad del cerebro.

Los principales sistemas sensoriales de los animales

El sistema somatosensorial

Este sistema procesa varias sensaciones distintas y sus receptores se distribuyen por todo el cuerpo, mientras que los otros sistemas sensoriales están localizados en pequeños órganos especializados (oídos, ojos, etc.).

Los receptores que constituyen este sistema son del tipo mecanorreceptores, como por ejemplo los de la piel, que proveen información acerca del ambiente externo (fig. 32-2). Los receptores cutáneos más simples son terminales nerviosas libres, como los receptores de dolor y temperatura. Otros receptores situados en la piel o debajo de ella (como los corpúsculos de Pacini) están rodeados de tejido conectivo, lo que modifica su respuesta a los estímulos táctiles. Algo más complejas son las combinaciones de terminales nerviosas libres con un folículo piloso. Cuando se toca o se curva un pelo, los cambios producidos en las terminales nerviosas de una neurona sensorial generan potenciales de acción que viajan hacia el sistema nervioso central.

En el sistema somatosensorial es común encontrar receptores que dejan de responder si la estimulación que reciben es constante. Este fenómeno se conoce como *adaptación sensorial* y permite, por ejemplo, que no nos demos cuenta del reloj que llevamos puesto, a pesar de que estimula constantemente nuestra muñeca. Ello contribuye potencialmente a que podamos concentrarnos en estímulos más relevantes.

El sistema sensorial somático procesa diversas sensaciones:

- La estimulación mecánica de la superficie corporal provoca la *sensación táctil*.
- Por su parte, los desplazamientos mecánicos de los músculos y las articulaciones provocan la *propiocepción*. Con este término se agrupa un conjunto de funciones del sistema nervioso que conducen a la sensación de equilibrio, a mantener la posición y el movimiento de la cabeza, de las extremidades y del cuerpo.
- Los estímulos químicos, mecánicos o térmicos nocivos (que producen lesión del tejido) provocan *dolor* (nocicepción). Este tipo de sensación, que puede provocar emociones fuertes, es importante porque constituye una señal de alerta y se convierte en una información significativa para la protección del organismo.
- Los estímulos fríos y calientes provocan las *sensaciones térmicas*.

Estas sensaciones se combinan y producen experiencias sensoriales más complejas. Por ejemplo, el tacto y la propiocepción de la mano combinados producen la percepción de tridimensionalidad cuando

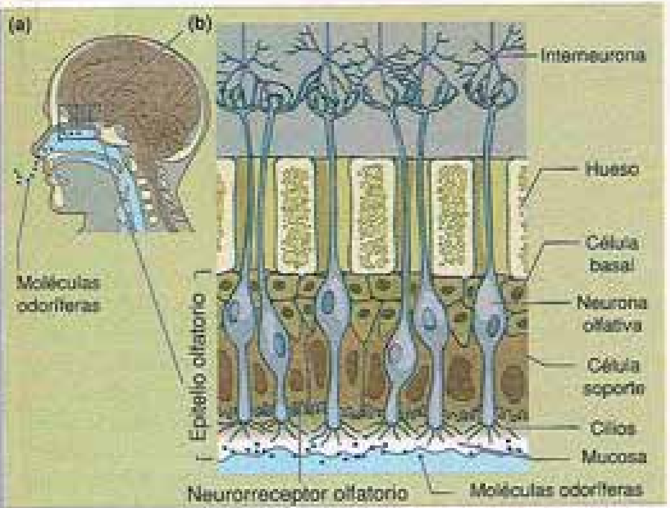


Fig. 32-3. EL OLFATO. (a) *El epitelio olfatorio, un tejido especializado que recubre el techo de cada cavidad nasal, es responsable de nuestro sentido del olfato.* ***(b)*** *El epitelio olfatorio está compuesto de tres tipos de células: células de soporte, células basales y neurorreceptores olfatorios, que son los receptores sensoriales. Las células de soporte son largas y columnares, más anchas cerca de la superficie que en las zonas profundas del tejido, y sus superficies externas están cubiertas con microvellosidades –semejantes a las que se encuentran en la superficie de las células intestinales– y cilios. Los movimientos de estas estructuras, junto con las proteínas del moco circundante, desempeñarían una función en el transporte de las moléculas odoríferas a los neurorreceptores olfatorios y, posteriormente, en su eliminación. Las células basales, de forma triangular, se encuentran a lo largo de la capa más interna del epitelio. Su función se desconoce, pero se piensa que pueden dar origen a nuevos neurorreceptores olfatorios cuando se requiere su renovación. Las neuronas sensoriales olfativas llevan información a través de una vía multisináptica a zonas específicas del encéfalo. A partir de las señales recibidas de los varios tipos celulares diferentes, el cerebro construye un "cuadro" de un olor.*

manipulamos un objeto, denominada *estereognosia*. Esta capacidad sensorial nos permite, por ejemplo, distinguir cierto tipo de moneda entre varias de un monedero o bolsillo sin necesidad de mirarlas.

De este modo, la percepción que tenemos de nuestro propio cuerpo y de la posición espacial de cada una de sus partes y en particular la percepción de los objetos en el entorno constituyen una serie de funciones importantes en las cuales participa el sistema somatosensorial.

Los sistemas químicos

La quimiorrecepción es el más primitivo y extendido de los sentidos de los animales. Es probable que constituya la guía de la conducta de una gran cantidad de animales, en comparación con otros sentidos. Los quimiorreceptores obtienen información sobre el tipo y la proximidad o lejanía del foco químico de emisión, que le permiten al animal orientarse y alejarse o acercarse a la fuente de estímulo químico (*quimiotaxis*). La mayor parte de los animales tienen receptores químicos a distancia (exterorreceptores), en algunos casos muy especializados, como los que intervienen en el olfato de los vertebrados. Por otra parte, existen receptores internos (interorreceptores) que registran variaciones de parámetros fisiológicos como la concentración de glucosa sanguínea, la presión parcial de oxígeno o el pH del medio interno del cuerpo, entre otros.

Para muchos animales, el *sentido del olfato* es su "ventana al mundo". No es el caso de los humanos, que centramos nuestra percepción del medio externo básicamente en la visión. Pero en muchos mamíferos nocturnos pequeños, el olfato altamente desarrollado es el que les suministra información valiosa acerca de su ambiente. Así, el olfato en muchos animales rige el comportamiento alimentario, la localización y la selección de la pareja, la delimitación territorial y de senderos y la recepción de señales de alarma.

Los peces, en particular los del fondo de mares y ríos, tienen células quimiorreceptoras sobre la superficie del cuerpo que detectan sustancias disueltas en el agua y dotan al animal del *sentido del gusto*. En los vertebrados terrestres, las células gustativas se encuentran dentro de la boca. Los receptores gustativos y las células de soporte que los rodean constituyen las **papilas gustativas** (véase cap. 37, fig. 37-5).

En los vertebrados terrestres, los receptores gustativos y olfatorios, así como los centros del gusto y del olfato del cerebro, son anatómicamente diferentes. El olfato en los organismos terrestres se basa en la quimiorrecepción de sustancias transportadas por el aire, las cuales, para ser detectadas, primero deben disolverse en una capa acuosa de moco que recubre el epitelio olfatorio. En los seres humanos, este tejido recubre el fondo de las fosas nasales y contiene **neurorreceptores olfatorios** (fig. 32-3). Los receptores olfatorios son las únicas neuronas que están en contacto con el ambiente, de modo que sufren un proceso de recambio continuo. De esta manera, la mucosa olfatoria es uno de los pocos lugares del sistema nervioso en donde hay una regeneración neuronal activa.

El sabor de los alimentos depende en gran medida de los estímulos que llegan hasta el epitelio olfatorio a través de la garganta (faringe) y es por ello que el gusto y el olfato se confunden con facilidad. Todos los "sabores" diferentes de los cuatro básicos (dulce, ácido, amargo y salado) son en realidad el resultado de los estímulos químicos que llegan hasta el sentido del olfato. Los alimentos pierden su "encanto" cuando estamos resfriados porque la nariz está bloqueada para los olores que suben desde la cavidad bucal.

Los vertebrados poseen un **órgano vomeronasal**, ubicado en la región nasal, que está especialmente involucrado en la detección de **feromonas** (ensayo 32-1, *Comunicación química en los mamíferos*). Sus conexiones con el sistema nervioso central, separadas del olfato, parecen estar al servicio del comportamiento sexual y sus correlatos neuroendocrinos.

Los sistemas auditivo y vestibular

La *audición* es la percepción de los objetos y de los sucesos a través de los sonidos que producen. Los sonidos son vibraciones de las moléculas que se transmiten por el aire o por el agua que estimulan el sistema auditivo. El oído de los mamíferos es un sistema de cámaras. Comprende el oído externo, medio e interno, cada uno de ellos con una función específica en la detección de un sonido (fig. 32-4a).

El **oído externo** consta de un pabellón y un canal auditivo lleno de aire. Ambos colectan y encauzan el sonido hacia el oído medio (en algunos animales, como los conejos, este pabellón está muy desarrollado y ayuda a identificar la fuente del sonido). El **oído medio** es una cavidad llena de aire limitada por dos membranas, el **tímpano** y la membrana que cubre la **ventana oval**. Ambas están conectadas por medio de tres huesecillos: *martillo*, *yunque* y *estribo*. Estos pequeños

Ensayo 32-1
Comunicación química en los mamíferos

Como vimos en el capítulo 28, el intercambio de mensajeros químicos –feromonas– entre los miembros de la misma especie es de gran importancia en el comportamiento de muchos insectos. La quimiorrecepción tiene un papel importante en el comportamiento de la mayoría de los mamíferos. Los machos de muchas especies –incluidos los perros y los gatos domésticos– marcan sus territorios con el olor de su orina como una señal de advertencia para otros machos. A su vez, los machos son atraídos hacia las hembras por olores especiales asociados con su estro (cuando están "en celo").

Entre los ratones, los machos liberan en su orina sustancias que alteran los ciclos reproductores de las hembras. Las hembras jóvenes alcanzan la madurez sexual más temprano cuando están expuestas a estas sustancias, y el olor de la orina de un macho extraño puede hacer que una hembra preñada reabsorba sus fetos y quede en condiciones de aparearse con el recién llegado.

En las monas rhesus se ha demostrado que las secreciones vaginales de un ácido graso volátil se incrementan cerca de la mitad del ciclo del estro y que el olor de esta sustancia atrae a los machos. Las secreciones de un compuesto similar también se incrementan en el momento de la ovulación en la mujer, pero no se ha demostrado que atraigan a los varones. También se ha propuesto que las sustancias químicas, que son las fuentes del "olor corporal" (también ácidos grasos), y que son producidas al comenzar la pubertad por las glándulas sudoríparas, originalmente desempeñaron este papel. El pelo púbico y de las axilas que se desarrolla alrededor de la misma época parece tener la capacidad de retener y amplificar estos olores.

Una de las evidencias más fuertes sobre las interacciones de las feromonas en los humanos es el hallazgo de una tendencia significativa hacia la sincronización de los ciclos menstruales durante el año escolar entre mujeres que fueron compañeras de habitación y amigas. Este efecto parece correlacionarse de manera directa con el tiempo que estas mujeres pasaban juntas y no con otros factores externos, como los hábitos alimentarios y la fotoperiodicidad. Este hallazgo se amplió luego al demostrarse que el olor de las secreciones axilares de una mujer afectaban el momento del ciclo de otra mujer, con independencia de cualquier otro contacto.

También existen evidencias en favor de la existencia de feromonas humanas masculinas, que participarían de los sutiles mecanismos de atracción sexual. Dentro de éstas se ha propuesto a la androsterona, que está presente en la orina y el sudor masculino, y que produciría atracción en las mujeres y desagrado en los hombres.

Si bien las feromonas son captadas también mediante la olfación, resulta claro que no es la vía olfatoria consciente la responsable de este proceso. Un pequeño órgano del sistema nasal, el órgano vomeronasal, presente en mamíferos, reptiles y anfibios, sería el encargado de responder a los estímulos provistos por las feromonas y de enviar señales a diversas zonas del cerebro.

Hasta hace poco tiempo se afirmaba que el órgano vomeronasal de la especie humana no existía o que era un órgano vestigial sin ninguna importancia fisiológica. Sin embargo, se realizaron observaciones que obligaron a cambiar este concepto erróneo. En primer lugar se demostró su existencia en la mayoría de los hombres y mujeres adultos. En segundo lugar se comprobó que tiene una anatomía microscópica perfectamente definida. El epitelio que lo tapiza posee una ultraestructura notablemente diferente del neuroepitelio olfatorio. No se trata pues de un vestigio. En tercer lugar, responde fisiológicamente a estimulaciones químicas específicas. Las respuestas son sexualmente dimórficas. El órgano vomeronasal humano fue estimulado con vomeroferinas –esteroides estimulantes vomeronasales– mediante la introducción de un catéter en la fosita vomeronasal y, en estas condiciones, se obtuvieron respuestas endocrinas, autonómicas y electroencefalográficas desde la corteza cerebral.



Fig. 1. *Un dik-dik macho, una especie de antílope de las planicies africanas, marca su territorio con feromonas depositando una esencia sobre un tallo de gramínea. Las glándulas de las cuales se secreta la esencia están localizadas cerca de la base de los ojos.*

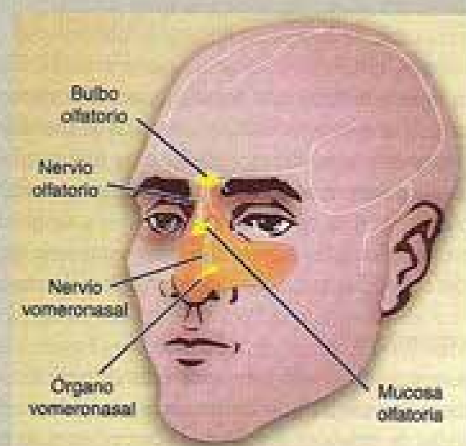


Fig. 2. *Ubicación en la cavidad nasal del órgano vomeronasal y su relación con el sistema olfatorio.*

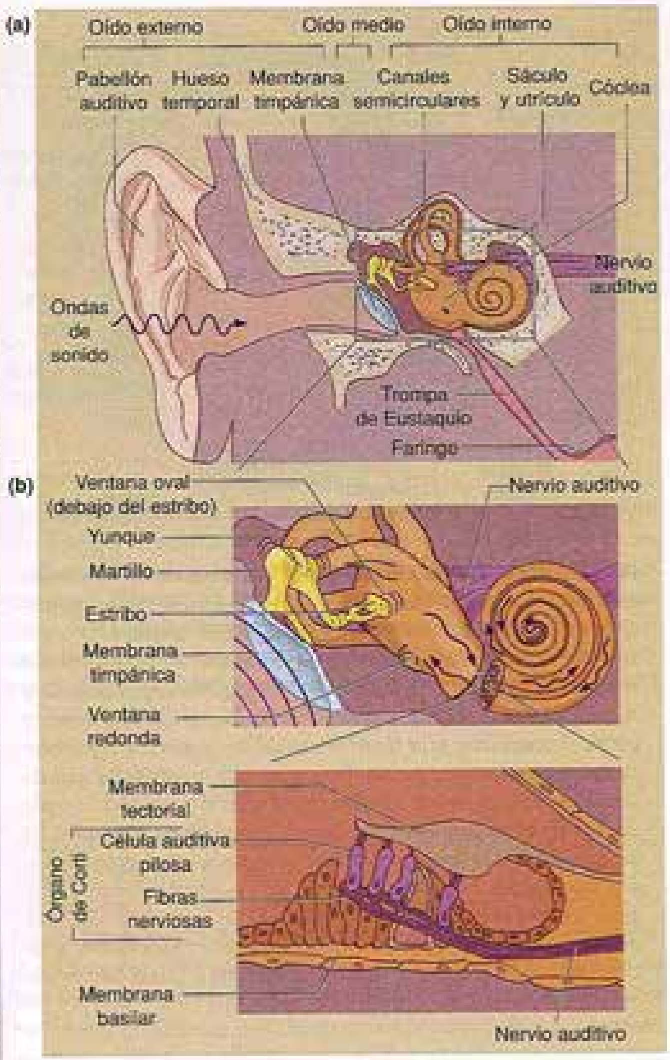


Fig. 32-4. El oído. *(a) El oído está formado por tres compartimientos: el oído externo, el medio y el interno. Las ondas de sonido entran por el oído externo, chocan con la membrana timpánica y la hacen vibrar. Las vibraciones se transmiten a través del martillo, el yunque y el estribo, a la membrana de la ventana oval. Como esta última membrana es más pequeña que el tímpano, la presión se distribuye en un área menor y da por resultado una presión mayor (fuerza por unidad de área). Así, el sonido que entró por el oído externo se amplifica. En el oído interno también se encuentra el aparato vestibular (sáculo-utrículo y canales semicirculares) que informa sobre el equilibrio.* ***(b)*** *La cóclea es un canal espiralado, dividido en dos cámaras, una superior y otra inferior, con un canal timpánico entre ellas. Las tres cámaras contienen líquido. El piso del canal timpánico está formado por la membrana basilar, sobre la cual yace el órgano de Corti, el verdadero órgano sensorial. Este órgano contiene miles de células pilosas, sensibles a vibraciones, cuyos estereocilios están en contacto con una membrana rígida, la membrana tectorial que forma un techo sobre el órgano de Corti. Cuando el líquido dentro de la cóclea recibe las vibraciones procedentes de la ventana oval, sacude a la membrana basilar flexible; este movimiento flexiona los estereocilios. Este estímulo mecánico despolariza a las células pilosas, aumenta la liberación de neurotransmisores y, una vez alcanzado el umbral, se desencadena el potencial de acción. Los axones de las neuronas con las que estas células hacen sinapsis forman el nervio auditivo que transporta estas sensaciones al cerebro. La membrana basilar no es homogénea en su ancho ni en su elasticidad: es más estrecha y menos elástica en el extremo más cercano al oído medio. Por ello no vibra uniformemente a lo largo de su longitud. Así, diferentes áreas de la membrana, y diferentes células pilosas, responden a sonidos de distintas frecuencias, o tonos, o directamente no responden a ciertos sonidos, como los de tono muy bajo.*

huesos amplifican notablemente las ondas sonoras mediante la percusión sobre la ventana oval y permiten que el sonido supere la diferencia de resistencia entre un medio aéreo (el oído medio) y uno acuoso (el oído interno). El oído medio está conectado con la faringe superior por la trompa auditiva (o **trompa de Eustaquio**), lo que posibilita igualar la presión de aire en el oído medio con la presión atmosférica; lamentablemente, también hace que el oído medio sea un campo fértil para microorganismos que pueden causar infecciones al entrar en la cavidad del oído medio, a través de la nariz o de la boca. La tercera cámara, el **oído interno**, es un sistema complejo de cámaras y tubos intercomunicados. En el oído interno está situada la **cóclea**, una estructura en forma de tubo enrollado (fig. 32-4b). Sobre una de las membranas internas de la cóclea se sitúan los mecanorreceptores, **células pilosas** con **estereocilios**, que traducen en impulsos nerviosos los estímulos mecánicos que llegan a su superficie en forma de ondas. En la figura 32-4b se describe el mecanismo por el que las ondas de sonido se transforman en potenciales de acción que viajan al cerebro por el nervio auditivo.

El oído humano es capaz de detectar sonidos que van de 16 a 20.000 ciclos por segundo (Hz), aunque los niños pueden escuchar hasta 25.000 Hz (tómese como referencia que la nota central del piano es de 256 Hz). Desde la mitad de la vida en adelante, la capacidad para oír las frecuencias más altas se pierde progresivamente. Los perros, como bien saben los entrenadores, pueden escuchar sonidos de tono muy alto y los ratones, cuando chillan, emiten sonidos de unos 80.000 Hz.

Dentro del oído interno, los **canales semicirculares** y otros órganos como el **utrículo** y el **sáculo** (que forman parte del aparato vestibular) no están relacionados con la audición, sino con el sentido del equilibrio y de la posición del cuerpo en el espacio (véase fig. 32-4a). Dentro de estos órganos hay células ciliadas inmersas en un líquido viscoso que responden a cambios en la posición de la cabeza con respecto a la gravedad y a la aceleración. Como los canales semicirculares están en posiciones ortogonales entre sí, cualquier movimiento (como los que hacemos cuando indicamos "sí" o "no" con la cabeza) genera diferentes cambios en la posición del líquido que se encuentra dentro de cada uno de ellos. Así, las distintas posiciones de la cabeza, o los movimientos que experimentamos cuando nos encontramos en un vehículo en movimiento, estimulan a diferentes grupos de células que a su vez informan al cerebro sobre la posición y el movimiento de la cabeza. El movimiento vertical u horizontal produce la estimulación del sáculo y el utrículo, debido a la acción de pequeños cuerpos de carbonato de calcio denominados *otolitos*, que son capaces de deformar y estimular a los receptores del aparato vestibular.

El sistema visual

Diferentes tipos de ojos se originaron independientemente en distintos linajes, varias veces en el curso de la evolución. El ojo compuesto de los artrópodos, el ojo del pulpo y el ojo de los vertebrados (fig. 32-5) se encuentran entre los sistemas fotorreceptores más desarrollados.

Los ojos de los vertebrados contienen una serie de estructuras accesorias que colaboran en la captación de imágenes del ambiente. La luz proveniente del objeto que se está viendo pasa a través de la **córnea** y del **cristalino**, que son transparentes. El cristalino enfoca una imagen invertida del objeto sobre la **retina** situada en la parte pos-

terior del globo ocular que es sensible a la luz. Esta imagen vuelve a invertirse por la disposición de fibras en el nervio óptico, de modo que llega a la corteza cerebral en su posición original. En los mamíferos, el enfoque fino de la imagen en la retina se realiza por contracción y relajación de los músculos ciliares que cambian la curvatura y, por lo tanto, la longitud focal del cristalino.

La visión estereoscópica –o tridimensional– requiere la observación del mismo campo visual con ambos ojos en forma simultánea. Podemos ver con profundidad gracias a que existe cierta distancia entre ambos ojos (en los humanos es de alrededor de 6 cm), de tal manera que cada retina "ve" una porción diferente del mundo cercano. Así, la fusión de estas dos imágenes da la impresión de profundidad en tres dimensiones. Cuando fijamos los dos ojos en un objeto distante, ambos ven casi la misma imagen y entonces se pierde la percepción de tridimensionalidad del objeto. A diferencia de sus ancestros que tenían los ojos situados a ambos lados del cráneo, los primates arborícolas, –como los que probablemente fueron antecesores del *Homo sapiens*– tienen ambos ojos situados al frente, lo cual da lugar a dos campos visuales que se superponen y suministran una visión estereoscópica esencial para juzgar distancias, lo que constituye un rasgo fundamental en su habilidad para saltar de rama en rama.

Muchos animales depredadores tienen visión estereoscópica, mientras que los que suelen jugar con más frecuencia el papel de presa suelen tener los ojos a los lados de la cabeza (fig. 32-6). Algunas aves, con ojos ubicados lateralmente –como el pájaro carpintero y ciertas especies de cuervos– tienen visión binocular (es decir, forman simultáneamente imágenes con los dos ojos) tanto al frente como detrás de ellos.

Procesamiento de la información en la retina

La retina del ojo de los vertebrados contiene dos tipos de fotorreceptores que capturan la energía lumínica y comienzan el proceso de

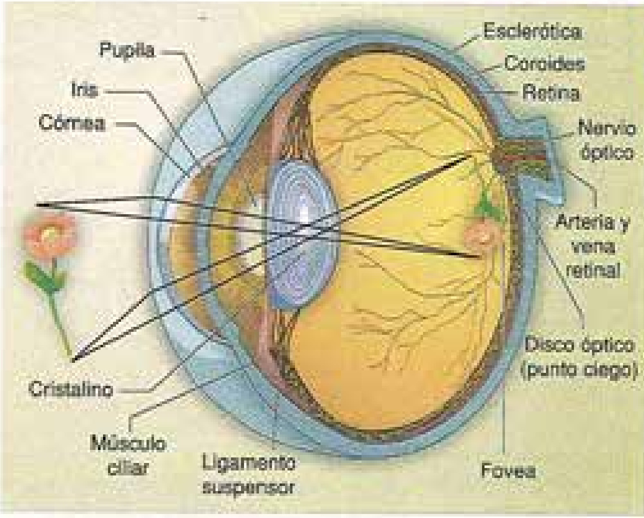


Fig. 32-5. VISTA TRIDIMENSIONAL DEL OJO HUMANO. *El ojo humano es un órgano complejo compuesto de tres capas de tejido que forman una esfera llena de líquido. La capa externa, la esclerótica, es tejido conjuntivo blanco y fibroso que cumple una función protectora. La porción anterior de la esclerótica, la córnea, es transparente. La capa media, la coroides, contiene vasos sanguíneos. Su porción anterior se modifica y forma el músculo ciliar, el ligamento suspensor y el iris. El músculo ciliar es un círculo de músculo liso desde el cual se extienden los ligamentos suspensores que mantienen al cristalino en posición. La parte coloreada del ojo, el iris, es una estructura circular unida al cuerpo ciliar. La pupila es un orificio en el centro del iris, cuyo tamaño es regulado por el control de los músculos circulares del iris. La capa más interna del ojo, la retina, contiene las células fotorreceptoras: los bastones y los conos. Sobre esta capa se forman las imágenes reflejadas en forma invertida. La fovea, cerca del centro de la retina, es la zona de mayor agudeza visual. Sólo la parte frontal del ojo está expuesta; el resto del globo ocular se encuentra inserto y protegido por la cuenca ósea del cráneo.*

Galería de imágenes

(a)



(b)



(c)



Fig. 32-6. ALGUNOS OJOS DE VERTEBRADOS. ***(a)*** *Los conejos y otros herbívoros tienen los ojos a cada lado de sus cabezas, una ubicación que les permite vigilar a ambos lados la aparición de depredadores mientras se están alimentando.* ***(b)*** *Los felinos y otros carnívoros tienen ambos ojos hacia el frente, lo que les permite obtener una visión estereoscópica que les da una sensación de profundidad que hace más eficiente el cálculo de las distancias durante sus actividades de caza.* ***(c)*** *El loris perezoso, un primate arborícola del sudeste asiático, es nocturno. Al igual que muchos otros animales nocturnos, tiene ojos grandes, que le permiten una mayor entrada de luz, con lo que logra mejor visión por la noche. Además, sus ojos son frontales los que le dan la visión estereoscópica propia de la mayoría de los arborícolas.*

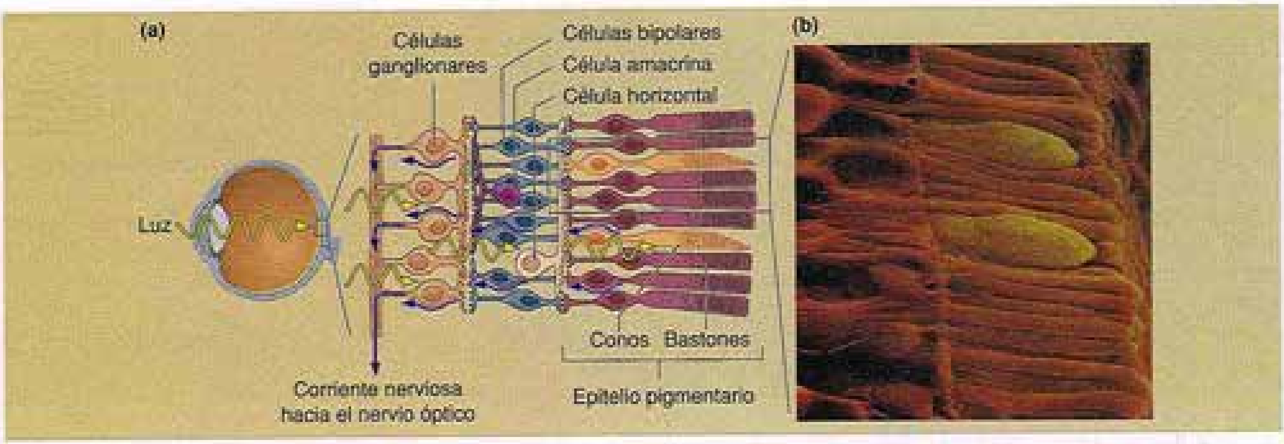


Fig. 32-7. LA RETINA DEL OJO DE LOS VERTEBRADOS. (a) *La luz (que entra desde la izquierda) atraviesa varias capas de células antes de alcanzar a los fotorreceptores (bastones y conos) que tapizan el interior del ojo. Las señales que envían las células fotorreceptoras estimuladas por la luz son transmitidas luego, a través de las células bipolares, a las células ganglionares, cuyos axones convergen y se transforman en el nervio óptico. Las células horizontales y amacrinas, otras neuronas de la retina, también participan en las complicadas vías de transmisión. Parte del procesamiento de la información ocurre en estas vías antes de que los impulsos nerviosos dejen la retina, pero el procesamiento final se realiza en el cerebro.* **(b)** *Microfotografía electrónica de barrido de un corte de retina de vertebrado. Los bastones se ven en naranja y los conos en amarillo. Las otras células de la microfotografía son células horizontales, células bipolares y células amacrinas, todas ellas con un papel muy importante en el procesamiento de la información enviada por conos y bastones.*

transducción: los **bastones** y los **conos**. Los bastones son responsables de la visión en blanco y negro y los conos, de la visión en color. Los bastones no proporcionan un grado de resolución tan grande como los conos, pero son más sensibles a la luz. La luz tenue no estimula a los conos, razón por la cual durante la noche o en penumbras los humanos vemos un mundo descolorido. Los animales nocturnos tienen retinas constituidas casi por completo por bastones y, por lo tanto, no tienen visión en color. Algunos animales diurnos, como ciertos reptiles y ardillas, tienen casi exclusivamente conos. Los primates superiores, incluidos los humanos, tienen bastones y conos.

En la retina de los vertebrados, los fotorreceptores del ojo apuntan hacia la parte posterior del globo ocular (fig. 32-7). Para alcanzar los fotorreceptores, la luz debe atravesar varias capas de neuronas, por lo que sólo un pequeño porcentaje de la luz que cae sobre la córnea alcanza la retina. Los fotorreceptores estimulados envían señales que se transmiten a las **células bipolares** y de éstas a las **células ganglionares**. Este circuito es regulado finamente por interneuronas denominadas horizontales y otras denominadas amacrinas que intercomunican las distintas capas de células de la retina. En cada sinapsis, la liberación de determinados neurotransmisores por parte de cada célula presináptica altera la polaridad de la membrana postsináptica lo cual a su vez modifica la liberación de su neurotransmisor en la siguiente sinapsis. El resultado final de la estimulación por la luz es un cambio en el patrón de descarga de los potenciales de acción en los axones de las células ganglionares. Los axones de todas las células ganglionares de la retina convergen en la parte posterior del globo ocular y forman el **nervio óptico** que conecta la retina con el encéfalo.

El punto de la retina por donde pasa el nervio óptico carece de fotorreceptores y es, por lo tanto, un punto ciego. Sin embargo, como habitualmente vemos el mismo objeto con ambos ojos, las "porciones faltantes" de una imagen son suministradas por el otro ojo.

El área de la retina en la cual se forma la imagen más definida es la **fovea**, que tiene una gran cantidad de células fotorreceptoras formadas casi por completo por conos fuertemente compactados. Las aves, que dependen de la visión por sobre todos los demás sentidos, tienen dos o hasta tres foveas y sus fotorreceptores tienden a estar más apretados (recuadro 32-1, *Conos y bastones*).

La luz visible es sólo una pequeña porción del amplio espectro electromagnético (véase cap. 6, fig. 6-6). Para el ojo humano, el espectro visible va desde la luz violeta, constituida por ondas de luz comparativamente cortas, hasta la luz roja, la onda más larga que podemos ver.

Finalmente en el cuadro 32-1 se comparan las principales modalidades sensoriales en los mamíferos.

La respuesta a la información: la contracción muscular

Los sistemas sensoriales proporcionan una *representación interna* del mundo exterior y de la situación del cuerpo en el espacio. Una de las principales funciones de esta representación es la de orientar los movimientos que constituyen el repertorio conductual de la especie. Por ejemplo, el sistema visual proporciona información sobre la localización y el movimiento de los objetos que nos rodean. Con la incorporación de esa información contextual, los movimientos de cada individuo son controlados por los sistemas motores del sistema nervioso central que permiten mantener la postura, mover el cuerpo, las extremidades, los ojos y la comunicación mediante sonidos y/o gestos.

La respuesta comportamental de un organismo a la información sensorial depende del músculo esquelético, el efector del sistema nervioso somático. Gran parte de las respuestas emocionales y muchos otros ajustes

Recuadro 32-1

Conos y bastones

Tanto los bastones como los conos contienen pigmentos visuales sensibles a la luz, embebidos en membranas apiladas dentro de la célula. Los pigmentos consisten en una proteína, la *opsina*, y un carotenoide, el *retinal*, derivado de la vitamina A. En los bastones, la combinación retinal–opsina forma la molécula de rodopsina. Cuando la rodopsina absorbe luz, el retinal sufre un cambio químico, lo que desencadena un cambio en la conformación de la opsina. Esto pone en movimiento una cascada compleja de reacciones químicas que lleva a un cambio en el potencial de membrana de la célula bastón y, así, a la liberación de neurotransmisor en las sinapsis con las células bipolares.

La visión en color de los seres humanos depende de la presencia de tres tipos diferentes de conos, cada uno de los cuales contiene uno de tres pigmentos visuales: rojo, verde y azul. Cada uno de estos pigmentos está constituido por moléculas de retinal y un tipo de proteína ligeramente distinta. Su combinación nos da la sensación de todos los colores, por adición.

en el ambiente interno también dependen de músculos como el cardíaco y el liso, dos de los efectores del sistema nervioso autónomo.

Los movimientos pueden dividirse en tres grandes clases que se superponen y que pueden distinguirse tanto por su complejidad como por el grado del control que el organismo ejerce sobre ellos:

- *Respuestas reflejas*, innatas e involuntarias, como el reflejo de retirada de un miembro frente a un estímulo doloroso.
- *Patrones motores rítmicos*, como caminar o masticar, que combinan tanto características de los actos reflejos como de acciones voluntarias.
- *Movimientos voluntarios*, que representan el mayor grado de complejidad. Estos movimientos son *propositivos*, dirigidos hacia un objetivo y ampliamente aprendidos.

Una vez entrenados, los sistemas motores ejecutan los programas motores para distintas habilidades con facilidad y, en su mayor parte, automáticamente.

La expresión final de la actividad motora está dada por la **contracción muscular** y las consecuencias de ésta sobre las distintas partes del cuerpo. La contracción muscular consiste en el *acortamiento* de las fibras musculares y el subsiguiente desarrollo de *trabajo mecánico* sobre el sistema artroesquelético, lo que permite el movimiento. Pasaremos ahora a considerar algunos aspectos de la contracción muscular y su control nervioso.

La estructura del músculo esquelético

Como vimos en el capítulo 30, un músculo esquelético consiste en cientos de miles de células o **fibras musculares** unidas por tejido conjuntivo. Cada fibra es una sola célula multinucleada y está rodeada por una membrana celular externa, el **sarcolema**, que posee invaginaciones, a modo de dedos de guante, denominadas **tubos T**. Al igual que la membrana del axón, el sarcolema puede disparar y propagar un potencial de acción.

Dentro del citoplasma de cada fibra muscular hay unas 1.000 a 2.000 **miofibrillas**, las pequeñas unidades estructurales y funcionales de la fibra muscular. Las miofibrillas –formadas por microfilamentos de actina y miosina (véase cap. 2, Un sistema de andamiaje interno: el citoesqueleto)– corren paralelas y fuertemente compactadas a lo largo de la célula, aglomerando a los núcleos en su periferia, donde típicamente se encuentran justo por debajo del sarcolema. Cada miofibrilla está rodeada por una estructura membranosa, el **retículo sarcoplasmático** (fig. 32-8). Los sacos del retículo sarcoplasmático contienen grandes concentraciones

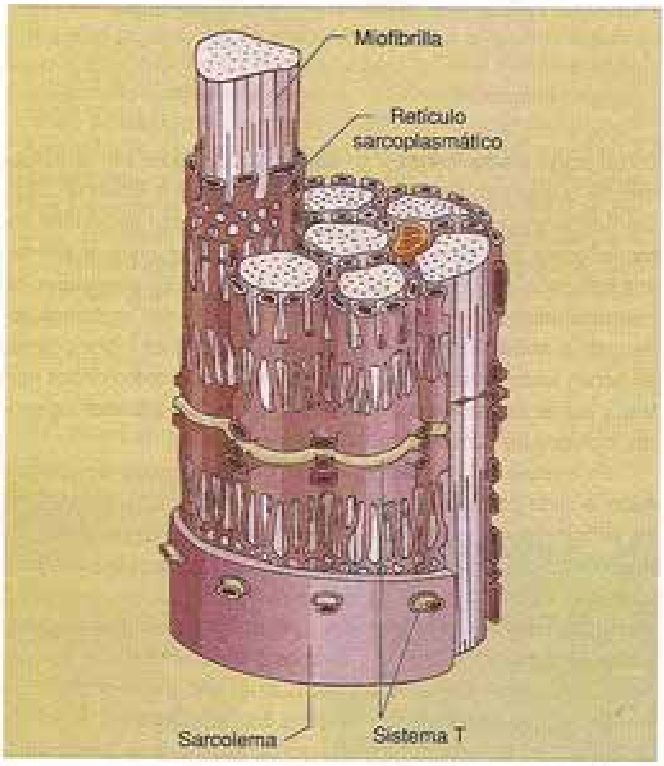


Fig. 32-8. UN GRUPO DE MIOFIBRILLAS. *Dentro de cada fibra muscular esquelética, cada miofibrilla está rodeada por un retículo endoplasmático especializado de las células musculares, el retículo sarcoplasmático. Los sacos del retículo sarcoplasmático son un reservorio de ion calcio (Ca^{2+}), que cuando es liberado provoca la contracción muscular. Atravesando el retículo sarcoplasmático, perpendicular a las miofibrillas, hay un sistema de túbulos transversales, el sistema T. La membrana que forma el sistema T es una invaginación compleja del sarcolema; forma una serie de canales (en el interior de los túbulos transversales, a través de los cuales puede fluir la solución de iones y moléculas que rodean a la célula muscular). A pesar del gran diámetro de la célula, no hay ninguna miofibrilla que esté separada del líquido extracelular por un grosor mayor que el de una típica bicapa de lípidos.*

Cuadro 32-1. *Principales modalidades sensoriales en los mamíferos*

Modalidad sensorial	Estímulo	Localización	Célula receptora
Interorreceptores			
Química simple (oxígeno, dióxido de carbono y pH arterial)	Presión parcial de O_2 y de CO_2; concentración de H^+	Cuerpos carotídeos en el sistema circulatorio; receptores en el bulbo raquídeo	Quimiorreceptores
Osmolaridad	Presión osmótica sanguínea	Hipotálamo	Osmorreceptores
Glucosa	Glucosa plasmática	Hipotálamo	Glucorreceptores
Presión sanguínea sistémica	Estimulación mecánica (presión)	Arco aórtico y seno carotídeo en el sistema circulatorio	Barorreceptores (células receptoras de presión)
Presión vascular	Estimulación mecánica (presión)	Pared de vasos sanguíneos	Terminaciones nerviosas
Gusto	Iones y moléculas disueltas en agua	Lengua y faringe	Papilas gustativas
Olfato	Moléculas disueltas en aire o en agua	Mucosa olfatoria en la cavidad nasal	Neurorreceptores olfatorios
Vomeronasal	Feromonas	Órgano vomeronasal en la cavidad nasal	Neurorreceptores vomeronasales
Somatosensorial			
Tacto	Estimulación mecánica (presión, estiramiento, vibraciones, deslizamiento)	Piel y mucosas	Terminaciones nerviosas libres y encapsuladas (corpúsculos)
Frío-calor	Temperatura	Piel; hipotálamo	Terminaciones nerviosas libres y neuronas centrales
Dolor	Varios (estímulos mecánicos, químicos, térmicos)	Piel; pared de órganos	Terminaciones nerviosas
Propiocepción			
Estiramiento muscular	Estimulación mecánica	Músculos	Huso muscular con terminaciones nerviosas
Tensión	Estimulación mecánica	Órgano tendinoso en los tendones	Terminaciones nerviosas
Posición articular	Estimulación mecánica	Cápsula articular y ligamentos en las articulaciones	Terminaciones nerviosas
Equilibrio			
Aceleración angular y lineal	Estimulación mecánica	Aparato vestibular en el oído interno	Células ciliadas
Audición	Estimulación mecánica (sonido)	Cóclea (órgano de Corti) en el oído interno	Células pilosas
Visión	Luz (fotones)	Retina en el ojo	Fotorreceptores (conos y bastones)

de iones calcio (Ca^{2+}) que, como veremos, cumplen un papel esencial en la contracción muscular.

Las miofibrillas están organizadas en unidades llamadas **sarcómeros**, los cuales se repiten uno tras otro, en serie, dándole al músculo esquelético su patrón estriado característico. En la figura 32-9 se muestra un sarcómero en un corte longitudinal del músculo (fig. 32-9). Cada sarcómero está compuesto por dos tipos de filamentos que corren paralelos entre sí. Los filamentos más gruesos del sarcómero están compues-

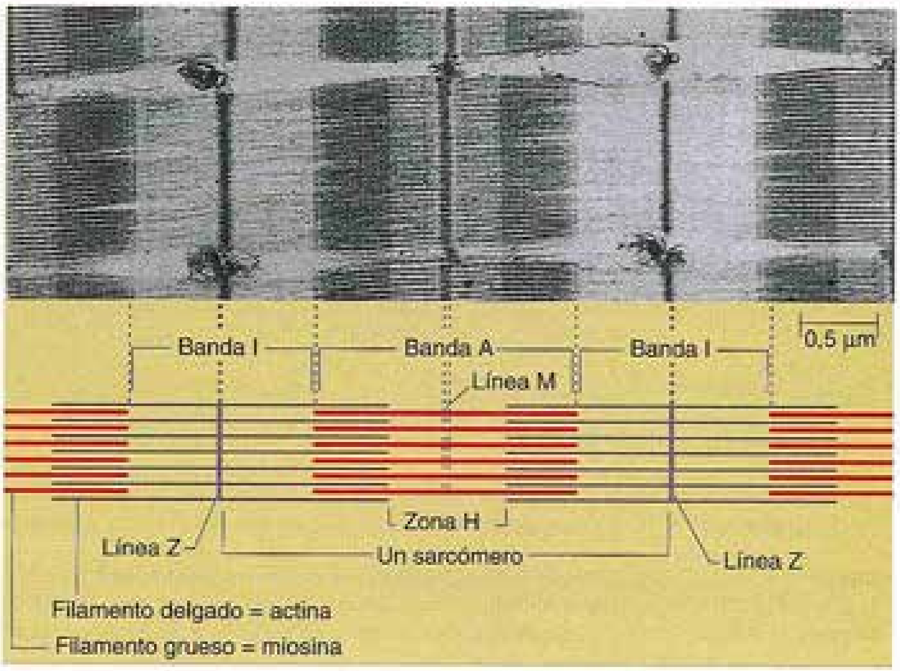


Fig. 32-9. UNIDAD CONTRÁCTIL DEL MÚSCULO ESTRIADO. *Microfotografía electrónica y diagrama de un sarcómero, la unidad contráctil del músculo. Cada sarcómero está compuesto por una estructura de filamentos proteicos gruesos y delgados dispuestos longitudinalmente. La línea Z es la zona en la que están anclados los filamentos delgados de sarcómeros contiguos. La banda I es una región que sólo contiene filamentos delgados. La banda A marca la extensión de los filamentos gruesos. La parte de la banda A en que no hay filamentos delgados se llama zona H. Los filamentos gruesos están interconectados y se mantienen en posición en la línea M. La contracción muscular implica el deslizamiento de los filamentos delgados de actina entre los gruesos de miosina, con el consecuente acortamiento del sarcómero.*

tos por la proteína miosina; los filamentos más delgados son, básicamente, actina. Además de estas proteínas contráctiles, en las miofibrillas hay proteínas estructurales y reguladoras, como veremos más adelante.

La maquinaria contráctil de los músculos

El sarcómero es la unidad funcional de músculo esquelético y la base del mecanismo de la contracción. Cuando se estimula el músculo, los filamentos delgados de actina del sarcómero se deslizan sobre los filamentos gruesos de miosina. Los filamentos delgados están anclados en una lámina proteica, la línea Z, que puede verse en la figura 32-9. El movimiento de la línea Z hace que cada sarcómero se acorte y así se contrae toda la miofibrilla. Como explica el *modelo de filamento deslizante*, entre los filamentos gruesos y delgados se forman puentes cruzados que se rompen y se vuelven a formar rápidamente cuando un filamento se desliza a lo largo del otro.

La contracción muscular es uno de los mejores ejemplos que ilustran cómo los procesos fisiológicos dependen de la estructura del sistema en el que ocurren (fig. 32-10).

Los cordones de actina de los filamentos delgados están compuestos por muchas moléculas globulares de actina ensambladas en una cadena larga. Cada filamento delgado consiste primariamente en dos cadenas de actina enrolladas una alrededor de la otra. Los filamentos gruesos son haces de moléculas de miosina, cada una de ellas formada por dos cadenas proteicas largas y una "cabeza" globular en un extremo. En la molécula, estas dos cadenas se enrollan una alrededor de la otra y las "cabezas" globulares quedan libres. Las cabezas tienen dos funciones cruciales: son los sitios de unión en los cuales se ejerce la fuerza sobre los filamentos delgados durante la contracción y actúan como enzimas que escinden el ATP en ADP + P_i para suministrar la energía requerida para la contracción muscular.

Cuando se estimula una fibra muscular y se da comienzo a la contracción muscular, las cabezas de las moléculas de miosina se aproximan al filamento delgado de actina, al cual se unen formando los "puentes cruzados". Las cabezas describen un movimiento de "bisagra", como el de un remo, empujando y deslizando a ambos tipos de filamentos entre sí (fig. 32-10f). Así, un ciclo repetido de unión, separación y re-unión mueve a los filamentos, unos sobre otros, y hace que las líneas Z que bordean el sarcómero se aproximen. El resultado es el acortamiento de cada sarcómero y, finalmente, el de toda la fibra muscular.

La contracción de los sarcómeros depende del ATP de dos modos:

1. *La hidrólisis del ATP por la molécula de miosina –que posee actividad ATPasa– provee la energía para el ciclo de formación de los puentes cruzados entre la cabeza de miosina y el filamento de actina y la rotación de las cabezas de miosina.*
2. *La combinación de una nueva molécula de ATP con la molécula de miosina después de un ciclo de rotación libera la cabeza de la miosina del sitio de unión con la molécula de actina. La unión de una nueva molécula de ATP permite que el ciclo se continúe en el punto 1.*

De tal forma, la contracción muscular utiliza energía química del ATP, parte de la cual se transforma en energía mecánica (trabajo) y otra parte se libera en forma de calor. La rigidez de los músculos de un cadáver (*rigor mortis*) se debe a que, debido a la ausencia de ATP, todos los puentes cruzados de actina-miosina permanecen trabados.

La regulación de la contracción

¿Por qué nuestros músculos no están contraídos continuamente? La regulación de la contracción en el músculo esquelético depende de otras dos proteínas, la *troponina* y la *tropomiosina*, y del ion Ca^{2+}. Las moléculas de tropomiosina corren a lo largo de las moléculas de actina

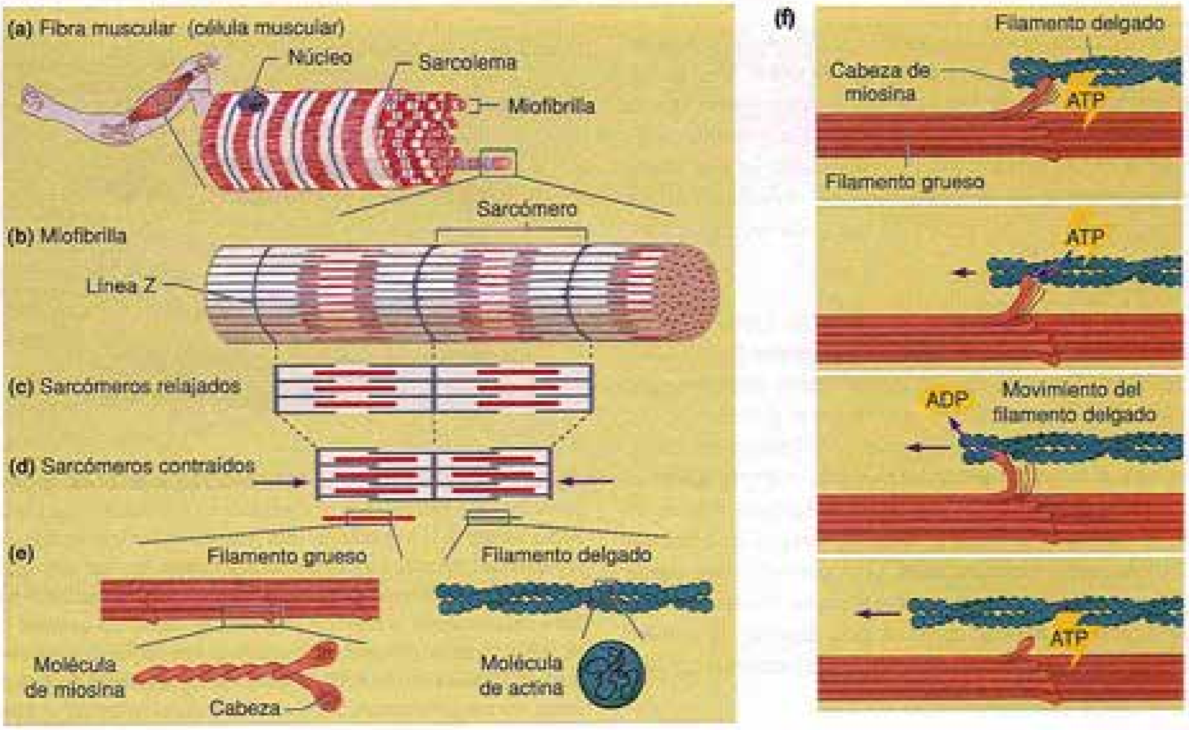


Figura interactiva

Fig. 32-10. LA CONTRACCIÓN MUSCULAR. ***(a)*** *El músculo estriado esquelético se compone de células musculares individuales (fibras musculares), células cilíndricas, con frecuencia de muchos centímetros de longitud.* ***(b)*** *Cada fibra muscular está constituida por subunidades cilíndricas, las miofibrillas, que contienen proteínas contráctiles que se disponen de un extremo de la célula al otro.* ***(c)*** *La miofibrilla está dividida en segmentos, los sarcómeros, por particiones delgadas, las líneas Z. Los sarcómeros de las miofibrillas contiguas se encuentran alineados unos con otros y le dan a la célula muscular su apariencia estriada. Cada sarcómero está constituido por filamentos gruesos y delgados.* ***(d)*** *Cuando son estimulados, los filamentos gruesos y delgados se deslizan uno sobre el otro, el sarcómero se acorta y se juntan las líneas Z.* ***(e)*** *Cada filamento delgado consiste, principalmente, en dos filamentos de actina enrollados entre sí en una cadena helicoidal. Cada cadena está compuesta por moléculas globulares de actina. Los filamentos gruesos consisten en haces de proteína miosina. Cada molécula individual de miosina está compuesto por dos cadenas proteicas enrolladas en una hélice; el extremo de cada cadena se encuentra plegado en una estructura globular, la "cabeza".* ***(f)*** *Mecanismo molecular de la contracción muscular. Las cabezas globulares de miosina, con actividad ATPasa, que sobresalen de los filamentos gruesos actúan como palancas que se unen a los sitios activos de las moléculas de actina de los filamentos delgados y forman puentes cruzados. La energía necesaria para la contracción la suministra la molécula de ATP. Al consumirse un ATP, la cabeza de miosina realiza un movimiento de bisagra y se produce el deslizamiento de los filamentos delgados y, en consecuencia, se acorta el sarcómero y así se contraen la miofibrilla y la fibra muscular. Cuando la molécula de ATP se "consume" –se hidroliza a ADP y fosfato– la adición de nuevo ATP permite que la cabeza de miosina "deshaga" el puente cruzado de unión con la molécula de actina. De nuevo, la molécula de miosina puede unirse a otra molécula de actina. Como este proceso se produce rápidamente a lo largo de todo el tramo de miofibrillas con las cabezas de múltiples moléculas de miosina, los filamentos se deslizan, el sarcómero se acorta y la fibra en su conjunto se contrae. Cuando suficientes fibras se han acortado, todo el músculo lo hace produciendo los movimientos del cuerpo.*

del filamento delgado; bloquean así los sitios activos de unión de los puentes cruzados de actina-miosina (fig. 32-11). Las moléculas de troponina, complejos de proteínas globulares, se ubican a intervalos regulares sobre las cadenas de tropomiosina. Frente a la presencia de Ca^{2+} y al combinarse con este ion, las moléculas de troponina cambian su conformación, lo cual provoca el desplazamiento de las cadenas de tropomiosina y la exposición de los sitios activos de unión de la actina que permiten la formación de los puentes cruzados.

La disponibilidad de Ca^{2+} y el consecuente inicio de la contracción dependen de la estimulación del músculo como resultado de una señal recibida desde una neurona motora.

La unión neuromuscular

Una neurona motora típicamente tiene un solo axón largo que se ramifica al llegar al músculo. Al final de cada rama, el axón sin vaina de mielina se inserta en un surco en la superficie de una fibra muscular y se forma una **unión neuromuscular** (fig. 32-12). La señal que alcanza el músculo está mediada por el neurotransmisor acetilcolina. Sin embargo, a diferencia de la transmisión sináptica entre las neuronas, esta sinapsis química implica sólo excitación. La acetilcolina se combina con receptores del sarcolema y despolariza la membrana de la célula muscular, lo cual genera un potencial pasivo –potencial de placa muscular–. Luego inicia un potencial de acción muscular que corre a lo largo del sarcolema y las invaginaciones del sistema T. Cuando el impulso electroquímico se mueve a través del sistema T, altera las propiedades de membrana del retículo sarcoplasmático, que libera Ca^{2+} al sarcoplasma, el cual libera la inhibición y produce el deslizamiento de las miofibrillas y el consecuente acortamiento de la fibra muscular, según lo descrito anteriormente. Este proceso se denomina *acoplamiento excitación-contracción*. Los iones Ca^{2+} continúan liberándose sólo

mientras la fibra es estimulada; una vez que se detiene la llegada del potencial de acción, los iones son bombeados de nuevo hacia los sacos del retículo sarcoplasmático por transporte activo (véase cap. 3, Transportes pasivos y activos). Así, son los iones Ca^{2+}, interactuando con las proteínas reguladoras troponina y tropomiosina, los que activan e inactivan los procesos de la contracción y la relajación muscular (recuadro 32-2, *Drogas que actúan sobre la unión neuromuscular*).

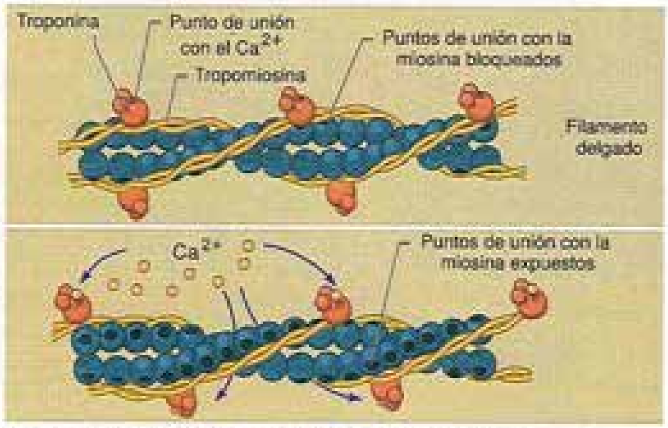


Fig. 32-11. REGULACIÓN DE LA CONTRACCIÓN MUSCULAR. *Las proteínas tropomiosina y troponina tienen un papel regulador en la contracción muscular. Durante el estado relajado de la fibra muscular, estas proteínas inhiben la contracción. Cuando no hay iones Ca^{2+} presentes, las moléculas de tropomiosina –que son como cables largos, dobles y delgados– bloquean los sitios activos de unión para la formación de puentes cruzados de las moléculas de actina con las cabezas de miosina. Las moléculas de troponina, que son proteínas globulares, están situadas a intervalos regulares sobre la larga cadena de tropomiosina. Cada molécula de troponina tiene tres sitios de unión: uno con la actina, otro con la tropomiosina y otro con el Ca^{2+}. Cuando el ion Ca^{2+} es liberado y aumenta su concentración citoplasmática, se une a la troponina, la molécula de tropomiosina cambia de posición y así expone los sitios activos de unión de la actina y permite que se formen los puentes cruzados de unión con las cabezas de miosina.*

La unidad motora

El conjunto del axón de una sola neurona motora y todas las fibras musculares que inerva se conoce como **unidad motora** (fig. 32-12b). El número de fibras musculares de una unidad motora determina cuán preciso es su control. En un músculo que mueve el globo ocular, por ejemplo, una unidad motora puede contener 3 a 7 fibras musculares y, por lo tanto, se puede ejercer un control muy fino, mientras que en el bíceps, que mueve al brazo, cada unidad motora contiene más de un millar de fibras. Dentro de un músculo dado, las fibras de las diferentes unidades motoras están entremezcladas. Un movimiento leve puede involucrar la contracción de sólo unas pocas unidades motoras. La fuerza de la contracción del músculo como un todo depende del número de unidades motoras que se hayan activado y de la frecuencia con que sean estimuladas a través de los axones motores.

Integración sensoriomotora durante el movimiento

La acción intencionada en los organismos complejos requiere una coordinación fina de la actividad simultánea de numerosas vías motoras. Una de las funciones clave de los sistemas motores es la selección de una respuesta apropiada en cualquier momento dado y la focalización de la compleja maquinaria del movimiento sobre esa acción. Los humanos ejercitamos un rango destacable de conductas intencionadas que no sólo reflejan nuestras capacidades cognitivas altamente evolucionadas, sino también un alto grado de plasticidad en el control del movimiento.

La acción integradora del sistema nervioso central que hace posible los movimientos depende de una jerarquía de controles motores dentro de un único sistema. Los reflejos medulares son el ejemplo más simple de la acción intencionada y estos mecanismos espinales son cri-

(a)

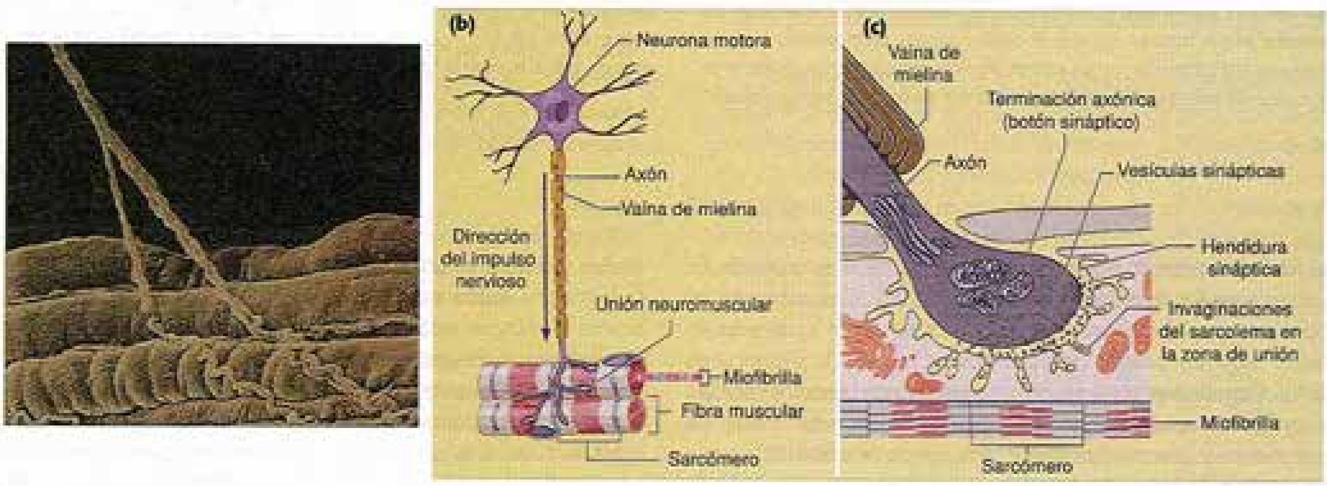


Fig. 32-12. LA UNIÓN NEUROMUSCULAR. (a) *Microfotografía electrónica de barrido que muestra el axón de una neurona motora que se ramifica sobre tres fibras musculares esqueléticas (unidad motora).* **(b)** *En la neurona motora, la información es recibida por las dendritas y el cuerpo celular que llevan la señal al cono axónico. El potencial de acción iniciado allí viaja a lo largo del axón, que está aislado por una vaina de mielina compuesta por las membranas de las células de Schwann. El axón de cada neurona motora se ramifica; cada rama forma una unión neuromuscular con una fibra (célula) muscular diferente. La neurona motora y las numerosas fibras musculares que inerva se conocen como una unidad motora. La estimulación de un axón motor estimula a todas las fibras en esta unidad motora. Dentro de un músculo dado, las fibras de diferentes unidades motoras están entremezcladas.* **(c)** *La unión neuromuscular es un tipo particular de sinapsis química. Un potencial de acción conducido a lo largo del axón de una neurona motora libera acetilcolina desde las vesículas sinápticas hacia la hendidura sináptica. Este neurotransmisor se combina con sitios receptores sobre el sarcolema, lo cual altera la permeabilidad de la membrana y se inicia un potencial de placa primero y luego un potencial de acción en la fibra muscular.*

Recuadro 32-2

Drogas que actúan sobre la unión neuromuscular

Muchas drogas actúan específicamente. Por ejemplo, el curare, una sustancia que se obtiene de un extracto vegetal que los indígenas de la selva amazónica usaban para envenenar las puntas de sus flechas, bloquea la excitación del músculo al unirse a los receptores de acetilcolina del sarcolema y produce parálisis: cuando el diafragma se paraliza, los movimientos respiratorios se detienen. En dosis más bajas, análogos sintéticos del curare se utilizan comúnmente en medicina como un relajante muscular durante la cirugía.

Por su parte, la toxina bacteriana del botulismo impide que las terminales nerviosas liberen acetilcolina y, de este modo, mata por parálisis de los músculos que controlan la respiración. Dosis pequeñas de esta toxina, conocida como "botox", se utilizan en aplicaciones estéticas, pues al paralizar los músculos evita en cierto grado la manifestación de arrugas en la piel.

ticos para la ejecución de cualquier movimiento. Así, en la jerarquía de estructuras que controlan la función motora, la médula espinal es la más básica y fundamental, es el punto final de decisión para los movimientos voluntarios, así como para las acciones reflejas.

El nivel siguiente de la jerarquía motora es el tronco encefálico y el nivel más alto es la corteza cerebral. Cada uno de estos dos niveles contiene varias áreas anatómicamente diferenciadas que proyectan a la médula espinal. Dos estructuras asociadas, el cerebelo y los núcleos de la base –acúmulos de cuerpos neuronales que se encuentran en la base de los hemisferios cerebrales–, no están implicadas directamente en la producción del movimiento, pero modulan y controlan las acciones de los sistemas corticoespinales y del tronco del encéfalo.



Fig. 32-13. Uno de los tantos ejemplos de integración de la percepción sensorial y de la respuesta motora.

Los sistemas motores disponen de un flujo continuo de información sensorial sobre los acontecimientos del entorno, la posición y la orientación del cuerpo y las extremidades y el grado de contracción de los músculos. Cada nivel recibe, gracias a un *sistema de retroalimentación*, información que procede de la periferia y de ese modo puede ser informado especialmente del efecto de su acción. Los sistemas motores utilizan esta información para seleccionar la respuesta apropiada y para realizar ajustes durante el desarrollo del movimiento. Por otra parte, los niveles superiores son capaces de controlar la información que les llega, lo que permite una modulación muy fina de su actividad.

En conclusión, las actividades complejas requieren contracciones –concertadas con precisión en el tiempo– de diferentes grupos de fibras en grupos antagónicos de músculos, con frecuencia en diferentes partes del cuerpo. La actividad motora generada es planificada y ejecutada a partir de distintos niveles jerárquicos de control del movimiento. Además, muchas de las actividades más complejas de un animal –y a menudo más críticas– se llevan a cabo en respuesta a objetos que se mueven con rapidez en su ambiente (considérese el lanzamiento en picada de un halcón desde grandes alturas para capturar a un ratón que trata de ocultarse). Mientras que una acción en un animal surge de manera inmediata como resultado de una necesidad biológica, y las acciones posteriores tienden de manera irreflexiva a satisfacer esa necesidad, las acciones humanas pueden surgir sin correlación con una necesidad biológica. Pueden inspirarse en propósitos a corto, mediano o largo plazo, en cuya formación participan factores sociales e individuales (que son culturales) y el pensamiento, que formula el objetivo de la acción, correlaciona esas acciones con el motivo y traza el esquema fundamental de la solución de aquel problema o deseo que el hombre se plantea. En muchos casos, las acciones individuales se originan a partir de principios éticos o ideales colectivos. Así, menos esencial desde el punto de vista biológico, pero igualmente maravilloso como ejemplo de la integración exquisita de la percepción sensorial y de la respuesta motora, es un hecho que ocurre numerosas veces los fines de semana: un ser humano golpeando con el pie una pelota con la fuerza, la velocidad y la dirección adecuadas como para que se estrelle en una red defendida por otro ser humano dispuesto a quedarse con la pelota en sus manos (fig. 32-13).

En síntesis

Procesamiento sensorial: la iniciación del impulso nervioso

1. La información sensorial es recibida por el sistema nervioso periférico y procesada por neuronas y sinapsis sensoriales de la médula espinal y del encéfalo. La sensación es la respuesta de los receptores sensoriales a estímulos específicos y su posterior procesamiento neurofisiológico. La percepción es el resultado de la integración y el procesamiento de las sensaciones por los centros nerviosos superiores; estos procesos ocurren sobre la base de experiencias pasadas y producen un todo explicable y consciente.
2. El procesamiento sensorial comienza con la transducción, que consiste en la conversión de la energía de un estímulo (presión, calor, moléculas, vibraciones o luz) en la energía eléctrica de un potencial nervioso. En todos los casos primero se origina un potencial generador o receptor. Si este potencial supera cierto umbral, se genera un potencial de acción que viaja por las vías sensoriales aferentes.
3. Las diferentes modalidades entre los sentidos (tacto, visión u olfato) radican en la especificidad del receptor, la frecuencia de transmisión, las vías sensoriales y su análisis e interpretación en zonas especiales del sistema nervioso central.
4. Existen distintos tipos de receptores sensoriales: los mecanorreceptores, que responden al tacto, a la posición del cuerpo y al estímulo de ondas sonoras; los quimiorreceptores, que responden al sabor, al olor y a la concentración de sustancias en el medio interno; los fotorreceptores, que responden a la luz; los termorreceptores y los nocirreceptores. Algunos animales también tienen electrorreceptores y magnetorreceptores.
5. Los sistemas sensoriales reciben información del ambiente y la transmiten al sistema nervioso central, que la utiliza para cuatro funciones: el mantenimiento de la activación nerviosa, la percepción, la regulación de las funciones de los órganos internos y el control del movimiento, incluidos los movimientos reflejos. El sistema nervioso también recibe información desde el interior del cuerpo y la usa en la regulación de la homeostasis del organismo (temperatura corporal, presión sanguínea, frecuencia cardíaca y respiratoria, etc.).

Los principales sistemas sensoriales de los animales

6. El sistema somatosensorial posee mecanorreceptores distribuidos por todo el cuerpo. Procesa diversas sensaciones: la estimulación mecánica de la superficie corporal provoca la sensación táctil; los desplazamientos mecánicos de los músculos y las articulaciones provocan la propiocepción, que conduce a la sensación de la postura corporal; los estímulos químicos, mecánicos o térmicos nocivos provocan dolor (nocicepción); los estímulos fríos y calientes provocan sensaciones térmicas.
7. La quimiorrecepción es el más primitivo y extendido de los sentidos animales. Los quimiorreceptores captan diversos tipos de moléculas disueltas en el agua o en el aire. Los exterorreceptores obtienen información de estímulos químicos a distancia; los interorreceptores registran variaciones en parámetros fisiológicos.
8. En los vertebrados terrestres, el olfato depende de la quimiorrecepción de sustancias transportadas por el aire. El sabor de los alimentos depende de los estímulos que llegan hasta el epitelio olfativo, ya que a través del gusto sólo se diferencian los sabores dulce, ácido, amargo y salado. Las feromonas son captadas por el órgano vomeronasal. Todas estas sensaciones químicas intervienen en un amplio abanico de comportamientos básicos que involucran alimentación, reproducción, relaciones sociales y alarma.
9. La audición es la percepción de los sonidos a través de las vibraciones que se producen en el aire y en el agua. En el oído de los mamíferos se reconocen tres zonas: oído externo, medio e interno. El oído externo consta de un pabellón y un canal auditivo. Estas estructuras colectan y encauzan el sonido hacia el oído medio, una cavidad llena de aire limitada por dos membranas (el tímpano y la membrana oval) conectadas por tres pequeños huesos (martillo, yunque y estribo). Estos huesos amplifican las ondas sonoras mediante percusión sobre la ventana oval. El oído interno es un sistema complejo de cámaras y tubos intercomunicados. En uno de ellos, la cóclea, se encuentran los mecanorreceptores que traducen en impulsos nerviosos los estímulos mecánicos que llegan a su superficie en forma de vibraciones.
10. El sistema vestibular está formado por los canales semicirculares, el utrículo y el sáculo, en el oído interno, que están relacionados con el equilibrio y la posición relativa de nuestro cuerpo en el espacio. Presentan células ciliadas, inmersas en un líquido viscoso, que responden a cambios en la posición de la cabeza con respecto a la gravedad y la aceleración. El movimiento vertical u horizontal estimula al sáculo y al utrículo mediante la acción de otolitos.
11. La luz atraviesa el ojo de los vertebrados por medio de dos estructuras transparentes, la córnea y el cristalino. Este último enfoca una imagen invertida sobre la retina, en la parte posterior del globo ocular. La disposición de las fibras del nervio óptico vuelve a invertir la imagen, que llega a la corteza cerebral en su posición original. La visión estereoscópica proviene de la superposición del campo visual de ambos ojos.
12. La retina del ojo de los vertebrados contiene dos tipos de fotorreceptores: los bastones y los conos. Los bastones son responsables de la visión acromática; los conos, de la visión en color. Los fotorreceptores estimulados envían señales a las células bipolares y a las células ganglionares. Los axones de las células ganglionares forman el nervio óptico que conecta la retina con el encéfalo.

La respuesta a la información: la contracción muscular

13. Los movimientos se dividen en tres clases: respuestas reflejas (innatas e involuntarias), patrones motores rítmicos (combinan características de los actos reflejos y las acciones voluntarias) y movimientos voluntarios (aprendidos y propositivos).
14. El músculo esquelético está formado por cientos de miles de células musculares multinucleadas (fibras) unidas por tejido conec-

En síntesis *(Cont.)*

tivo. La membrana celular (sarcolema) presenta invaginaciones denominadas tubos T. El sarcolema puede disparar y propagar un potencial de acción. En el citoplasma hay entre 1.000 y 2.000 miofibrillas.

15. Las miofibrillas se organizan en sarcómeros, que se repiten en serie y son la unidad funcional del músculo esquelético. Cada sarcómero está formado por dos tipos de filamentos contráctiles: gruesos, compuestos por miosina y delgados, compuestos por actina, tropomiosina y troponina.

16. La contracción muscular produce el acortamiento de la fibra muscular y así transmite fuerza al sistema artroesquelético. Se produce una transformación de energía química (ATP) en energía mecánica (trabajo muscular) y calor.

17. Cuando el músculo es estimulado, los filamentos de actina se deslizan sobre los de miosina. Los filamentos de actina están anclados en una lámina proteica (la línea Z), cuyo movimiento hace que cada sarcómero se acorte. Este movimiento contrae toda la miofibrilla. Según el modelo de filamento deslizante, entre los filamentos gruesos y delgados se forman puentes cruzados que se rompen y se vuelven a formar rápidamente al deslizarse un filamento a lo largo del otro.

18. La hidrólisis de ATP por parte de la miosina provee la energía para la formación de los puentes cruzados entre la miosina y la actina y para la rotación de su sitio de unión con la actina. La interacción con una nueva molécula de ATP libera a la miosina del sitio de unión con la actina.

19. La regulación de la contracción del músculo esquelético depende del ion Ca^{2+} y de las proteínas troponina y tropomiosina. La tropomiosina bloquea los sitios activos de unión de los puentes cruzados de actina-miosina. Cuando las moléculas de troponina se combinan con el Ca^{2+}, cambian su conformación. Esto provoca el desplazamiento de las cadenas de tropomiosina y la exposición de los sitios de unión de los puentes cruzados.

20. El inicio de la contracción muscular depende de la estimulación producida por una neurona motora. El axón se inserta en la fibra muscular y forma la unión neuromuscular (un tipo de sinapsis química). El neurotransmisor acetilcolina se combina con receptores del sarcolema y despolariza la membrana de la célula muscular, generando un potencial pasivo. Luego inicia un potencial de acción muscular que viaja a lo largo del sarcolema y las invaginaciones del sistema T. A causa del impulso, el retículo sarcoplasmático libera Ca^{2+} al sarcoplasma. Esto produce la liberación de la inhibición por parte de la tropomiosina y el deslizamiento de las miofibrillas y el acortamiento de la fibra muscular.

21. El conjunto del axón de la neurona motora y todas las fibras musculares que inerva se denomina unidad motora. La precisión del movimiento y/o la fuerza de la contracción del músculo depende del número de fibras musculares de cada unidad motora, del número de unidades motoras activadas y de la frecuencia con que son estimuladas.

22. Existen distintos niveles jerárquicos de control de la actividad motora: la médula espinal es el más básico y es el punto final de decisión para los movimientos voluntarios y para las acciones reflejas. El nivel siguiente es el tronco encefálico y el más alto, la corteza cerebral. Cada uno de estos dos últimos niveles tiene áreas que se proyectan a la médula espinal. El cerebelo y los núcleos de la base no están implicados directamente en la producción del movimiento, pero modulan y controlan las acciones de los sistemas corticoespinales y del tronco del encéfalo. La retroalimentación que ejerce el sistema sensorial durante el movimiento permite regular la salida motora.

Cuestionario

1. El ojo enfoca imágenes sobre la retina de modo que el patrón de iluminación estimula a los fotorreceptores y así, por el nervio óptico, viajan trenes de potenciales de acción hacia el cerebro. Pero cuando se frotan los ojos cerrados con los dedos y se ejerce una presión intensa, en el campo visual suele aparecer una mancha visible con los ojos cerrados. Sin embargo, si los párpados sólo se rozan, la mancha no aparece. ¿Cómo se explica este fenómeno?

2. Ludwig van Beethoven nació en la ciudad de Bonn (Alemania) el 16 de diciembre de 1770. Perdió tempranamente la audición, pero eso no le impidió componer algunas de las obras más impresionantes de la historia de la música. Cuando todavía su sordera no era total, percibía algunas frecuencias por conducción ósea, con la ayuda de una varilla de madera que tomaba entre los dientes y la colocaba sobre la tapa del piano para captar los cambios de vibración. Esta maniobra da un indicio acerca de la localización en el sistema auditivo del problema que produjo la sordera de Beethoven. ¿Cuál es esa localización?

3. Cuando se está sumergido en la bañera, se escucha mucho mejor con la cabeza fuera que dentro del agua. ¿Qué analogía hay entre este fenómeno y la acción de los huesecillos del oído?

4. El cerebro humano percibe el mundo que lo rodea a través de los sentidos. Las acciones son el resultado de la integración que existe entre la percepción sensorial y la respuesta motora. A veces, el cerebro forma imágenes engañosas del entorno (ilusiones ópticas) o recibe mensajes subliminales. Mauritz Cornelis Escher (1898-1972) exploró el tema de las ilusiones ópticas en

Cuestionario

muchas de sus obras, por ejemplo en *La cinta de Moebius* (1962) (abajo a la izquierda).

a. Observe el esquema de una cinta de Moebius. ¿Cuántos lados y cuántos bordes tiene?

b. La percepción que se tiene al dar un primer vistazo a una cinta de Moebius, ¿es falsa o errónea?

c. Investigue qué es la percepción subliminal y busque ejemplos de posibles mensajes subliminales cinematográficos o publicitarios.



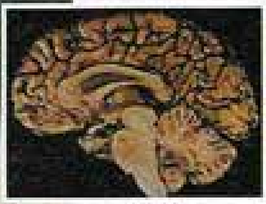
5. Tápese el ojo izquierdo. Observe la cruz de abajo con el ojo derecho, a una distancia de 10-15 cm. Acerque y aleje el papel muy lentamente.

a. ¿Qué sucede con el punto?

b. ¿Cómo se explica esto en términos de la organización estructural del ojo?

X ●

Capítulo 33



Procesamiento de la información

Hay algunas localizaciones aproximadas para grandes parcelas del cerebro de categorías generales de percepciones y estados mentales, pero no se puede decir absolutamente nada de los procesos físicos que me llevaron a escribir la frase precedente en oposición a la infinidad de frases que podría haber escrito.

RICHARD LEWONTIN

El cirujano y antropólogo francés Paul Broca (1824-1880) propuso en 1864 que el hemisferio izquierdo del cerebro está relacionado con el habla. Así, este enunciado constituyó uno de los primeros intentos de relacionar una conducta humana específica con una parte particular de nuestro cerebro. A partir de entonces se estableció una discusión entre quienes proponían que las funciones mentales estaban localizadas en áreas determinadas de la corteza cerebral –localizacionistas– y quienes sostenían que estas funciones eran el producto de la actividad de toda la corteza –globalistas–, controversia que persistió por casi un siglo. En la actualidad se considera que los comportamientos complejos del cerebro humano se basan en la actividad de **circuitos neuronales** que se distribuyen por todo el encéfalo. Ésta es una postura intermedia entre la localizacionista y la globalista, ya que considera que cada función tiene una localización pero que no existe un "centro", sino circuitos distribuidos por el encéfalo que procesan información.

Historia de la biología
Anatomía y fisiología · 1810

El comportamiento animal y el humano están sustentados, en última instancia, por las respuestas motoras que se originan en el sistema nervioso, que controlan el movimiento muscular y la secreción glandular. Esta suma total de las acciones de un animal o del ser humano se modifica constantemente en respuesta a estímulos procedentes del ambiente. Algunas de estas respuestas son reflejos simples y predecibles. Otros comportamientos más complejos son altamente dependientes de la información almacenada, procedente de experiencias pasadas y, por lo tanto, resultan menos predecibles para un observador. El sustrato físico que subyace en todo el comportamiento está formado, como se mencionó, por los circuitos de neuronas interconectadas que procesan la información. A diferencia de los circuitos eléctricos, las redes nerviosas no son simples conexiones de cables, sino que exhiben *plasticidad*, es decir, tienen la capacidad de experimentar modificaciones funcionales y, hasta cierto punto, incluso anatómicas, en respuesta a la experiencia.

La gran mayoría de los circuitos neuronales que procesan información se encuentran situados en el encéfalo (véase cap. 31, La evolución de los sistemas nerviosos), formado por una serie de estructuras nerviosas que, a lo largo de la evolución, como se verá a continuación, fue adquiriendo mayor complejidad al incorporar nuevos circuitos neurales que se fueron sumando e integrando a los ya existentes.

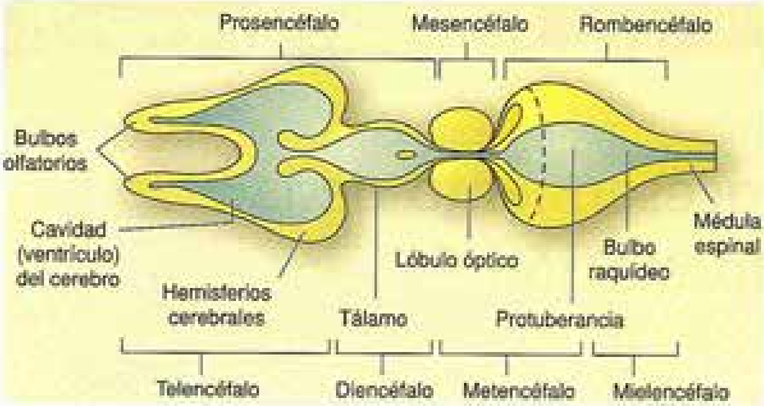


Fig. 33-1. EL ENCÉFALO DE LOS VERTEBRADOS. *Estructura anatómica general del encéfalo de los vertebrados, con su organización primariamente lineal. El encéfalo se ha cortado horizontalmente para mostrar los ventrículos (cavidades) cerebrales que se continúan con el interior de la médula espinal. Al igual que el canal central de la médula espinal, los ventrículos están llenos de líquido cefalorraquídeo. El bulbo raquídeo, la protuberancia y el mesencéfalo se denominan en conjunto tallo o tronco cerebral. La localización del cerebelo, que es una proyección dorsal del rombencéfalo, se indica con línea punteada.*

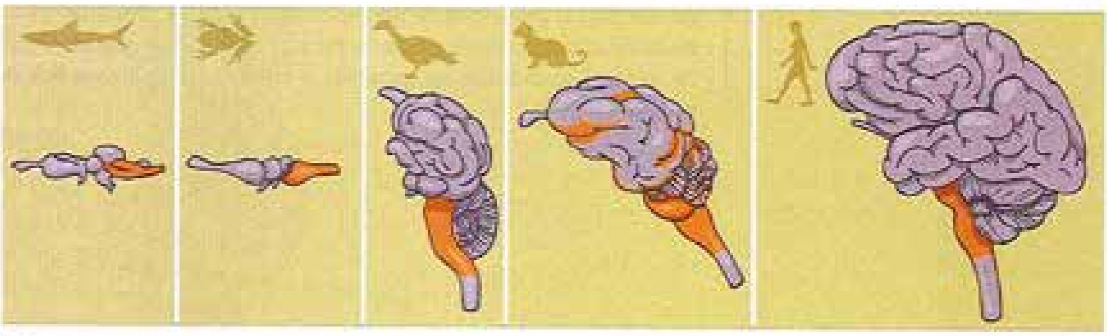


Fig. 33-2. ENCÉFALOS DE CINCO GRUPOS DE VERTEBRADOS. *Los tallos cerebrales (se indican en anaranjado oscuro) incluyen el bulbo raquídeo, la protuberancia y el mesencéfalo, que son aproximadamente iguales en los diferentes grupos de vertebrados. Sin embargo, el encéfalo se ha vuelto progresivamente más grande en el curso de la evolución y sus dos segmentos se han plegado hacia arriba formando los dos hemisferios cerebrales. La corteza cerebral, la superficie externa de los hemisferios cerebrales, alcanza su mayor desarrollo en los delfines y en los primates, en particular en Homo sapiens. El lóbulo olfatorio, fácilmente visible en la mayoría de los cerebros de los vertebrados en el extremo anterior, en el cerebro humano se encuentra oculto por los hemisferios cerebrales, que están mucho más desarrollados.*

El encéfalo de los vertebrados

Como en toda estructura anatómica adaptativa, las características del encéfalo de los vertebrados actuales fueron modeladas por largos procesos selectivos que operaron en el transcurso de la historia del linaje.

El encéfalo de los vertebrados tuvo su comienzo evolutivo como una serie de tres protuberancias situadas en el extremo anterior del tubo neural hueco. Este ordenamiento se repite durante el desarrollo embrionario del sistema nervioso de los vertebrados. Así, a partir del tubo neural dorsal se desarrollan el encéfalo y la médula espinal (véase cap. 42, fig. 42-9).

En peces, anfibios y reptiles, las tres protuberancias anteriores conservan su disposición lineal y constituyen el "cerebro posterior" o **rombencéfalo**, el "cerebro medio" o **mesencéfalo** y el "cerebro anterior" o **prosencéfalo** (fig. 33-1). En cambio, en las aves y en los mamíferos, estos "cerebros" se pliegan uno sobre otro en el curso del desarrollo embriológico y le dan la forma característica del encéfalo adulto. Así, los términos rombencéfalo, mesencéfalo y prosencéfalo describen las principales regiones del cerebro de todos los vertebrados, incluidas las del encéfalo humano (cuadro 33-1). Las cavidades o *ventrículos cerebrales* persisten en el encéfalo maduro y contienen el mismo líquido cefalorraquídeo que se encuentra dentro de la médula espinal y rodea el sistema nervioso central (véase cap. 31, El sistema nervioso central: médula espinal y encéfalo). El rombencéfalo se subdivide en mielencéfalo y metencéfalo y el prosencéfalo, en diencéfalo y telencéfalo. Este encéfalo de cinco vesículas cerebrales se diferenciará, a lo largo del desarrollo embrionario, en todas las estructuras que se mencionarán a lo largo de este capítulo.

El encéfalo está muy bien protegido por los huesos del cráneo, las meninges y el líquido cefalorraquídeo. Al igual que la médula espinal, está formado por la sustancia blanca (los axones revestidos de mielina) y la sustancia gris (los somas y las dendritas de un enorme número de neuronas y las células de la glía). Tanto en la sustancia gris como en la blanca se encuentran numerosas células gliales, que exceden en número a las neuronas (véase cap. 31, La neurona: la unidad estructural y funcional del sistema nervioso).

Rombencéfalo y mesencéfalo: tronco cerebral y cerebelo

En los vertebrados, el **tronco** o **tallo cerebral** está formado por el **bulbo raquídeo**, la **protuberancia** (que corresponden al rombencéfalo) y el mesencéfalo. El tronco cerebral es sorprendentemente similar en animales tan diferentes como los peces y *Homo sapiens* (fig. 33-2). Toda la información que entra al cerebro o sale de él desde la periferia o hacia ella pasa por esta estructura y entre sus características se pueden mencionar:

Cuadro 33-1. *Principales divisiones y algunas estructuras del sistema nervioso*



- Control de las actividades automáticas que permiten la supervivencia.
- Al igual que la médula espinal, contiene núcleos de neuronas involucrados en ciertos reflejos, como por ejemplo la tos, el vómito o los reflejos oculares.
- Los centros nerviosos del bulbo controlan el latido cardíaco, la presión arterial y la respiración, razón por la cual un golpe asestado en la base del cráneo puede ser fatal.
- Las estructuras del tronco tienen un papel central en la conciencia, la atención y en el ciclo vigilia-sueño.

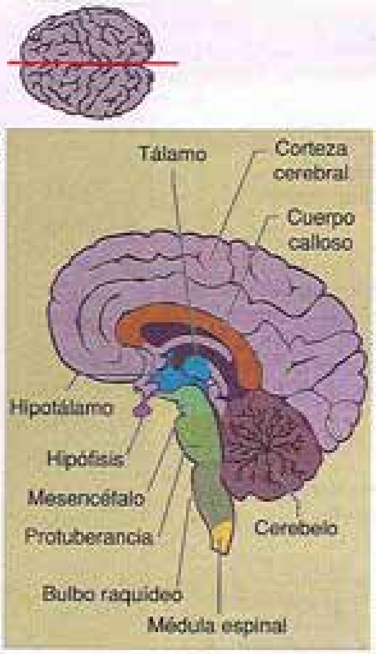
De la superficie inferior del encéfalo surgen doce pares de nervios craneales. El tronco cerebral contiene neuronas sensoriales y motoras que forman diez de los doce nervios craneales, cuya función consiste en enviar mensajes a la cabeza, el cuello y la mayor parte de los órganos importantes del pecho y del abdomen y en recibirlos desde ellos.

El tronco cerebral es atravesado, en ambas direcciones, por las fibras nerviosas sensitivas y motoras que pasan entre la médula espinal y los centros superiores del encéfalo. Muchos de estos tractos de fibras se *cruzan* en el tronco cerebral; las fibras sensitivas pasan desde el lado derecho del cuerpo hacia el hemisferio cerebral izquierdo y, a su vez, este hemisferio inerva los músculos del lado derecho. El mismo cruce se produce entre las fibras sensitivas desde el lado izquierdo del cuerpo y las fibras motoras que salen del hemis-

Figura interactiva

WWW

(a)



(b) (c)

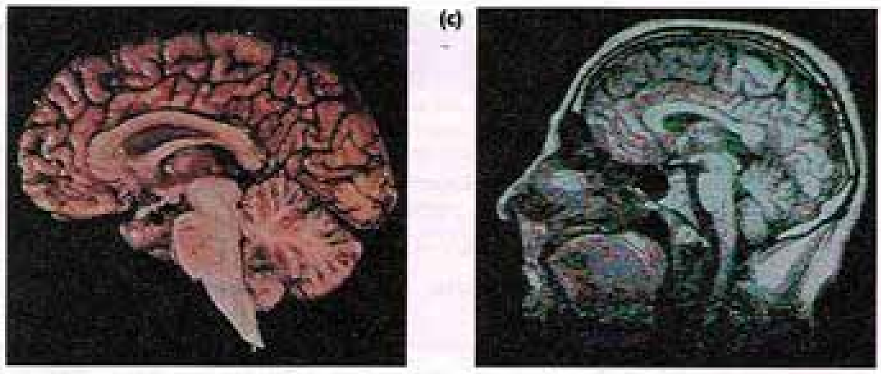


Fig. 33-3. EL ENCÉFALO HUMANO. ***(a)*** *Diagrama,* ***(b)*** *fotografía y* ***(c)*** *imagen de resonancia magnética del encéfalo humano visto en un corte longitudinal. La corteza cerebral es casi por completo sustancia gris, formada por los cuerpos celulares de las neuronas, por las dendritas y las células de la glía. El cuerpo calloso y el tallo cerebral son predominantemente sustancia blanca y están constituidos por axones con mielina. La técnica de obtención de imágenes por resonancia magnética (RM) es uno de los varios nuevos métodos de diagnóstico disponibles para los neurólogos.*

ferio derecho. Este entrecruzamiento es una de las principales características de la organización de todos los sistemas nerviosos de los vertebrados.

En los peces y los anfibios, una parte importante del mesencéfalo está constituida por los lóbulos ópticos, que reciben fibras de los nervios ópticos. En los mamíferos, el análisis de la información visual ha pasado a ser una función del prosencéfalo; el mesencéfalo actúa principalmente como un centro de relevo y de reflejos.

El **cerebelo** (que también corresponde al rombencéfalo) coordina el movimiento voluntario de los músculos, regula el tono muscular y realiza un ajuste fino del equilibrio del cuerpo. Recibe información sensorial visual y auditiva y de las articulaciones y los músculos, así como de las vías motoras. Mediante la integración de esta información, el cerebelo realiza su función de coordinación motora.

El prosencéfalo: diencéfalo y telencéfalo

En el embrión, el prosencéfalo se divide en el diencéfalo y el telencéfalo. El diencéfalo es un centro coordinador fundamental del encéfalo. El telencéfalo llega a su máxima expresión en los delfines y primates (especialmente el ser humano) (fig. 33-3), debido a su mayor tamaño en relación con la masa corporal, su mayor complejidad y su mayor número de funciones.

Diencéfalo: tálamo, hipotálamo y glándula pineal

El **tálamo**, dos masas ovoides de materia gris apretujadas dentro del encéfalo, constituye el principal centro de comunicación entre el tronco cerebral y los centros superiores del cerebro. Así, varios núcleos diferentes procesan y clasifican la información sensorial, cada uno especializado en un tipo de información particular. La información proveniente de todos los sentidos (a excepción del olfato) es redirigida por el tálamo a los centros correspondientes del cerebro. El tálamo también interviene en la regulación de las emociones y de los estados de alerta.

El **hipotálamo**, a pesar de su pequeño tamaño, es uno de los centros de regulación homeostática más importantes del encéfalo. Sus núcleos coordinan las actividades asociadas con el comportamiento instintivo (el sexo, el hambre, la sed y el placer), la motivación, así como la expresión periférica de los estados emocionales. Esta región del cerebro es el centro principal para la integración de los sistemas nervioso y endocrino y, al mismo tiempo, controla la expresión de los ritmos circadianos (véase cap. 34, ensayo 34-1) a través de un grupo de neuronas –los núcleos supraquiasmáticos– localizados en su parte basal.

La **glándula pineal** también forma parte del diencéfalo, se ubica dorsal al tálamo y produce la hormona *melatonina*. Esta glándula recibe información desde el núcleo supraquiasmático, nuestro reloj biológico o marcapasos, a través de la división simpática (véase cap. 31, El sistema nervioso de los vertebrados).

El telencéfalo o cerebro

El telencéfalo es la estructura que más cambios ha experimentado en el curso de la evolución de los vertebrados. En los peces y los anfibios está relacionado casi exclusivamente con la información olfatoria y se conoce como rinencéfalo, o "cerebro olfativo". En los mamíferos, la porción central del telencéfalo constituye lo que conocemos como "cerebro" propiamente dicho, con sus dos hemisferios. Su tamaño relativo con respecto a otras partes del encéfalo es muy grande. Este incremento alcanza su máxima expresión (hasta el momento) en el cerebro humano, en el cual los muchos surcos y circunvoluciones de su superficie plegada, la **corteza cerebral**, aumentan notablemente su área superficial. En los humanos, el cerebro ocupa el 80% del volumen total del encéfalo. El plegamiento de la corteza permite que su enorme área de 1.800 cm² quepa dentro de los límites del cráneo. Los hemisferios cerebrales se conectan entre sí por una masa de fibras mielínicas muy compacta, el **cuerpo calloso**. Como vimos, cada hemisferio cerebral controla funciones somáticas, sensoriales y motoras en forma cruzada

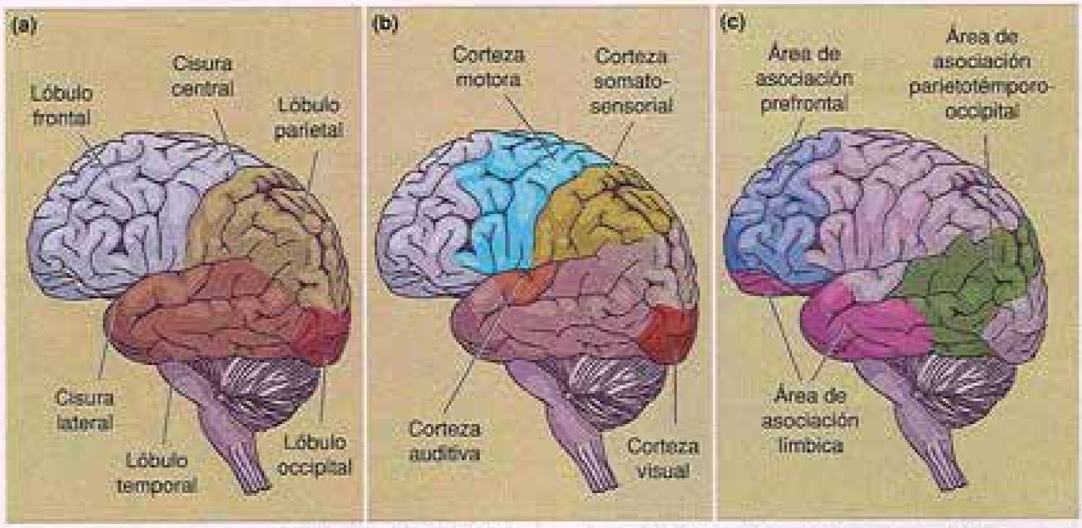


Fig. 33-4. LA CORTEZA CEREBRAL HUMANA. *Vistas laterales del hemisferio izquierdo.* ***(a)*** *La neocorteza está dividida por surcos o cisuras, entre ellas la cisura central (o de Rolando), que desciende de cada hemisferio, y la cisura lateral (o de Silvio).* ***(b)*** *Las áreas motora y sensorial rodean el cerebro. Funcionalmente, las cortezas izquierda y derecha motora y sensorial son imágenes especulares: la corteza izquierda recibe señales del lado derecho del cuerpo y las envía hacia ese mismo lado y viceversa.* ***(c)*** *Localización de las principales áreas funcionales (primarias y secundarias) y de asociación de la corteza cerebral. Así, hay tres grandes regiones esencialmente diferentes de corteza de asociación, propias del cerebro humano, implicadas en funciones cognitivas diferentes.*

Galería de imágenes

(salvo algunas excepciones, cada hemisferio controla la mitad opuesta del cuerpo).

En los reptiles y especialmente en las aves, la estructura más prominente del telencéfalo es el cuerpo estriado, que está relacionado con el control de comportamientos motores estereotipados complejos. En los mamíferos, los *núcleos de la base* –el núcleo caudado, el putamen y el globo pálido– están ubicados por fuera del tálamo y ocupan una gran porción de las regiones más profundas de ambos hemisferios cerebrales. Estas tres grandes masas nucleares subyacentes a la corteza participan en el planeamiento y la programación de los movimientos y, en los seres humanos, en los procesos a través de los cuales un pensamiento abstracto se convierte en una acción voluntaria. Así, los núcleos de la base poseen dos funciones muy importantes: ayudan a ejecutar patrones subconscientes pero aprendidos de movimiento y contribuyen a planificar múltiples patrones paralelos y secuenciales de movimiento que la mente debe asociar para realizar una tarea con un propósito determinado.

La corteza cerebral

De los 100.000 millones (10^{11}) de células nerviosas que se encuentran en el encéfalo humano, unos 10.000 millones se localizan en la corteza cerebral o córtex, una delgada capa de sustancia gris. En *Homo sapiens* y en otros primates, cada hemisferio cerebral está subdividido externamente en lóbulos por dos profundas cisuras o surcos en la superficie: los **lóbulos frontal**, **parietal**, **temporal** y **occipital** (fig. 33-4a).

Como vimos, a lo largo de la evolución de los vertebrados, la estructura y la función de la corteza cerebral se fueron complejizando. En todos los vertebrados se pueden reconocer dos tipos de cortezas: la *arquicorteza* y la *paleocorteza*; en los reptiles y los mamíferos se agrega un tercer tipo, la *neocorteza*. La causa del gran tamaño de los hemisferios cerebrales de los mamíferos es precisamente el crecimiento y el desarrollo de la neocorteza, la cual desplazó a las otras cortezas hacia las regiones basales del cerebro. En el cerebro del hombre y los delfines, toda la corteza cerebral que observamos externamente corresponde a la neocorteza muy plegada.

Por medio de la observación de pacientes con lesiones cerebrales, de estudios electroencefalográficos y del análisis de imágenes cerebrales, se han localizado distintas *áreas funcionales* corticales que realizan procesamientos motores y sensitivos específicos (fig. 33-4b):

- La **corteza motora**, ubicada delante de la cisura central, en el lóbulo frontal, controla la actividad voluntaria de los músculos esqueléticos.
- La **corteza somatosensorial**, ubicada por detrás de la cisura central, forma parte del lóbulo parietal, recibe señales táctiles y estímulos relacionados con la propiocepción (percepción del propio cuerpo), la temperatura y el dolor.
- La **corteza auditiva**, localizada en el lóbulo temporal superior, procesa señales enviadas por las neuronas sensoriales del oído que responden a diferentes características del sonido.
- La **corteza visual** ocupa el lóbulo occipital. Distintas áreas de la corteza visual se activan cuando se estimulan zonas muy restringidas de la retina con un haz de luz muy fino. Además, existe una correspondencia entre una zona determinada de la retina y su representación espacial y su extensión en la corteza visual. La fóvea (véase cap. 32, Procesamiento de la información en la retina), por ejemplo, que representa tan sólo el 1% de la retina humana, se proyecta en casi el 50% de toda la corteza visual, lo que confirma la mayor sensibilidad de esta zona retiniana. Esta excesiva representación, combinada con la gran superficie que ocupan las cortezas motora y sensorial dedicadas a las manos, evidencian la gran importancia que ha adquirido en

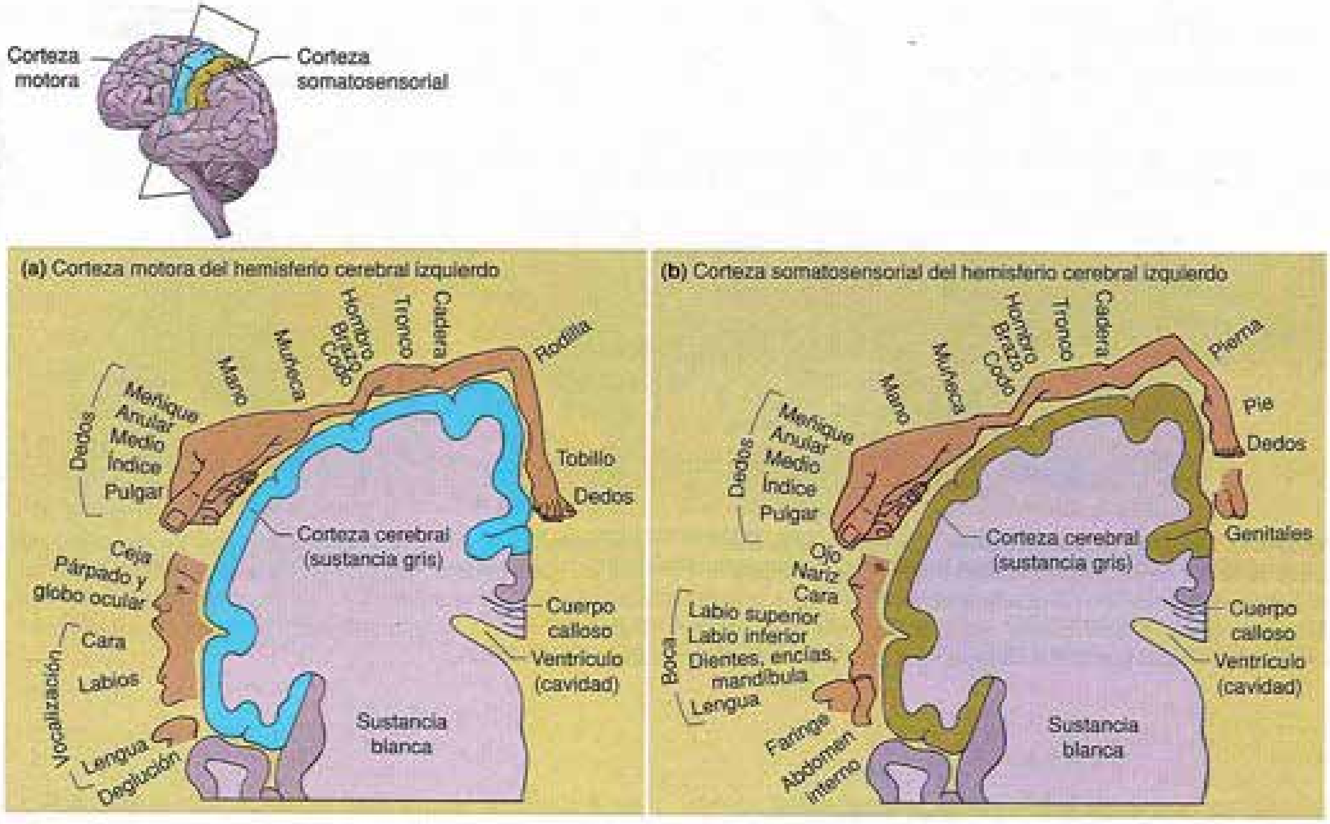


Fig. 33-5. REPRESENTACIÓN FUNCIONAL DE LAS CORTEZAS CEREBRAL MOTORA Y SOMATOSENSORIAL. *Las corteras motora y somatosensorial están localizadas en cada hemisferio, a ambos lados de la cisura central. La estimulación de diferentes zonas de la corteza motora provoca la contracción de distintas partes del cuerpo y define lo que clásicamente se denominó "homúnculos" cerebrales. Recíprocamente, la estimulación de distintas partes del cuerpo produce actividad eléctrica en diferentes zonas de la corteza somatosensorial. Nótense la gran superficie y representatividad de las áreas motora y sensorial correspondientes a la mano/dedos, la cara y al aparato de fonación. Esta correspondencia estaría de acuerdo con los habilidades características de los seres humanos: la manipulación de herramientas, la expresión facial y el lenguaje. La corteza somatosensorial y motora del hemisferio izquierdo recibe y envía respectivamente señales de la parte derecha del cuerpo y lo contrario ocurre con las cortezas del hemisferio derecho.*

la evolución de los primates la coordinación de la destreza manual y visual (📖 recuadro 33-1, *La neurociencia y sus métodos*).

Algunas partes de las cortezas somatosensorial y motora se corresponden con zonas específicas del cuerpo (👁 fig. 33-5). A partir de las correspondencias entre ciertas áreas de la corteza y ciertas zonas del cuerpo se confeccionaron mapas topográficos cerebrales. Originalmente, estas regiones del cerebro se denominaron *"homúnculo sensorial"* y *"homúnculo motor"*, debido a que las áreas del cuerpo se representaban sobre la corteza superponiendo el dibujo de un humanoide con las áreas cerebrales involucradas.

A su vez, las áreas funcionales motoras y sensitivas poseen una región primaria y una secundaria. Las *áreas primarias* envían conexiones directas hacia los músculos específicos, lo cual da por resultado movimientos musculares discretos, o reciben conexiones desde los receptores sensitivos específicos, lo que contribuye a experimentar una sensación –visual, auditiva o somática– a partir de un área receptiva pequeña. Las *áreas secundarias*, por su parte, complementan el funcionamiento de las áreas primarias. Por ejemplo, las *áreas secundarias suplementaria motora y premotora* funcionan junto con la corteza motora primaria y los núcleos de la base y brindan patrones muy específicos de actividad motora. Por su parte, las *áreas sensitivas secundarias* reciben las señales específicas desde las áreas primarias e interpretan la forma y la textura de un objeto en la corteza somatosensorial, el color, la intensidad leve, las direcciones de líneas y ángulos y otros aspectos de la visión en la corteza visual, y la combinación de tonos, así como la secuencia de las señales sonoras en la corteza auditiva.

Las denominadas **cortezas de asociación** o *áreas de procesamiento intrínseco* (véase fig. 33-4c) asocian e integran información motora y sensorial de diversas modalidades, a través de conexiones intercorticales y con zonas subcorticales. Las cortezas de asociación son regiones que se presentan casi exclusivamente en el cerebro humano e incluso resultan estructuras predominantes. Ello sugiere una relación entre la presencia de estas áreas y la inmensa capacidad y plasticidad del cerebro humano. Las áreas de procesamiento intrínseco son el asiento de las *funciones cerebrales superiores* (que veremos más adelante) e intervienen en la integración de la información sensorial con las emociones y su retención en la memoria, y con el pensamiento, el cual

Recuadro 33-1

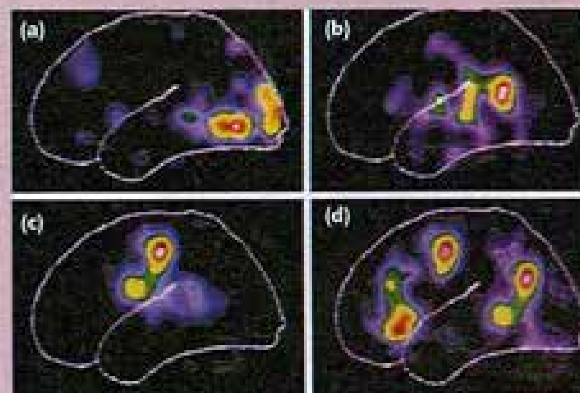
La neurociencia y sus métodos

Durante varios siglos se intentó determinar la correlación entre función y estructura en el sistema nervioso, tanto en la normalidad como en distintas patologías. En la actualidad no sólo es posible registrar la actividad de las neuronas, sino también, en forma macroscópica, la actividad cerebral por métodos no invasivos. Técnicas como el electroencefalograma y de diagnóstico por imágenes como la tomografía por emisión de positrones permiten determinar las zonas del cerebro que están más o menos activas en distintas condiciones fisiológicas y comportamentales. Esta actividad general se correlaciona con la de las neuronas individuales, la cual puede determinarse en animales de experimentación a través de mediciones realizadas con microelectrodos colocados a ambos lados de la membrana neuronal.

El electroencefalograma (EEG) es el registro de la actividad bioeléctrica en distintos puntos de la corteza cerebral. Estos registros representan la actividad combinada de un gran número de neuronas. Los patrones característicos del electroencefalograma pueden correlacionarse con ciertos niveles y tipos de actividad cerebral, los cuales se utilizan para investigar distintos estados normales, experimentales y patológicos en animales y humanos. La electroencefalografía es una herramienta útil para el estudio del sueño y sus patologías y para el diagnóstico y el registro de enfermedades como la epilepsia y los tumores cerebrales.

Al igual que la tomografía computarizada (TC), las imágenes por resonancia magnética (RM) brindan una representación detallada de los tejidos blandos. Las imágenes de una tomografía computarizada resultan de la integración de múltiples imágenes obtenidas con rayos X y las de una resonancia magnética resultan de una suma computarizada de señales de frecuencia de radio emitidas por los núcleos de átomos de hidrógeno, sodio y fósforo en los tejidos cuando son expuestos a un campo magnético intenso.

En los últimos años, la disponibilidad de técnicas de neuroimagen permiten visualizar el cerebro humano en acción y relacionar la actividad de diversas áreas específicas con determinados procesos cognitivos. La tomografía por emisión de positrones (TEP) es un estudio funcional del encéfalo *in vivo* (véase figura). Esta técnica consiste en la emisión de positrones liberados desde el oxígeno o la glucosa, que previamente fueron marcados radiactivamente e incorporados al torrente sanguíneo del paciente; así se monitorizan cambios en parámetros tales como la intensidad o la eficiencia del flujo sanguíneo hacia las distintas áreas nerviosas cuando se realizan tareas específicas (sensoriales, motoras o cognitivas).



En una exploración con TEP pueden identificarse regiones específicas de la corteza implicadas en el reconocimiento de una palabra hablada o escrita. Cada una de las cuatro imágenes del encéfalo humano que aquí se muestran (vistas laterales del hemisferio izquierdo) representa el promedio de actividad cerebral que está ocurriendo en varias personas normales. En estas imágenes, el amarillo-rojo representa las áreas de mayor actividad y el negro las áreas de mínima actividad. El componente de entrada del lenguaje (leer u oír una palabra) activa las regiones del encéfalo mostradas en ***(a)*** *y* ***(b)****. El componente de salida (habla o pensamiento) activa las regiones mostradas en* ***(c)*** *y* ***(d)****. Con esta técnica, el neurocientífico estadounidense Michael Posner y sus colaboradores descubrieron que los ingresos neurales para la producción y la comprensión del lenguaje son procesados por más de un circuito neuronal.*

es un componente clave en el aprendizaje, en la planificación del futuro y en la definición de las "intenciones" del comportamiento.

En el cerebro, el área somatosensorial se proyecta a otras áreas del lóbulo parietal. Por ejemplo, el área primaria se proyecta a las áreas secundarias –donde los ingresos somatosensoriales se utilizan en el aprendizaje de nuevas discriminaciones sensoriales– y a la corteza parietal posterior, perteneciente al área cortical de asociación parietotemporooccipital donde la información somática permite configurar la imagen corporal, construir la noción del espacio extrapersonal y planificar los movimientos en el espacio. La construcción de la noción de espacio implica un pasaje desde un espacio práctico y egocéntrico hacia uno representado, que comprende al sujeto mismo y pone en relación sus desplazamientos con respecto a los otros y a los objetos ordenados en tiempo y espacio.

Cerebro derecho e izquierdo

Se considera que los hemisferios cerebrales humanos son la imagen especular el uno del otro, pero, como vimos, existiría una asimetría, ya que, por ejemplo, el lenguaje se relaciona principalmente con el hemisferio cerebral izquierdo. El lenguaje no es la única función "lateralizada", es decir que está controlada por uno de los hemisferios cerebrales; las funciones cognitivas también están distribuidas en forma asimétrica. Por su parte, el hemisferio cerebral derecho está especializado en la detección y el procesamiento de relaciones visuoespaciales y espaciotemporales. Estas evidencias han llevado a algunos investigadores a considerar la perspectiva de la *lateralización funcional*, que establece que los hemisferios cerebrales son funcionalmente diferentes. Esta manera de concebir el funcionamiento del cerebro implica que pese a que ciertas funciones muy jerarquizadas estén principalmente localizadas en

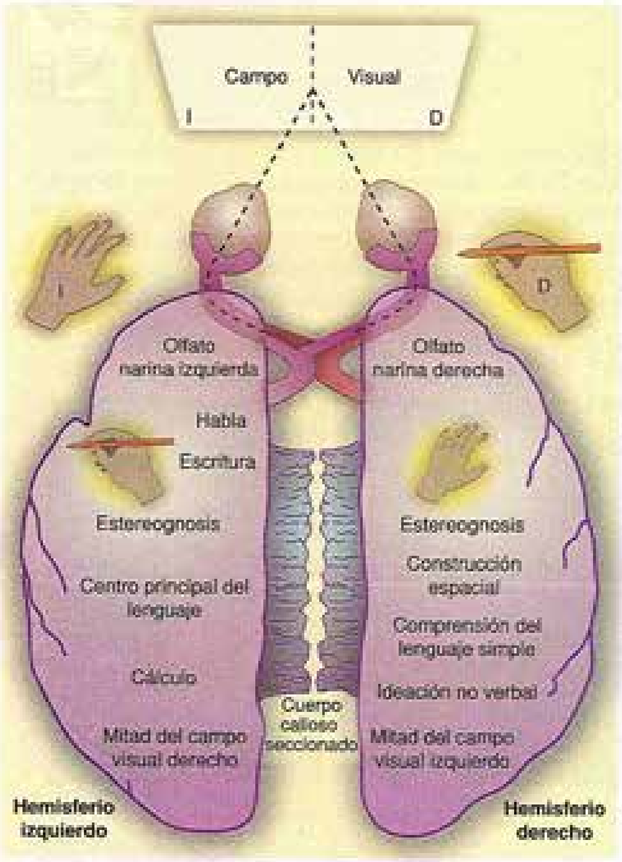


Fig 33-6. ¿UN CEREBRO O DOS? ¿UNA MENTE O DOS? *Trazo esquemático de la lateralización funcional evidente en las pruebas conductuales de pacientes con sección del cuerpo calloso (comisurotomía prosencefálica). En el 95% de los individuos diestros, el lenguaje es controlado por el hemisferio izquierdo y sorprendentemente, en el 70% de los individuos zurdos también el mismo hemisferio controla el lenguaje. En la mayoría de los encéfalos humanos, una porción del lóbulo temporal, conocida como planum temporale, normalmente es mayor en el hemisferio temporal izquierdo que en el derecho. Esta área parece estar involucrada en el procesamiento auditivo relacionado con el lenguaje. D, derecho; I, izquierda.*

el hemisferio izquierdo, el otro hemisferio no está menos desarrollado, ni subordinado. En consecuencia, el modelo previamente hegemónico de "dominancia cerebral", que involucra la existencia de un hemisferio cerebral dominante y uno no dominante, en la actualidad se encuentra reemplazado por el concepto de *especialización complementaria* de los hemisferios cerebrales.

El psicobiólogo estadounidense Roger Sperry (1913-1994), entre otros investigadores, realizó varios ensayos con pacientes cuyo cuerpo calloso estaba seccionado y luego realizó los mismos estudios con personas sanas. Estos ensayos permitieron concluir que cada uno de los hemisferios cerebrales tiene sus propias sensaciones, percepciones, pensamientos, sentimientos y recuerdos particulares, los cuales son integrados y complementados a través del cuerpo calloso. Por estos trabajos, Sperry recibió el Premio Nobel de Medicina en 1981.

Las principales diferencias entre los hemisferios cerebrales se pueden resumir de la siguiente manera (fig. 33-6):

- **Hemisferio izquierdo**: se especializa en los procesos de pensamiento lógico y analítico secuenciales, es decir, en descomponer las cosas en sus partes integrantes, en especial en las funciones verbales (lenguaje) y matemáticas; procesa la información de un componente a la vez y su forma de operación es principalmente lineal.
- **Hemisferio derecho**: se especializa en el pensamiento sintético y en las relaciones visuales y espaciales, es decir, en unir componentes diferentes formando un todo (en particular en tareas espaciales), en la identificación de objetos por su forma, en las actividades artísticas, en el reconocimiento de temas musicales, en la construcción de la imagen corporal y en el reconocimiento de rostros; procesa información de manera más difusa (varios componentes a la vez) y su modo de operación es holístico.

Procesamiento subcortical

Como vimos, en el encéfalo, como en otras partes del cuerpo, existe una división del trabajo. Sin embargo, la integración y la regulación de la multitud de procesos que se producen en el cuerpo de un animal son posibles gracias a la coordinación de todas las actividades encefálicas. La información se intercambia entre distintas partes del encéfalo mediante haces difusos de axones, de manera que una red local de neuronas en una zona del encéfalo puede modificar la actividad de otras redes neuronales localizadas en otra parte de él y viceversa. Dos ejemplos de estas redes y circuitos integradores son la **formación reticular** y el **sistema límbico**.

La formación reticular: conciencia y atención

La formación reticular es una red laxa de interneuronas que recorren el tronco cerebral. Está relacionada con el estado de *alerta* y de *conciencia*. La conciencia es un término que los neurobiólogos aún hoy encuentran difícil de definir; es el resultado de la actividad conjunta entre el tronco encefálico, el tálamo y la corteza cerebral. Sus interconexiones le permiten al individuo estar despierto y atento a los estímulos del ambiente, procesarlos e integrarlos y responder a ellos. Lesiones en los componentes de este sistema, o lesiones en las cuales estos componentes se desconectan, derivan en alteraciones de la conciencia y la atención. Todos los sistemas sensoriales se comunican con la formación reticular que, aparentemente junto con el tálamo, filtra la información entrante y discrimina la importante de la irrelevante. Esta función de "filtro" puede verificarse en la experiencia cotidiana y es el sustrato de la atención. Podemos dormirnos con un programa de radio o de televisión a todo volumen, pero podemos despertarnos instantáneamente por el llanto de un bebé o por el ruido de la llave en la cerradura. Del mismo modo, una conversación puede pasar desapercibida hasta que se menciona algo importante, como nuestro nombre; luego, el grado de atención aumenta.

Un traumatismo o una lesión de la formación reticular lleva al estado de *coma*, situación de inconsciencia que según su grado de profundidad, puede ser irreversible.

El ciclo vigilia-sueño

En las aves y en los mamíferos, la vigilia y el sueño son componentes de una función integral, que conforman un ciclo, el **ciclo vigilia-sueño**, y ambos fenómenos deben considerarse complementarios. La formación reticular y otras estructuras del tronco cerebral y del hipotálamo son fundamentales en la regulación de este ciclo.

La **vigilia** es un estado orgánico con manifestaciones fisiológicas, comportamentales y psíquicas bien definidas. Es un estado consciente en el que recibimos, procesamos y respondemos a los estímulos del ambiente. Su rasgo más saliente es que durante este estado el organismo tiene una conexión perceptiva máxima con las condiciones del medio físico y social. Se producen así respuestas adecuadas y rápidas, fisiológicas y comportamentales, a los cambios del ambiente.

El **sueño** se define como un estado de inconsciencia del que una persona puede ser despertada por estímulos sensitivos y de otro tipo. Debe distinguirse del estado de coma ya que el sueño es un estado de inconsciencia reversible del que un animal o persona pueden salir con facilidad. La mayor parte de los investigadores reconocen dos fases del sueño, con características distintas: *sueño de ondas lentas* y *sueño rápido*, que se identifican por su distinto registro encefalográfico, la tonicidad muscular y ciertos movimientos oculares.

En los humanos, el sueño típico de una noche comprende varios ciclos de alrededor de 90 minutos de duración y cada ciclo comprende etapas en las que alternan entre sí los dos tipos de sueño mencionados (fig. 33-7). Los trazados de la actividad eléctrica cerebral registrados por el electroencefalograma (EEG) de la vigilia, del sueño de ondas lentas y del sueño rápido son diferentes. El trazado del sueño rápido es muy parecido al de la vigilia alerta, de donde proviene el nombre de *sueño paradójico*; el EEG registrado durante el sueño rápido muestra que el cerebro está activo, a pesar de que el animal o el humano están inmóviles. En una interesante correspondencia, es en el sueño rápido donde ocurre la *actividad onírica* lúcida, vívida, cargada de emociones. Otras dos variables que distinguen a esta etapa son los *movimientos oculares rápidos* –MOR– en los que los globos oculares se mueven juntos, de un lado al otro, arriba y abajo, bajo los párpados cerrados, y la intensa *atonía muscular*, activa y centralmente inducida que se diferencia de la simple relajación muscular propia del sueño lento. Esta atonía impide que actuemos durante nuestros sueños. Por otro lado, el sueño de ondas lentas (SOL) muestra actividad eléctrica cerebral con ondas lentas y de gran amplitud cuando se registra en el EEG. Esta etapa del sueño se ha relacionado con la reparación metabólica y el descanso corporal.

El sueño es un *fenómeno activo*, es decir, el cerebro ejecuta mecanismos para producir el sueño; sobreviene por una actividad que el cerebro realiza y no por lo que simplemente deja de hacer: dormir no es sólo dejar de estar despierto. Las funciones del sueño en las aves y los mamíferos no se han establecido totalmente, a pesar del volumen de investigaciones realizadas hasta el presente.

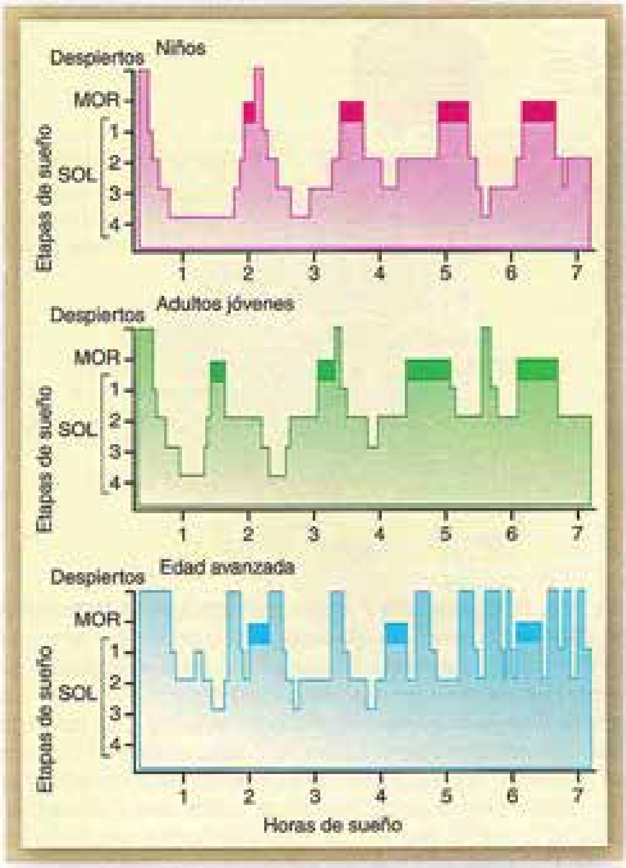


Fig. 33-7. CICLOS NORMALES DE SUEÑO EN DIFERENTES EDADES. *En condiciones normales, de la vigilia se pasa al sueño de ondas lentas (SOL) y de éste al sueño rápido (MOR). El sueño MOR siempre se alcanza después de haber pasado por el SOL. En condiciones normales, nunca se pasa de la vigilia al sueño MOR. La mayor parte del sueño durante cada noche es de la variedad de ondas lentas; se trata del tipo de sueño profundo, reposado, que la persona experimenta durante la primera hora de sueño después de haber permanecido despierta durante muchas horas. En una noche típica de sueño, un adulto joven primero entra en el SOL, después pasa a través de las etapas 1 y 2 y permanece entre 70 y 100 minutos en las etapas 3 y 4. Entonces, el sueño se vuelve más superficial y sigue el período MOR. Después de unos 15 minutos se vuelve a entrar en sueño SOL y entonces comienza otro ciclo de sueño. Este ciclo se repite a intervalos de cerca de 90 minutos a lo largo de la noche. Sin embargo, con cada ciclo de 90 minutos (de los cuales hay cuatro o cinco en promedio durante la noche), la duración del sueño MOR se incrementa y la del SOL decrece; el primer ciclo normalmente proporciona el sueño más profundo y el período MOR más corto. En los últimos ciclos, es bastante común pasar de la fase MOR a la etapa 2 y después regresar de manera directa al sueño MOR (evitando las etapas 3 y 4). El despertar natural sucede en general durante un período de sueño MOR. El sueño MOR está indicado por las áreas oscuras.*

El sistema límbico: comportamiento instintivo, motivación y emociones

La conducta sexual, los sentimientos de placer o castigo, los impulsos motivacionales y el comportamiento emocional se procesan principalmente en las regiones basales del encéfalo, que en conjunto reciben el nombre de sistema límbico. Este sistema es una red de neuronas que comunican el hipotálamo con ciertas regiones de la corteza cerebral y demás partes del encéfalo y contiene uno de los centros más importantes de convergencia de información sensorial, la **amígdala**. Así, el sistema límbico procesa y transmite las sensaciones de hambre, sed y deseo que se traducen en acciones complejas como búsqueda de alimento o de pareja.

Las estructuras del sistema límbico están relacionadas, además, con la naturaleza *afectiva* de los estímulos sensitivos, es decir, con la percepción placentera o desagradable de ciertos estímulos. Estas cualidades afectivas se denominan también recompensa o castigo, satisfacción o aversión. Experiencias desarrolladas en animales muestran que la estimulación eléctrica de ciertas regiones del sistema límbico complace o satisface al animal, mientras que la de otras produce terror, dolor, miedo, defensa, reacciones de escape y todos los otros elementos del castigo. Obviamente, estos dos sistemas de respuestas opuestas afec-

Galería de imágenes

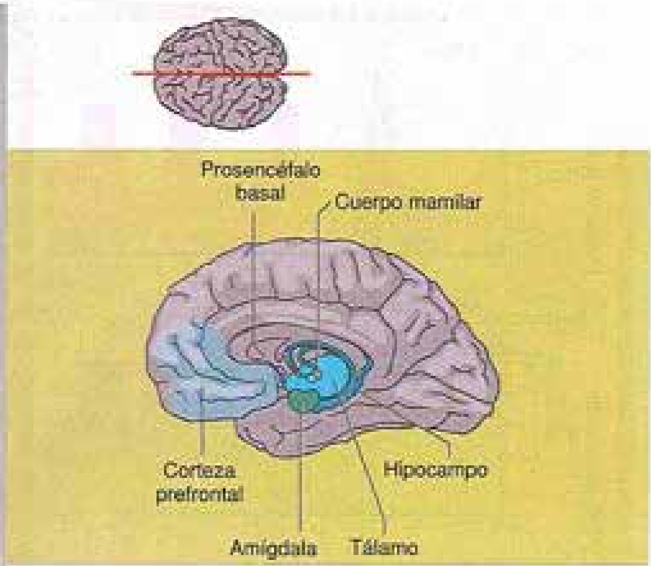


Fig. 33-8. CONSOLIDACIÓN Y ALMACENAMIENTO DE LA MEMORIA EN EL CEREBRO. *De acuerdo con las hipótesis actuales, la información se transmite a lo largo de vías independientes desde las distintas áreas corticales sensoriales al hipocampo y a la amígdala, y desde aquí, vías independientes llevan la información al tálamo y al cuerpo mamilar. A su vez, los neuronas del tálamo y del cuerpo mamilar conducen la información al prosencéfalo basal y a la corteza prefrontal. Circuitos paralelos transmiten la información procesada en la dirección opuesta, al parecer, en un proceso de retroalimentación positiva (véase cap. 38, recuadro 38-1). El daño infligido a cualquiera de estas estructuras da por resultado la pérdida de la memoria y los detalles varían de acuerdo con la estructura afectada. Por ejemplo, la pérdida de la memoria asociada con golpes típicamente involucra daño en la corteza prefrontal, el tálamo o la porción posterior del hipocampo. El síndrome de Korsakoff, un tipo de amnesia que se desarrolla en algunos alcohólicos crónicos, implica la degeneración del tálamo y del cuerpo mamilar. En la pérdida de la memoria asociada con la enfermedad de Alzheimer están involucradas neuronas colinérgicas del prosencéfalo basal. La inflamación o la interrupción temporal del suministro de oxígeno al cerebro pueden causar daño a la amígdala y a la porción anterior del hipocampo, lo que también da por resultado la pérdida de la memoria.*

tan en forma significativa el comportamiento de los animales, lo cual con seguridad incluye a los humanos. Estos sistemas de recompensa y de castigo del encéfalo se han asociado con la dependencia que producen el consumo de ciertas drogas, el tabaquismo y el alcoholismo.

Aprendizaje y memoria

Uno de los mayores desafíos de la neurobiología es comprender los mecanismos del aprendizaje y la memoria. El aprendizaje se puede definir como un cambio en el comportamiento basado en la experiencia, y si las funciones del cerebro se pueden explicar en términos de las estructuras que lo componen, entonces el aprendizaje –y la memoria de la que depende– deben involucrar cambios en estas estructuras. ¿Pero cuáles son estos cambios y dónde y cuándo tienen lugar?

En el caso de los humanos, la **memoria** es la habilidad de almacenar y recuperar información sobre experiencias pasadas, propias o ajenas, y se consolida en dos etapas. La *memoria de corto plazo* es la que se establece inmediatamente luego de adquirir la información y dura de segundos a minutos. Luego de un proceso de consolidación se establece una *memoria de largo plazo*, de carácter estable en el tiempo. Un ejemplo simple del uso de la memoria de corto plazo es la memorización de un número poco familiar que miramos en una agenda telefónica; habitualmente una persona lo recordará el tiempo suficiente para discarlo.

Si se llama a un mismo número telefónico muchas veces, en general se transfiere a la memoria de largo plazo mediante un proceso de *consolidación*. Esta formación de la memoria de largo plazo es análoga al establecimiento de un sendero. Cuanto más a menudo se transite el sendero, mejor establecido quedará. La analogía se refuerza por la experiencia familiar de recordar un nombre conscientemente, por ejemplo, buscando información relacionada que nos ponga "en el camino correcto". En la actualidad, los neurobiólogos acuerdan que el establecimiento de este sendero implica alteraciones en las sinapsis por las cuales las neuronas se comunican unas con otras.

La memoria también se clasifica según si los recuerdos corresponden a hechos ocurridos en el pasado (*memoria retrógrada*) o bien por la incapacidad de establecer nuevas memorias a partir de un momento dado, por ejemplo, el momento de un trauma (*memoria anterógrada*). Estos tipos de memoria se han definido sobre la base de su ausencia, es decir, según los síntomas de pacientes con distintos tipos de amnesia. La pérdida de memoria suele ser específica para estos casos. Así, un paciente con amnesia anterógrada podrá recordar hechos ocurridos en su infancia, pero será incapaz de recordar al médico que lo atiende día tras día luego de la lesión que le produjo la amnesia. En cuanto al contenido, las memorias se pueden clasificar en *declarativas* o *explícitas* (el recuerdo de hechos que pueden ser narrados) o de *procedimiento* o *implícitas* (memoria motora, el recuerdo de cómo andar en bicicleta). Las localizaciones neuroanatómicas de los distintos tipos de memoria también son diferentes, lo cual se conoce a través del estudio de pacientes con lesiones amnésicas o del análisis de imágenes cerebrales funcionales.

Bases neurofisiológicas de la memoria y el aprendizaje

Los estudios con animales de experimentación y con personas que han perdido la memoria como consecuencia de una enfermedad, una lesión o por algún tipo de cirugía cerebral han revelado que varias regiones del cerebro humano parecen intervenir en la consolidación y el almacenamiento de la memoria. Estas regiones incluyen el hipocampo, la amígdala, el tálamo, el prosencéfalo basal y la corteza prefrontal (fig. 33-8).

Un daño en el **hipocampo** –región de la corteza del lóbulo temporal que forma parte del sistema límbico– no afecta a las memorias de largo plazo ya establecidas, pero interfiere en la transferencia de las memorias de corto plazo a la memoria de largo plazo o consolidación. Un paciente con una destrucción bilateral del hipocampo puede recordar, por ejemplo, dónde vivió cuando era niño, pero no dónde vive ahora; puede mantener una conversación aparentemente normal, pero si la persona a la que le estaba hablando abandona el cuarto y regresa un minuto o dos después, no la reconocerá.

También se conocen algunas de las bases neuroquímicas de la memoria. El prosencéfalo basal es la fuente principal de acetilcolina en el cerebro, un neurotransmisor aparentemente vital para los procesos que ocurren en otras partes del circuito, en particular en la amígdala y en el hipocampo. En la enfermedad de Alzheimer, el prosencéfalo basal sufre neurodegeneración (ensayo 33-1, *La enfermedad de*

Ensayo 33-1

La enfermedad de Alzheimer

La mayoría de nosotros damos por sentada la fiabilidad de la memoria cuando realizamos las actividades –mentales y físicas– que constituyen nuestras vidas. La enfermedad de Alzheimer, que afecta a millones de personas de edad avanzada, pone de relieve cuán preciosa es la memoria y cuán devastadora puede ser su pérdida.

Esta enfermedad fue descrita por primera vez en 1907 por el neurólogo alemán Alois Alzheimer, quien la reconoció como una patología distintiva que afectaba a personas entre los 40 y los 50 años. Caracterizada por la pérdida progresiva de la memoria, la enfermedad finalmente lleva a demencia grave, que incluye la incapacidad para pensar, hablar o desempeñar aun tareas elementales como la higiene personal. Los cambios en la estructura celular y tisular asociados con esta enfermedad se hacen evidentes en estudios de autopsias de tejido cerebral. De manera característica, se encuentran constantemente tres anormalidades: acumulaciones de filamentos proteicos enredados y retorcidos dentro de los cuerpos celulares de las neuronas, estructuras conocidas como placas amiloides (grupos de terminales axónicas degeneradas asociadas con una proteína llamada amiloide) y acumulaciones de esta misma proteína contiguas a las paredes de los vasos sanguíneos y dentro de ellas.

Aunque estas anormalidades se encuentran en varias regiones de la corteza cerebral, son más evidentes en las estructuras funcionalmente asociadas con la memoria –el hipocampo y la amígdala–. Además, se observa la pérdida de neuronas del prosencéfalo basal, región que constituye una importante fuente de acetilcolina. Los axones de estas neuronas se extienden no sólo al hipocampo y a la amígdala, sino también a muchas áreas de la corteza cerebral. Así, la muerte de estas neuronas reduce el abastecimiento de acetilcolina a las regiones del cerebro donde terminan los axones.

Aún se ignora si las anormalidades características de la enfermedad de Alzheimer son su causa o su consecuencia. Tampoco queda claro si esta enfermedad tiene una única causa o si se trata de un grupo de enfermedades con varias causas distintas que producen el mismo conjunto de cambios patológicos similares. Hay fuerte evidencia de que en algunos casos de Alzheimer están involucrados factores genéticos, por lo que se han realizado numerosas investigaciones para identificar el gen que codifica la proteína amiloide asociada con la enfermedad. Actualmente se propone que este gen está ubicado en el cromosoma 21 y se están realizando estudios para explorar su función y regulación y para determinar si esa proteína es un producto génico normal o anormal. También se está explorando el papel de los factores externos –agentes tóxicos, agentes infecciosos y respuestas inmunológicas a la infección– en el proceso de la enfermedad.

El cerebro, como vimos, es una estructura de enorme complejidad, en la cual ocurren numerosos procesos intrincados e interdependientes. Por ello, comprender su funcionamiento normal es extraordinariamente difícil. Determinar las causas de una enfermedad como la de Alzheimer es una tarea abrumadora. Actualmente no existen curas para este mal y se está investigando el papel relativo de la acetilcolina y de las placas amiloides en su génesis y en sus manifestaciones progresivas.



Un corte del tejido de hipocampo de una persona que padece la enfermedad de Alzheimer. La estructura grande, redondeada, en el centro (así como la estructura oval en la parte superior) es una estructura patológica característica llamada placa neurítica, que consiste en una agregación de axones en degeneración y de proteína amiloide. Los objetos oscuros con forma de cometa son los cuerpos celulares de las neuronas, que contienen masas enredadas anormales de filamentos proteicos. Estos filamentos son insolubles en agua y resistentes a la degradación química o enzimática; persisten mucho después de que la célula que los contiene ha muerto.

Alzheimer). Los estudios experimentales indican que, además de su función como una estación de relevo en estos circuitos, la amígdala también es la región en la cual se engarza la información procedente de los diferentes sentidos de modo que, por ejemplo, cuando se piensa en una playa, se puede recordar no sólo la imagen visual de la arena y las olas sino también el sonido de las olas que la bañan, el olor y el sabor de las salpicaduras de agua salada y la sensación de la arena entre los dedos de los pies. Aparentemente, dadas las conexiones entre la amígdala y el hipotálamo, los recuerdos tienen contenido emocional, cuyos detalles dependen de nuestras experiencias particulares.

Las vías que hemos esbozado son aquellas relacionadas con la memoria declarativa, que se considera almacenada principalmente en las cortezas de asociación y que puede ser un proceso distinto de la memoria relacionada con las respuestas motoras automáticas a estímulos particulares. Este segundo tipo de memoria, de "hábito" o "procedimiento", sustenta actividades como la regurgitación del alimento por un ave adulta en respuesta a los picos abiertos de su progenie o la inclinación del cuerpo y de las maniobras para equilibrar el peso cuando uno toma una curva con la bicicleta. Este tipo de memoria inconsciente es almacenada en diversos circuitos sensoriales, motores o emocionales, y se considera que además, en parte, puede estar involucrado el cerebelo.

Funciones cerebrales superiores

Uno de los propósitos de las neurociencias es tratar de establecer las bases neurobiológicas que rigen procesos tales como la percepción, el aprendizaje, la memoria y los actos volitivos.

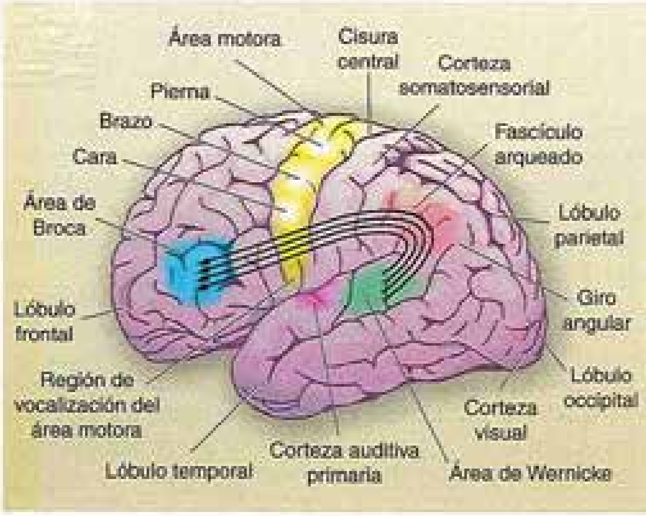


Fig. 33-9. ÁREAS DE LA CORTEZA CEREBRAL IZQUIERDA ASOCIADAS CON EL LENGUAJE. *En esta vista lateral del hemisferio izquierdo se muestran las principales áreas de la neocorteza implicadas en el lenguaje. El área de Wernicke procesa la entrada auditiva para el lenguaje y es importante para la comprensión del habla. Se localiza cerca de la corteza auditiva primaria y del giro angular (que integra el ingreso auditivo con la información procedente de otros sentidos). El área de Broca controla la producción del habla. Se localiza cerca de la región del área motora que controla los movimientos de la boca y de la lengua que producen las palabras. El daño en el área de Broca afecta el habla, mientras que el daño en el área de Wernicke afecta la comprensión del lenguaje. Estas dos áreas de la corteza cerebral izquierda están conectadas por un tracto fibroso (el fascículo arcuato o arqueado).*

Las áreas corticales funcionales que procesan los ingresos sensoriales o que producen respuestas motoras poseen una ubicación específica y bastante conservada en distintos grupos de mamíferos. La memoria y el aprendizaje son funciones que ocupan áreas grandes y difusas del cerebro, pero los circuitos que controlan algunas de las llamadas *"funciones superiores"* humanas –lenguaje, gnosias y praxias–, están más o menos localizados en la neocorteza. Es interesante saber que el habla y otras funciones intelectuales están especialmente bien desarrolladas en los seres humanos, precisamente la especie en la cual más se ha desarrollado el manto neocortical y sus áreas corticales de asociación.

El *reconocimiento sensorial* o *gnosias* (del griego *gnôsis*, conocimiento) es una capacidad de orden superior que posibilita percibir o reconocer objetos mediante canales sensoriales (ensayo 33-2, *Percepción, ilusiones y alucinaciones*). En contraste, la *agnosia* es la incapacidad para reconocer objetos y rostros mediante esos canales que, por lo demás, funcionan normalmente. Este trastorno por lo general se debe a un defecto en los circuitos corticales que afecta la capacidad para combinar los componentes de las impresiones sensoriales en un patrón con significado. Estas alteraciones pueden ser muy específicas según el área de la corteza dañada. Por ejemplo, una persona puede presentar una deficiencia selectiva para la percepción de la profundidad como resultado de una lesión específica de la corteza visual. Así, dado que esta persona con *agnosia espacial* visual tiene una incapacidad para apreciar la profundidad o el grosor de los objetos percibirá la imagen de otro humano que se desplaza a cierta distancia como una figura de cartón moviéndose, aunque éste sea muy corpulento; debido a su afección, cualquier objeto es absolutamente plano.

Los movimientos proposicionales (es decir, los movimientos dirigidos a un objetivo) son aprendidos y voluntarios, y en presencia de lesiones cerebrales pueden surgir las dificultades en su realización. Las *praxias* (del griego, *prâxis* y éste de *prásso*, yo obro, cumplo) se pueden definir como sistemas de movimientos coordinados en función de un resultado, que se caracterizan por ser secuenciales, complejos, aprendidos y tienen una intención, plan o propósito que les da origen. Se diferencian de los movimientos animales en que estos actos no son instintivos: requieren un aprendizaje social y surgen de un plan previamente establecido. Son una forma superior de aprendizaje fisiológico que el ser humano realiza como manifestación adaptativa compleja al medio. Como ejemplos podemos mencionar la escritura, la vocalización o la manipulación de herramientas. Las alteraciones en estas funciones se denominan *apraxias*.

El lenguaje

Los principios subyacentes al lenguaje, quizás la característica más distintiva de los seres humanos, sustentan un amplio, variado e impresionante repertorio de conductas humanas. El lenguaje es una forma netamente humana de comunicación, un medio de transmitir información compleja de una persona a otra u otras, que desempeña un papel central en nuestras vidas. Si bien el lenguaje hace referencia a los aspectos verbales y orales de la comunicación, es necesario rescatar que está íntimamente sustentado y relacionado con otros aspectos de la comunicación: la prosodia (carga emocional e inflexiones del habla), las expresiones faciales, la postura y los gestos durante la comunicación proximal.

Si bien el conocimiento de las bases neurofisiológicas del lenguaje han cambiado en estos últimos años a partir de los nuevos aportes de la neurociencia cognitiva, la centenaria explicación de Paul Broca y también del neurólogo y psiquiatra alemán Carl Wernicke (1848-1904) sigue siendo la más difundida y aún conserva una gran influencia en la clínica neurológica y neuropsicológica. Estudios de pacientes que han sufrido un accidente cerebrovascular permitieron localizar dos áreas en el hemisferio cerebral izquierdo relacionadas directamente con el habla que se han denominado área de Broca y área de Wernicke (fig. 33-9; véase también el recuadro 33-1).

El **área de Broca** se encuentra cerca de la corteza motora que controla el movimiento de los labios, la lengua, la mandíbula y las cuerdas vocales. Un trastorno en esta área denominado *afasia de Broca* o *motora*, afecta la articulación del habla o la elimina del todo, pero no afecta la comprensión. El **área de Wernicke** se encuentra al lado de la corteza auditiva y, en parte, la rodea. Una lesión en esta área provoca la llamada *afasia de Wernicke* o *sensitiva*, que se caracteriza por falta de coherencia y significado en el habla, aunque ésta sea fluida, y altera la comprensión de las palabras tanto orales como escritas.

Hay una conexión entre ambas áreas que forma un "circuito del habla". Los pacientes con una lesión en esta conexión sufren *afasia de conducción* y se caracterizan por tener la capacidad de comprender y de elaborar el lenguaje hablado, pero no pueden conectarlo con la propia emisión de palabras en forma inteligible.

Una lesión en el área del lenguaje del hemisferio cerebral izquierdo produce afasias, mientras que la lesión equivalente del lado derecho puede dificultar la prosodia.

Ensayo 33-2

Percepción, ilusiones y alucinaciones

A principios del siglo XX, un grupo de psicólogos pertenecientes a la denominada Escuela de la Gestalt ("forma" en alemán) sostuvieron que el cerebro construye activamente "perceptos" completos –representaciones dadas por una percepción integral– a partir de los detalles de la imagen visual, buscando y combinando las partes que se corresponden más satisfactoriamente con el mundo real. Plantearon que la *percepción* es un proceso *activo y creativo* y que involucra mucho más que la simple adquisición de información sensorial desde el ambiente. Los primeros psicólogos gestálticos comparaban la percepción de la forma visual con la percepción de una melodía musical: lo que reconocemos en una melodía no es la secuencia de notas concretas, sino su interrelación. Una melodía tocada en distintas claves se seguirá reconociendo como la misma porque la relación entre las notas permanece constante. El cerebro lleva a cabo la percepción estableciendo ciertos supuestos sobre lo que se verá en el mundo, supuestos que parecen derivar en parte de la experiencia y en parte de la organización de los circuitos nerviosos para la visión. Así, el sencillo dibujo bidimensional de un dado sobre una hoja de papel se percibe como un cubo tridimensional porque tenemos una amplia experiencia con cubos reales.

El sistema visual organiza estas tareas perceptuales siguiendo ciertas leyes innatas que gobiernan el patrón, la forma, el color, la distancia y el movimiento de los objetos en el campo visual. Los psicólogos de la Gestalt ilustraron estas leyes de la percepción con varios ejemplos del establecimiento de patrones visuales. Un ejemplo es la conocida alternancia de figuras sobre un fondo, ilustrada inicialmente por el psicólogo Edgar Rubin (fig. 1). La imagen puede verse como dos perfiles sobre un fondo o como un florero, pero es casi imposible ver las dos imágenes simultáneamente (*Ley de la figura-fondo*). Las partes de una imagen que son centro de atención son sus límites y sus bordes. Como resultado, se reconocen objetos y escenas claramente aunque se presenten como dibujos de simples líneas sin sombreado ni color (por ejemplo, los esquemas).

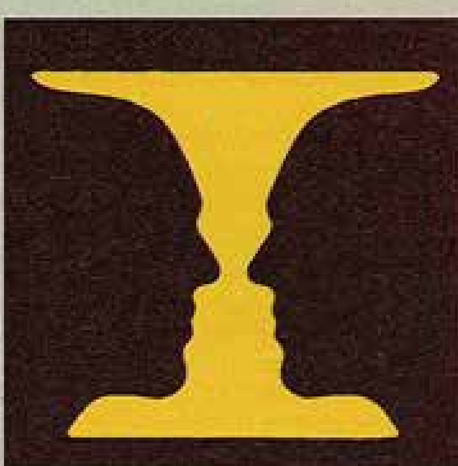


Fig. 1. *En esta famosa imagen del psicólogo danés E. Rubin a veces se ve un par de perfiles humanos y otras un florero. La decisión perceptual acerca de qué es el fondo y qué es la figura hace que al concentrarse en una figura, la otra se convierta en fondo.*

Las *ilusiones*, consideradas como *errores* que comete el cerebro al "leer" la información visual, ilustran cómo el cerebro aplica ciertos supuestos a la información sensorial que recibe, que conducen a juzgar incorrectamente los elementos que la componen. Algunos mecanismos organizativos de la visión –selección, distorsión o rellenado de omisiones– se ponen de manifiesto poderosamente en las ilusiones, por lo que atribuimos a una figura u objeto propiedades o cualidades que no tienen. En la ilusión clásica de Müller-Lyer, dos líneas de igual longitud parecen distintas (fig. 2a). Como es característico de muchas ilusiones, el saber que las líneas son iguales no impide caer en la ilusión; siempre se ve la línea con las flechas hacia adentro más pequeña que la línea con las flechas hacia afuera. Se perciben desiguales debido a la reconstrucción lógica del cerebro y a que la experiencia enseña a utilizar la forma como un indicador de tamaño. Hay muchísimas ilusiones que no se corresponden con el estímulo o con el objeto que percibimos. El proceso visual de llenado creativo queda muy bien ilustrado por la famosa ilusión del triángulo (fig. 2b). El trazado de los triángulos emerge de contornos ilusorios que el encéfalo proporciona, contornos que, de hecho, ¡no existen en la página!

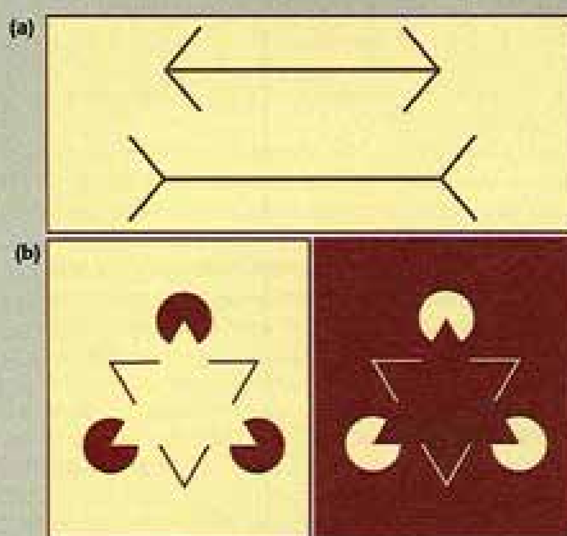


Fig. 2. ***(a)*** *La longitud percibida puede diferir de la longitud medida, tal como queda ilustrado en la ilusión clásica de Müller-Lyer. Las dos líneas horizontales tienen la misma longitud pero la línea 1 parece más corta que la 2.* ***(b)*** *El triángulo de Kanizsa. Los contornos de los triángulos centrales son subjetivos y no existen en los dibujos.*

Las *alucinaciones* –percepciones sensoriales sin la presencia de estímulos (objeto) ambientales– ocurren como experiencias simples de fenómenos auditivos, olfativos, táctiles o visuales, así como mixtos, o las experiencias complejas de más de un fenómeno simple. Las alucinaciones son particularmente comunes en personas con epilepsia, con diversas enfermedades psiquiátricas o con adicciones a ciertas drogas. Muchas personas experimentan en algunas ocasiones un estado de ensoñación vívido en el preciso instante de dormirse o de despertarse. Estas experiencias se llaman *alucinaciones hipnagógicas*. En neurología, la naturaleza de la alucinación puede ayudar a la localización del problema, al diagnóstico diferencial y a la planificación del tratamiento.

ENSAYO 33-3

¿Se puede regenerar el sistema nervioso?

Una lesión o enfermedad en el sistema nervioso puede tener efectos devastadores al limitar enormemente, distorsionar o aun impedir la percepción sensorial, la respuesta motora o el desempeño cognitivo. Por esa razón es tan importante y tan activo el estudio de posibles métodos de trasplante de neuronas en la médula espinal y en el cerebro, así como la indagación de posibles mecanismos de regeneración neuronal con fines terapéuticos.

Cuando se lesiona o corta un axón, resultan afectadas tanto la neurona dañada como la postsináptica, la cual deja de recibir señales que parecen afectar su crecimiento, es decir, que tienen efectos tróficos. Pero estos daños no siempre son irreversibles, ya que en ocasiones los axones, sobre todo los del sistema nervioso periférico, mantienen cierta capacidad regenerativa. Esta capacidad está estrechamente relacionada con la presencia de factores quimiotróficos –similares a los que guían a las neuronas durante su desarrollo– que son secretados por células de la glía. Parte del proceso de regeneración consiste en la formación de las uniones sinápticas adecuadas. Muchos investigadores trabajan en la actualidad en la búsqueda de moléculas que promuevan la regeneración a nivel periférico y han encontrado diversos factores tróficos con potencialidades terapéuticas. Los experimentos del neurobiólogo argentino Alberto Aguayo en Canadá sobre la regeneración del nervio óptico en ratas adultas demuestran que es posible obtener cierto grado de regeneración y reconexión sináptica.

En los últimos años se han acumulado informes que parecen confirmar una idea hasta ahora sorprendente: células madre (CM) o precursoras de un linaje (*stem cells o SC*), cuando se trasplantan en individuos receptores, pueden dar origen a células de otros linajes. Esto pone en cuestión la idea hasta ahora aceptada de que el potencial de desarrollo de las células madre de un tejido estaba restringido a las células diferenciadas del tejido en el que se encuentran. Como vimos en el cap. 30 (ensayo 30-2, Medicina regenerativa, ingeniería de tejidos y *stem cells*), las células madre son aquellas dotadas simultáneamente de la capacidad de autorrenovación (es decir, producir más células madre) y de originar células hijas *comprometidas* en determinadas rutas de desarrollo, que se convertirán finalmente, por procesos de diferenciación, en tipos celulares especializados. Las células madre tienen la capacidad de transformarse en células sanguíneas, en células de piel, hueso o de cualquier otro tejido reemplazable del cuerpo. Cuando se dividen, suelen dar lugar a una célula madura y a otra célula madre. *Así* se mantiene el número inicial de células madre. Las células maduras producen células hijas idénticas a sí mismas y pueden dividirse sólo un número limitado de veces. Las células madre viven mucho tiempo, pero no son inmortales; las células maduras no pueden renovarse a sí mismas.

Como vimos, las células nerviosas maduras no se regeneran, de modo que el proceso de regeneración prácticamente no ocurre en el sistema nervioso central, razón por la cual las lesiones cerebrales o en la médula espinal en general son irreversibles. Las células madre, aunque existen en el cerebro adulto, tienen una capacidad limitada para generar nuevas neuronas funcionales en respuesta a un daño. Por esta razón existe un gran interés en reparar el sistema nervioso mediante el trasplante de células madre obtenidas a partir de otros tejidos del organismo que reemplacen a las neuronas que se pierden en el transcurso de ciertas enfermedades.

Por su parte, las células madre que se encuentran en el propio sistema nervioso central pueden generar los tres principales tipos de células del cerebro adulto: neuronas y células de la glía como los astrocitos y los oligodendrocitos. De tal forma, puede ser que en verdad el sistema nervioso central del adulto mantenga cierta capacidad de autorrenovación. Pero por el momento se desconocen la importancia y el alcance real de la presencia de estas células madre. Asimismo, recientemente se han aportado pruebas que indican que los estímulos ambientales pueden intervenir en la regulación de los procesos involucrados en la formación de neuronas.

Así, las células madre presentes en la médula espinal y el tejido cerebral pueden desarrollarse adaptándose a diferentes órganos o tipos de tejidos y algunos científicos ven en ellas la promesa de tratamientos y curas para muchas enfermedades. Algunos ejemplos de terapias experimentales realizadas en animales con células madre en el cerebro son:

- Producción de neuronas diferenciadas funcionales dopaminérgicas y serotoninérgicas a partir de células madre de ratón.
- Trasplante de células pluripotenciales del mesencéfalo en ratas parkinsonianas, que experimentaron una recuperación transitoria.
- Aislamiento de clones de células madre neuronales a partir del telencéfalo de fetos, que se diferenciaron en los principales linajes neurales. Se han trasplantado en zonas germinales de ratones neonatos y allí participaron en el desarrollo normal, incluida la migración por rutas establecidas que les permiten diseminarse a ciertas regiones del sistema nervioso central.

Se han realizado ensayos de trasplantes con células de fetos humanos; sin embargo, existen algunos problemas técnicos y limitaciones éticas. Esto llevó a que se exploraran otras fuentes de células madre, con potencialidad de dividirse y diferenciarse en distintos fenotipos celulares, para utilizarlas en trasplantes en la búsqueda de tratamientos restauradores de enfermedades degenerativas de las células madre, como las enfermedades de Parkinson, de Huntington, de Alzheimer, los daños medulares y la esclerosis múltiple.

En el curso de recientes investigaciones se han implantado células de la médula ósea como terapia de reemplazo en enfermedades con daños degenerativos o traumáticos del sistema nervioso central. Este tipo de tratamiento ya se ha intentado para la regeneración de tejidos cardiacos que resultaron necrosados por diferentes afecciones. Estos ensayos experimentales han permitido comprobar que las células madre de la médula ósea se diferencian en distintas estirpes celulares características del cerebro (neuronas y neuroglía) cuando están en un medio adecuado. Las células obtenidas mediante la extracción de tejidos de médula ósea del propio paciente que será trasplantado muestran enormes ventajas, si se tiene en cuenta que se eliminan todos los problemas relacionados con la respuesta de rechazo inmunitario, al tratarse de un trasplante autólogo, es decir, proveniente del propio organismo. Estas células no sólo pueden utilizar-

ENSAYO 33-3 (Cont.)

¿Se puede regenerar el sistema nervioso?

se para trasplantes de tejido nervioso, sino que podrían servir de vehículo para transportar genes a tejidos específicos o para suministrar factores tróficos a áreas deficitarias localizadas dentro del sistema nervioso central.

La restauración de funciones nerviosas perdidas mediante la sustitución de las células dañadas o destruidas es todavía la alternativa más prometedora de la neurología restauradora. Las células madre de la médula ósea aparecen como una posibilidad interesante para el desarrollo de nuevos ensayos experimentales. De los resultados que se obtengan en un futuro podrían derivar posibilidades de ensayos clínicos en humanos para definir su utilidad.

Plasticidad neuronal

Si bien durante mucho tiempo se sostuvo que en el cerebro adulto de los mamíferos no se originan nuevas neuronas por mitosis de neuronas preexistentes, en la actualidad se acepta que ciertas células pueden diferenciarse en neuronas nuevas. Al mismo tiempo, por mucho tiempo se sospechó que en el cerebro continuamente se producen cambios y rearreglos en el funcionamiento de las neuronas que lo forman. Estos cambios en las conexiones y los circuitos entre las neuronas se conocen como procesos de **plasticidad neuronal**.

Estos procesos incluyen, principalmente, modificaciones en la comunicación entre las neuronas, que fortalecen o debilitan ciertas conexiones sinápticas, por ejemplo, las vinculadas con los mecanismos que subyacen a la memoria y el aprendizaje. Por otra parte, en diversas especies (notablemente en invertebrados y ciertos vertebrados como los anfibios) existen procesos de regeneración neuronal luego de cortes o lesiones (ensayo 33-3, *¿Se puede regenerar el sistema nervioso?*). El estudio de estos procesos plásticos es de fundamental importancia por su potencial aplicación en el tratamiento de lesiones en ciertas estructuras del sistema nervioso en humanos, que en algunos casos pueden recuperar su función. Sin embargo, todavía estamos lejos de comprender en detalle la complejidad de los procesos involucrados en la plasticidad neuronal.

Modificación sináptica

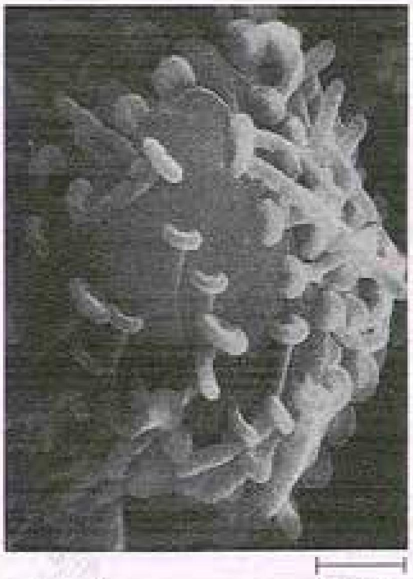
Aunque el trabajo de investigación del sistema nervioso desarrollado en humanos y animales de experimentación contribuye a comprender lentamente las vías a través de las cuales viaja la información para establecer los distintos niveles de la memoria, aún permanece sin respuesta la cuestión acerca de los cambios que se producen al nivel molecular y celular, los cuales constituyen la "base material de la memoria". En la actualidad se piensa que el establecimiento de memorias se debe a cambios en los circuitos sinápticos y en las respuestas de las neuronas a la estimulación.

Los primeros indicios provinieron de estudios en invertebrados, un modelo experimental de particular utilidad para estudios neurobiológicos. Un invertebrado que arrojó nueva luz sobre la memoria es la babosa de mar *Aplysia* (fig. 33-10). El fisiólogo austríaco-estadounidense Eric Kandel y sus colaboradores en los Estados Unidos estudia-

(a)



(b)



2,5 μm

Fig. 33-10. LA BABOSA DE MAR APLYSIA. (a) *La babosa de mar Aplysia, un molusco sin concha que ha revelado varios secretos sobre el proceso de aprendizaje. Las neuronas de Aplysia, al igual que las del calamar y de otros invertebrados, son muy grandes y sus axones son amielínicos. Sus escasas neuronas permiten identificar neuronas individuales y trazar un mapa de su patrón de organización e insertar en ellas microelectrodos. Así, la investigación puede rastrear los caminos seguidos por los impulsos nerviosos en respuesta a estímulos particulares y registrar las modificaciones en la transmisión asociadas con el aprendizaje.* ***(b)*** *Botones sinápticos en Aplysia, según se ven con el microscopio electrónico de barrido. Estos botones son terminales axónicas de varias neuronas presinápticas diferentes que convergen sobre el cuerpo celular de una sola neurona postsináptica.*

Ensayo 33-4

Rita Levi-Montalcini: biografía de una mujer con "factor de crecimiento"

La vida de algunos científicos, especialmente la de aquellos de renombre, no sólo consiste en logros y consagraciones. En muchos casos, en sus historias también se intercalan decepciones, dudas y titubeos. Como todo ser humano inmerso en el mundo actual, los científicos se ven afectados además por la contingencia económica y por el contexto político, social y cultural. Algunos de ellos han participado activamente de la vida política y en algunos casos han sufrido persecuciones.

Rita Levi-Montalcini es una de las tantas mujeres dedicadas a la ciencia y profundamente comprometida con su época.

Nació en Turín, Italia, en 1909. Su padre, un ingeniero, se negó durante años a permitirle que estudiara porque consideraba que las mujeres no estaban destinadas al estudio. A los 20 años, finalmente, se le consintió acceder al bachillerato y después a la Facultad de Medicina. En 1936 se graduó en medicina y se especializó luego en neurocirugía y psiquiatría.

Por su ascendencia judía se vio obligada a abandonar Italia poco antes del comienzo de la Segunda Guerra Mundial, aunque en 1940 volvió a su Turín natal. Las leyes antijudías imperantes le impidieron ejercer la profesión médica, por lo que decidió dedicarse a la investigación científica y trabajó con embriones de pollo en un improvisado laboratorio casero. Finalizada la guerra, en 1945, prosiguió sus trabajos en la universidad. En 1947, fue invitada por el profesor Victor Hamburger –quien con sus publicaciones había inspirado a Levi-Montalcini a comenzar sus investigaciones– a trabajar en la Universidad Washington de San Luis (Estados Unidos), donde permaneció casi 30 años.

A medida que avanzó en sus investigaciones, fue ganando posiciones como profesora en esa universidad y en 1962 fundó un Instituto en Roma. Así, repartió su tiempo entre su país natal y los Estados Unidos.

Sus trabajos, realizados en conjunto con el bioquímico estadounidense Stanley Cohen, permitieron descubrir que ciertas células sólo comienzan a reproducirse cuando reciben la orden de hacerlo. Esta orden es transmitida por sustancias a las que llamó factores de crecimiento neuronal (*nerve growth factor*, NGF). A través de diversos experimentos comprobó que si en el embrión de pollo se implanta un fragmento de sarcoma 180 –un tumor propio de los ratones– las fibras nerviosas del embrión quedan rápidamente invadidas por él. En 1952, la neurocientífica profundizó sus investigaciones hasta demostrar que el crecimiento de los nervios era causado por una sustancia segregada por el tumor. De esta forma, identificó a la proteína NGF, estimuladora del crecimiento de las fibras nerviosas. Muchos años más tarde –en 1986–, este hallazgo le valió el Premio Nobel de Fisiología y Medicina, que compartió con S. Cohen, además de numerosos reconocimientos nacionales e internacionales. El descubrimiento de los factores de crecimiento inició una nueva era en la investigación del crecimiento y la diferenciación celular y tisular y fue seguido por la identificación de otros factores de crecimiento liberados por diferentes tipos de células.

Como vimos, los factores de crecimiento son un conjunto de moléculas, la mayoría de naturaleza proteica, que junto con las hormonas y los neurotransmisores desempeñan una función importante en la comunicación intercelular (véase cap. 12). La función principal de los factores de crecimiento es la del control externo del ciclo celular, mediante el abandono de la quiescencia celular (G_0) y la entrada de la célula en fase G_1. La función de los factores de crecimiento no sólo es la de estimular la proliferación celular mediante la regulación del ciclo celular iniciando la mitosis, sino también la de mantener la supervivencia celular, promover la migración celular, la diferenciación celular e incluso la apoptosis (véase cap. 7, El proceso de muerte celular: apoptosis versus necrosis).

La doctora Levi-Montalcini es autora de numerosos artículos científicos y publicaciones que reflejan su compromiso social y humanitario. A fines de la década de 1980, escribió su autobiografía bajo un título fascinante y revelador: "Elogio de la imperfección". En este libro recuerda su vida profesional y personal, los sucesos y las desilusiones, las relaciones humanas y los valores que han orientado su historia y que han incidido en la naturaleza de su producción científica. En la actualidad se desempeña como senadora vitalicia, por sus altísimos méritos en el campo científico y social.

Frente a las preguntas: ¿Qué ha sido lo mejor de su vida?, ella contesta, *"Ayudar a los demás."* ¿Qué haría hoy si tuviese 20 años?, a sus 97 años ella responde, *"¡Pero si estoy haciéndolo!"*



La historia de Rita Levi-Montalcini es la historia de una mujer que ha sabido encontrar su camino y su dimensión en un mundo difícil, de posguerra, con prejuicios raciales y de género, y de tener el valor de dejar su propia patria y sus propias raíces para marcharse a otro país. Al preguntarle si se ha casado y si ha tenido hijos, ella respondió: "No. Entré en la jungla del sistema nervioso y quedé tan fascinada por su belleza que decidí dedicarle todo mi tiempo, ¡mi vida!"

ron el reflejo de retracción branquial en *Aplysia*. Cuando se toca suavemente su región ventral, este molusco rápidamente retrae su sifón y sus delicadas branquias en una reacción protectora. El estímulo provoca la descarga de 24 neuronas sensoriales que, a su vez, activan interneuronas y seis neuronas motoras que controlan el movimiento de contracción de la branquia.

Si se la toca en forma repetida, la babosa se habitúa al estímulo y deja de retraerse ante nuevos toques. La *habituación* (véase cap. 43,

Aprendizaje por habituación), que se considera una forma muy simple de aprendizaje, está asociada con una disminución gradual en la cantidad de neurotransmisor liberado por las neuronas sensoriales que se estimulan repetidamente. Esta disminución se refleja, a su vez, en una declinación en la respuesta de las neuronas motoras que controlan la branquia. Sin embargo, si el estímulo es más fuerte –por ejemplo, un golpe en vez de un toque suave– *Aplysia* vuelve a ser sensible a él; la respuesta motora se torna más rápida y enfática. En la sinapsis, esto se denomina *sensibilización*, un fenómeno que tiene un efecto opuesto al de la habituación y en el cual hay un incremento gradual en la cantidad de neurotransmisor liberado por las neuronas sensoriales.

Kandel y sus colegas Paul Greengard (quien trabajó en las vías que median la transducción de señales intracelulares) y Arvid Carlsson (quien investigó los mecanismos de interacción entre neurotransmisores y receptores de sinapsis específicos en el cerebro) recibieron el Premio Nobel de Medicina en el año 2000, por *"sus descubrimientos concernientes a la traducción de señales nerviosas en el cerebro"*.

Numerosos estudios hechos con la *Aplysia*, con otros moluscos (*Hermissenda*) y con preparaciones de tejido del hipocampo de varios mamíferos apoyan la hipótesis de que las alteraciones en la transmisión sináptica son críticas en los procesos de consolidación de la memoria y en el aprendizaje. Se piensa que estas alteraciones dependen de cambios en las células presinápticas y postsinápticas.

Varios modelos de los mecanismos posibles por los cuales ocurren y perduran estas alteraciones se están investigando intensamente. Aunque los problemas de la memoria y del aprendizaje aún son tan intrincados (y fascinantes) como lo eran los de la herencia humana hace 50 años, los neurobiólogos parecen encontrarse en el umbral de nuevos niveles de comprensión. Algunos científicos –Kandel es uno de ellos– creen que las respuestas vendrán a través de un modelo simple, el equivalente de *Drosophila* o de los bacteriófagos. Otros creen que la enorme complejidad del cerebro de los vertebrados nunca se entenderá en términos de modelos simples como los invertebrados y operando con células aisladas, sino que los secretos residen en la propia extensa red de comunicaciones. Permanezca atento (📖 ensayo 33-4, *Rita Levi-Montalcini: biografía de una mujer con "factor de crecimiento"*).

En síntesis

El encéfalo de los vertebrados

1. El encéfalo en desarrollo de los vertebrados posee tres protuberancias: el "cerebro posterior" (rombencéfalo), el "cerebro medio" (mesencéfalo) y el "cerebro anterior" (prosencéfalo). El rombencéfalo y el mesencéfalo constituyen el tronco o tallo cerebral. El rombencéfalo está formado por el bulbo raquídeo, la protuberancia y el cerebelo; el prosencéfalo, por el diencéfalo y el telencéfalo (hemisferio cerebrales). En las aves y los mamíferos, estos "cerebros" se pliegan uno sobre otro en el curso del desarrollo.
2. Gran parte de la información que entra o sale del cerebro pasa por el tronco, que controla las actividades automáticas necesarias para la supervivencia. Tiene un papel central en la atención, la conciencia y el ciclo vigilia-sueño. Además, contiene neuronas sensoriales y motoras que inervan estructuras de la cabeza y diversos órganos internos. El bulbo raquídeo y la protuberancia están involucrados en distintos reflejos (tos, vómito, etc.), el latido cardíaco y la respiración.
3. En los peces y los anfibios, una parte central del mesencéfalo está constituida por los lóbulos ópticos. En los mamíferos, el análisis de la información visual es una función del prosencéfalo; el mesencéfalo actúa principalmente como un centro de relevo y de reflejos.
4. El cerebelo coordina el movimiento voluntario de los músculos, regula el tono muscular y realiza un ajuste fino del equilibrio del cuerpo. Recibe información sensorial visual y auditiva de las articulaciones, de los músculos y de las vías motoras.
5. El diencéfalo es un centro coordinador principal del encéfalo y abarca el tálamo, el hipotálamo y la glándula pineal. El telencéfalo es el cerebro propiamente dicho de los mamíferos.
6. El tálamo es el principal centro de comunicación entre el tronco cerebral y los centros superiores del cerebro. También interviene en la regulación de las emociones y de los estados de alerta. El hipotálamo es uno de los centros de regulación homeostática más importantes del encéfalo. Sus núcleos coordinan las actividades asociadas con el comportamiento instintivo (sexo, hambre, sed y placer), la motivación y la expresión periférica de las emociones. Controla la expresión de los ritmos circadianos y es el centro principal para la integración de los sistemas nervioso y endocrino.
7. El telencéfalo de mamíferos presenta dos hemisferios y su tamaño relativo es muy grande. La capa externa es la corteza cerebral (sustancia gris), la estación de mayor jerarquía en el procesamiento de información. En los humanos, el gran desarrollo de surcos y circunvoluciones aumentan notablemente su superficie y dan sustento físico a la gran capacidad de procesamiento de su cerebro.
8. Los hemisferios cerebrales están conectados por el cuerpo calloso, una masa muy compacta de fibras mielínicas. Cada hemisferio controla funciones somáticas, sensoriales y motoras en forma cruzada (salvo algunas excepciones, cada hemisferio controla la mitad opuesta del cuerpo).
9. En las aves, la estructura más prominente del telencéfalo es el cuerpo estriado, que está relacionado con el control de comportamientos motores estereotipados complejos. En los mamíferos, los núcleos de la base están ubicados por fuera del tálamo y ocupan una gran porción de las regiones más profundas de am-

En síntesis *(Cont.)*

bos hemisferios cerebrales. Estas grandes masas grises participan en el planeamiento y la programación de los movimientos. En los humanos, intervienen en la planeación de procesos que convierten un pensamiento abstracto en una acción voluntaria.

La corteza cerebral

10. En *Homo sapiens* y otros primates, dos profundas cisuras o surcos superficiales subdividen externamente cada hemisferio cerebral en cuatro lóbulos: frontal, parietal, temporal y occipital.
11. A lo largo de la evolución de los vertebrados, la estructura y función de la corteza cerebral se fueron complejizando. En todos los vertebrados se pueden reconocer dos tipos de cortezas: la arquicorteza y la paleocorteza. Los reptiles y los mamíferos tienen, además, una neocorteza. En los mamíferos, el crecimiento y el desarrollo de la neocorteza desplazó a las otras cortezas hacia las regiones basales del cerebro.
12. La corteza motora controla la actividad voluntaria de los músculos esqueléticos. La corteza somatosensorial recibe señales táctiles y estímulos relacionados con la propiocepción, la temperatura y el dolor. La corteza auditiva procesa señales provenientes desde el oído interno. La corteza visual se activa cuando la retina recibe estímulos.
13. Las áreas funcionales motoras y sensitivas poseen una región primaria y otra secundaria. Las áreas primarias motoras envían conexiones directas hacia los músculos específicos y los sensitivos reciben información desde los receptores sensoriales específicos. Las áreas secundarias complementan el funcionamiento de las áreas primarias.
14. Un tercer tipo de áreas corticales, las cortezas de asociación, asocian e integran información motora y sensorial a través de conexiones intercorticales y con zonas subcorticales. Son casi exclusivas del cerebro humano. Estas cortezas son el asiento de las grandes capacidades intelectuales del hombre.
15. El modelo previo de "dominancia cerebral", que postulaba la existencia de un hemisferio cerebral dominante y otro no dominante, se ha reemplazado por el de "especialización complementaria". Este modelo considera que los hemisferios son funcionalmente diferentes pero se complementan durante el procesamiento sensorial. El hemisferio izquierdo se especializa en los procesos de pensamiento lógico y analítico secuenciales; el derecho, en el pensamiento sintético y en las relaciones visuales y espaciales.

Procesamiento subcortical

16. La integración y la regulación de los procesos que ocurren en el cuerpo de un animal son posibles gracias a la coordinación de todas las actividades encefálicas. La información se intercambia entre distintas partes del encéfalo, mediante haces difusos de axones que forman redes y circuitos integradores, como la formación reticular y el sistema límbico.
17. La formación reticular es una red laxa de interneuronas que recorren el tronco cerebral. Está relacionada con el estado de alerta y de conciencia. Sus interconexiones permiten al individuo permanecer en estado de vigilia y alerta a los estímulos que provienen del ambiente.
18. El ciclo vigilia-sueño está regulado por el tronco cerebral y el hipotálamo. La vigilia es un estado orgánico en el que se recibe, se procesa y se responde la estimulación ambiental. El sueño es un estado de inconsciencia reversible propio de las aves y los mamíferos, que en el humano comprende varios ciclos de unos 90 minutos. En cada ciclo se alternan dos fases: el sueño de ondas lentas y el sueño rápido. La actividad onírica, los movimientos oculares rápidos y la atonía muscular son característicos del sueño rápido.
19. La conducta sexual, las cualidades afectivas de placer o castigo, los impulsos motivacionales y el comportamiento emocional se procesan principalmente en las regiones basales del encéfalo, que en conjunto reciben el nombre de sistema límbico. Este sistema es una red de neuronas que comunican el hipotálamo con ciertas regiones de la corteza cerebral y demás partes del encéfalo. Contiene a la amígdala, importante centro de convergencia de la información sensorial.

Aprendizaje y memoria

20. En los humanos, la memoria es la habilidad de almacenar y recuperar información sobre experiencias pasadas, propias o ajenas. Se consolida en dos etapas: la memoria de corto plazo, de corta duración, y la de largo plazo, que se establece luego de un proceso de consolidación y es más o menos permanente. Las amnesias pueden ser retrógrada, si los recuerdos corresponden a hechos ocurridos en el pasado, o anterógrada, si existe la incapacidad de establecer nuevas memorias a partir de un momento dado. Según su contenido, las memorias pueden ser declarativas o explícitas (el recuerdo de objetos y hechos que pueden ser narrados) o de procedimiento o implícitas (memoria motora, habituación, etc.). Los distintos tipos de memoria tienen diferentes localizaciones neuroanatómicas.
21. En la consolidación y el almacenamiento de la memoria parecen intervenir varias regiones del cerebro humano. Un daño en el hipocampo afecta la consolidación de la memoria de corto plazo, pero no afecta las memorias de largo plazo ya establecidas. La amígdala es la región donde confluye la información proveniente de distintos sentidos y le da un "color emocional" a las memorias.
22. En el prosencéfalo basal hay circuitos neuronales que son fuente de acetilcolina, un neurotransmisor clave para los procesos de la memoria. También lo son estructuras como la amígdala y el hipocampo. Estas vías se relacionan con la memoria declarativa, almacenada en las cortezas de asociación. La memoria de "hábito" o "procedimiento" se relaciona con las respuestas motoras automáticas a estímulos particulares y se almacena en diversos circuitos sensoriales, motores (cerebelo) o emocionales.

Funciones cerebrales superiores

23. Las áreas corticales funcionales que procesan los ingresos senso-

En síntesis *(Cont.)*

riales o que producen respuestas motoras poseen una ubicación específica y bastante conservada en los distintos grupos de mamíferos. La memoria y el aprendizaje ocupan áreas grandes y difusas del cerebro, pero los circuitos que controlan algunas de las llamadas "funciones superiores" humanas –lenguaje, gnosias y praxias– están más o menos localizados en la neocorteza.

24. El reconocimiento sensorial o gnosias es una capacidad de orden superior que posibilita percibir o reconocer objetos mediante canales sensoriales. La agnosia es la incapacidad para reconocer objetos y rostros mediante esos canales, aunque éstos funcionen normalmente.

25 Los movimientos dirigidos a un objetivo (proposicionales) son aprendidos y voluntarios. Las praxias son sistemas de movimientos secuenciales, complejos y aprendidos; tienen una intención que les da origen y están coordinados en función de un resultado. No son instintivos, ya que requieren un aprendizaje social, como en los casos de la escritura, la vocalización o la manipulación de herramientas. Las alteraciones de estas funciones se denominan apraxias.

26. El lenguaje es una forma de comunicación netamente humana. Hace referencia a los aspectos verbales y orales de la comunicación, a la prosodia –entonación y carga emocional– y gestos durante el episodio de comunicación.

27. Dos regiones del hemisferio izquierdo conectadas entre sí, las áreas de Broca y de Wernicke, están relacionadas con el habla. El área de Broca controla el aparato de fonación; la de Wernicke, la coherencia y el significado del habla.

28. Ciertas neuronas del cerebro adulto de los mamíferos se pueden diferenciar en células nuevas. El funcionamiento de las neuronas cerebrales sufre cambios y rearreglos continuos (plasticidad neuronal). Las neuronas de los invertebrados y los anfibios se regeneran.

29. Se cree que el establecimiento de memorias se debe a cambios en los circuitos sinápticos y en las respuestas de las neuronas a los estímulos. La estimulación constante produce habituación, que consiste en un cese de la respuesta motora causada por una disminución gradual en la cantidad de neurotransmisor liberado por las neuronas sensoriales. El fenómeno opuesto es la sensibilización. Las alteraciones en la transmisión sináptica son críticas en la memoria y en el aprendizaje. Se piensa que estas alteraciones dependen de cambios en las células presinápticas y postsinápticas.

Cuestionario

1. Kim Peek es un estadounidense que nació a mediados del siglo pasado y sufría el síndrome del sabio: deficiencia mental, serios problemas de coordinación y un manejo increíble de la memoria. Peek leía a una velocidad de seis páginas por minuto y llegó a memorizar más de 9.000 libros de historia, deporte, cine, geografía, astronáutica y música clásica, entre otros temas. Podía citar literalmente cualquier párrafo de esos libros, aunque lo hubiera leído hace años. El guionista Barry Morrow se inspiró parcialmente en Peek para desarrollar el personaje de Raymond Babbit, protagonizado luego por Dustin Hoffman en la película *Rain man* (1988). El estudio del cerebro de Peek reveló una malformación en el cerebelo y ausencia de cuerpo calloso. ¿Se puede relacionar algunas de estas anormalidades con los síntomas mencionados?
2. Relacione los tamaños relativos de las distintas porciones de los encéfalos de los animales de la figura 33-2 con los hábitats en los que viven y sus modos de vida, de obtención del alimento y de escape de los depredadores.
3. Los monos que han sufrido daños en la amígdala son incapaces de recordar si un objeto, aunque sea familiar, es comestible o no. Cada vez que encuentran una banana, la miran, la tocan, la huelen y la prueban como si no la conocieran. ¿Cuál puede ser la explicación de este comportamiento?
4. En su libro *El hombre que confundió a su mujer con un sombrero* (1985), Oliver Sacks relata el extraño caso de Jimmie G. A mediados de la década de 1970, Jimmie G. era un hombre de unos sesenta años que había trabajado en la Marina de los Estados Unidos. Cuando Sacks le preguntaba la edad, Jimmie G. respondía que estaba por cumplir los 20, y cuando le preguntaba en qué año estaban, la respuesta invariable era 1945. Sacks descubrió que Jimmie era incapaz de retener los recuerdos. Si le hacían escribir algo sobre un papel, lo escondían y se lo volvían a mostrar al cabo de cinco minutos, Jimmie no recordaba haberlo escrito (pero reconocía su letra). ¿Qué tipo de alteración de la memoria tenía Jimmie G. y que estructura cerebral seguramente tendría afectada?
5. Las técnicas de neuroimagen como la descrita en el recuadro 33-1 permiten monitorizar los cambios en la actividad cerebral en distintas circunstancias. El médico Andrew Newberg y el psicólogo Eugene D'Aquili (Universidad de Pennsylvania) aplicaron esta técnica para estudiar la actividad cerebral en monjes budistas meditando y en monjas rezando. Los investigadores encontraron que durante la meditación y la plegaria se producía una disminución importante en la actividad de una región del lóbulo parietal llamada área de asociación de la orientación (AAO) (en condiciones normales, el AAO presenta una alta actividad). La disminución de la actividad coincidía con el momento en que los monjes se sentían "uno con el universo" y las monjas "se acercaban a Dios hasta sentirse fusionadas con él". ¿Cuál es la función del AAO y cómo se explica el efecto que tiene la meditación sobre su actividad?



Capítulo 34

El sistema endocrino

Las glándulas endocrinas segregan, entre otras cosas, nuestros humores, nuestras aspiraciones, nuestra filosofía de la vida.

ALDOUS HUXLEY

El mantenimiento de la homeostasis, es decir, de la constancia del medio interno de los organismos, es un proceso altamente complejo. La información de las condiciones internas de un organismo, así como de los estímulos ambientales que éste recibe, se transmite continuamente a los centros de integración, donde se generan las respuestas apropiadas. Como vimos en el capítulo 12, en todos los seres vivos, la comunicación y la integración de la información está mediada por mensajeros químicos, moléculas específicas que interactúan con receptores, también específicos, ubicados en las membranas plasmáticas o en el interior de las células. Esta interacción dispara una serie de cambios o respuestas celulares.

Los procesos biológicos que ocurren en todos los animales, ya sean pequeños o grandes, sencillos o más complejos, están mediados por señales de comunicación. Entre éstas se encuentran las **hormonas**, señales químicas que regulan la actividad de células y órganos. Las hormonas se secretan hacia el torrente sanguíneo desde las células en las que son producidas o almacenadas y así viajan a distancia. De esta manera, pueden llegar prácticamente a todas las células de un organismo. Sin embargo, sólo un grupo relativamente restringido de células (células blanco) responde a una hormona circulante determinada. Estas células blanco son las que poseen receptores específicos para una hormona determinada. El nombre de "hormona" fue propuesto por los fisiólogos ingleses Ernest Starling (1866-1927) y William M. Bayliss (1860-1929), quienes encontraron que la porción anterior del intestino delgado segrega una sustancia –a la que llamaron *secretina*– bajo la influencia del jugo gástrico. Starling y Bayliss observaron que la secretina estimula las secreciones pancreáticas. De esta manera, pudieron establecer que en el interior del cuerpo se transmiten mensajes de tipo químico. En las décadas siguientes se identificaron la insulina y las hormonas secretadas por las glándulas tiroides, hipófisis y suprarrenal y pronto se dilucidaron sus funciones.

Las hormonas son esenciales en la regulación y la coordinación de numerosos procesos fisiológicos en todos los organismos. Estos procesos se desarrollan, en la mayoría de los casos, con lentitud en comparación con otros procesos del cuerpo (como los propios del sistema nervioso) y comprenden desde cambios metabólicos hasta la reproducción y el crecimiento, entre otros. La capacidad de las hormonas de alcanzar todos los tejidos de un organismo les permite coordinar y sincronizar las respuestas de varios tejidos y órganos y, de esta manera, es posible que un proceso dado se desarrolle en forma armónica.

Historia de la biología
Anatomía y fisiología · 1902 y 1922

Cuadro 34-1. *Los sistemas de comunicación y control del organismo*

Sistema	Señal	Célula productora	Información	Velocidad	Células blanco
Endocrino	Hormona	Célula glandular	Generalizada	Baja	Todas las células que posean receptores para esa hormona
Nervioso	Neurotransmisores (químicos o electroquímicos)	Neurona	Focalizada	Alta	Neuronas, células musculares y algunas células glandulares

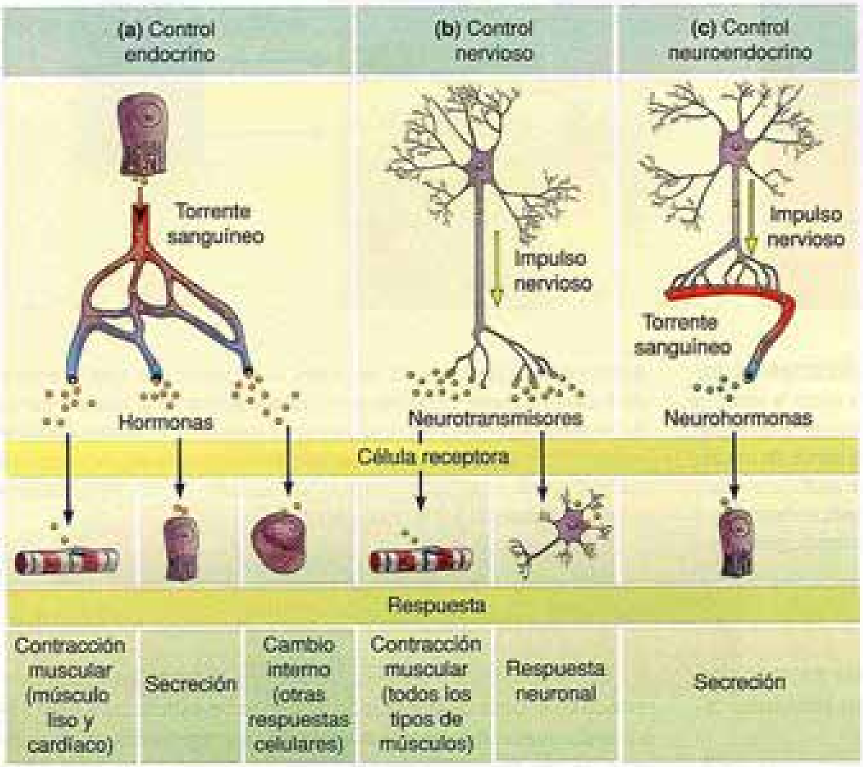


Fig. 34-1. SISTEMAS DE CONTROL ENDOCRINO Y NERVIOSO. ***(a)*** *En el control endocrino, las moléculas señalizadoras –hormonas– se difunden hacia el torrente sanguíneo, que las transporta hasta los tejidos blanco. Este proceso de transporte puede insumir minutos u horas y los efectos son típicamente de larga duración.* ***(b)*** *En el control nervioso, las señales eléctricas –impulsos nerviosos– son conducidas a lo largo de una neurona hasta su terminal axónica, donde moléculas señalizadoras –neurotransmisores– son liberadas e interactúan a corta distancia con otras neuronas u otros tejidos blanco. El proceso completo ocurre en sólo una fracción de segundo y el efecto también es breve.* ***(c)*** *En la comunicación neuroendocrina, una neurona libera neurohormonas a la sangre. Tanto las hormonas como los neurotransmisores y las neurohormonas interactúan con receptores específicos de las células blanco, lo cual genera una respuesta.*

Galería de imágenes

Sin embargo, para muchos procesos fisiológicos la comunicación hormonal es demasiado lenta como para coordinar eficazmente diversas secuencias de cambios que requieren ciertas respuestas inmediatas, como la contracción muscular voluntaria o la estimulación de ciertas secreciones. Como vimos en los capítulos anteriores, un canal de comunicación más rápido y directo es el que proporcionan las neuronas, células especializadas en la producción y transmisión de señales eléctricas. Estas señales –los impulsos nerviosos– son conducidas a lo largo de la neurona hasta su terminal axónica, donde provocan la liberación de señales químicas, los neurotransmisores, que interactúan a corta distancia con otras neuronas u otros tejidos blanco (cuadro 34-1). Los sistemas nervioso y endocrino no son dos entidades completamente independientes. Por el contrario, ambos se encuentran en íntima relación. Un ejemplo de ello es el control hipotalámico de las secreciones hipofisarias, que se analizará más adelante en este capítulo. Por otra parte, muchos neurotransmisores tienen una estructura química similar a la de las hormonas y algunas neuronas secretan mensajeros químicos que son vertidos a la sangre; tales mensajeros se denominan neurohormonas. Como vimos en el capítulo 31, estas neurohormonas, secretadas por órganos neuroendocrinos, son esenciales para diversos procesos, entre los que se incluye la estimulación de varias glándulas endocrinas (fig. 34-1).

Evolución y diversidad de los sistemas endocrinos

La comunicación química constituyó sin duda la primera forma de intercambio de información entre organismos. Los sistemas de comunicación química parecen haber surgido temprano en la evolución, ya que existen sustancias con actividad hormonal en todos los grandes grupos de organismos. Aun en las bacterias existen moléculas de señalización que actúan dentro de la misma célula y sobre células vecinas.

(a)



(b)

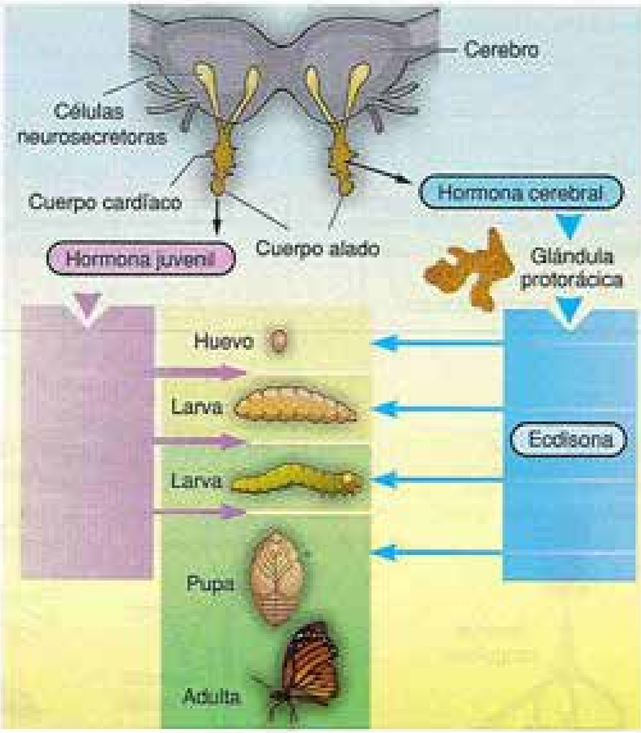


Fig. 34-2. CONTROL HORMONAL DEL DESARROLLO EN INSECTOS. ***(a)*** *Debido a su exoesqueleto rígido, los insectos periódicamente mudan y crecen "a saltos", de manera discontinua. Durante la muda se deshacen del exoesqueleto viejo y forman uno nuevo y blando que se endurece adaptándose al mayor tamaño del animal.* ***(b)*** *En los insectos que poseen metamorfosis completa, como los lepidópteros, el adulto (una mariposa) es llamativamente distinto a sus formas larvales. En estos animales, el desarrollo está controlado por un conjunto de hormonas. La hormona cerebral (protoracicotrófica), producida por células neurosecretoras del cerebro, se almacena en los cuerpos cardíacos, desde donde es liberada. Esta hormona actúa sobre la glándula protorácica estimulándola a secretar ecdisona, la cual a su vez estimula la muda. Los cuerpos alados producen otra hormona, la hormona juvenil, en cantidades decrecientes a medida que transcurre el desarrollo. La disminución significativa de la hormona juvenil conduce a la formación de una pupa y su ausencia, a la formación del adulto.*

La comunicación química les permite a ciertas bacterias actuar en conjunto, como si fueran un "superorganismo", y coordinar actividades como la bioluminiscencia o la esporulación.

Junto con la evolución de los organismos aparecieron más moléculas mensajeras y de diferente composición química y, por lo tanto, de diferente acción fisiológica. La diferenciación de tejidos en glándulas endocrinas aparece ya en artrópodos y moluscos y está presente en todos los vertebrados. Si bien existen diferencias en la estructura química de las hormonas entre los distintos grupos, su composición básica y sus mecanismos de acción son similares.

En los invertebrados es predominante la presencia de órganos neuroendocrinos que secretan neurohormonas hacia la hemolinfa, imprescindible para diversos procesos vitales. En invertebrados relativamente simples como los cnidarios o los platelmintos, unas pocas neurohormonas regulan los procesos de crecimiento y desarrollo. En insectos y crustáceos, el sistema es más complejo y controla funciones como la muda y la metamorfosis (fig. 34-2), la reproducción, la osmorregulación y los cambios de coloración. Hay evidencias de que otras hormonas de mamíferos, como la ACTH, el glucagón y la somatostatina, están presentes en organismos unicelulares. Estas evidencias de la universalidad de las hormonas se suman a los numerosos ejemplos de características comunes que a lo largo de la historia evolutiva relacionan a todos los organismos.

En los vertebrados, muchas glándulas y sus hormonas se han conservado en el curso de la evolución. Si bien varias estructuras fueron adquiriendo nuevas funciones a medida que los organismos se diversificaron, se han encontrado sorprendentes homologías entre los diversos grupos de organismos.

Glándulas endocrinas y hormonas

Las células secretoras de hormonas y neuroendocrinas con frecuencia se encuentran agrupadas en glándulas, algunas tan conspicuas que los primeros anatomistas pudieron identificarlas con facilidad. Más tarde se trazó una distinción entre **glándulas** exocrinas y endocrinas (fig. 34-3). Las **glándulas exocrinas** secretan sus productos en conductos que comunican con el medio externo, mientras que las **glándulas endocrinas** lo hacen hacia el torrente sanguíneo. El concepto de "sistema endocrino" suele utilizarse en forma generalizada para referirse a la comunicación química. Sin embargo, como vimos en el capítulo 12, existen diferentes tipos de comunicación química.

En la figura 34-4 se muestran las principales glándulas endocrinas de los vertebrados (fig. 34-4). Sus productos, las hormonas, secretadas en cantidades ínfimas, son sustancias químicas poderosas que

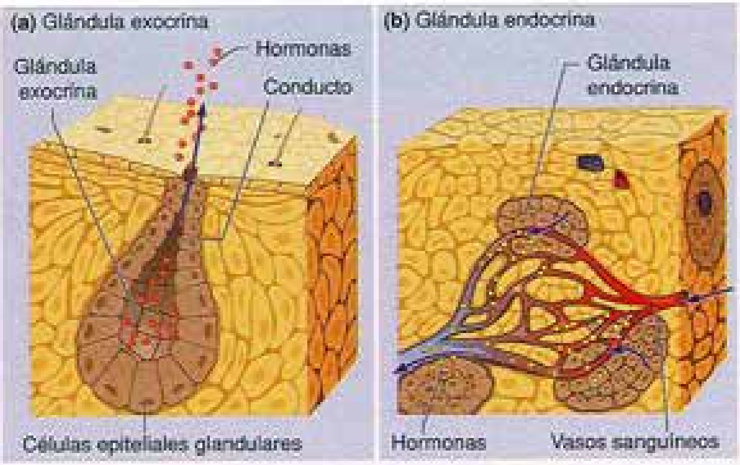


Fig. 34-3. GLÁNDULAS EXOCRINAS Y ENDOCRINAS. (a) *Las glándulas exocrinas, como las glándulas mamarias de las hembras de mamíferos, las glándulas digestivas o las glándulas sudoríparas, secretan sus productos por un conducto que comunica con el medio externo al organismo.* ***(b)*** *Las glándulas endocrinas, como la hipófisis y el tiroides, secretan sus productos –las hormonas– directamente al líquido intersticial. De allí se difunden hacia los vasos sanguíneos y se transportan hacia todos los tejidos.*

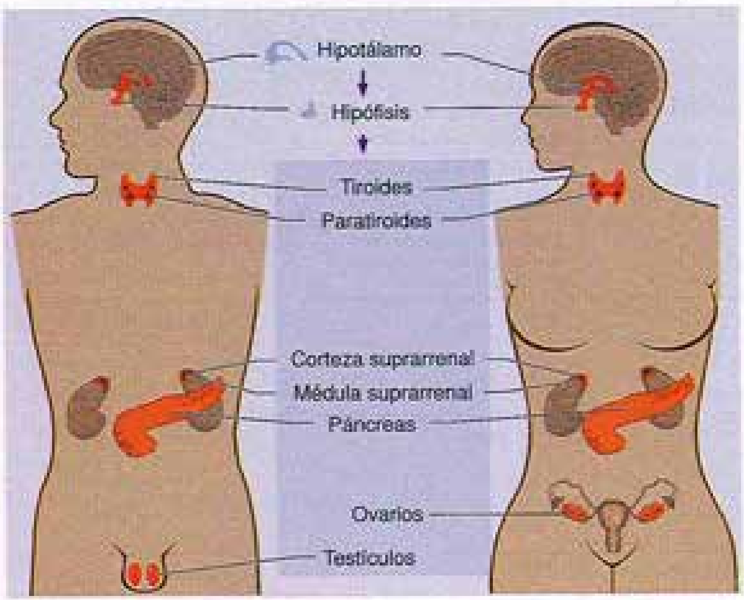


Fig. 34-4. ALGUNOS DE LOS ÓRGANOS ENDOCRINOS PRODUCTORES DE HORMONAS. *La hipófisis libera hormonas que, a su vez, regulan las secreciones hormonales de la glándula tiroides, la corteza suprarrenal (la capa más externa de la glándula suprarrenal) y los órganos reproductores. Se indican también otras glándulas como la paratiroides, la médula suprarrenal y el páncreas. La hipófisis misma está bajo el control regulador del principal centro neuroendocrino, el hipotálamo. El hipotálamo es, así, el enlace entre el sistema nervioso y el sistema endocrino.*

desempeñan papeles clave en la integración y el control de las funciones fisiológicas del organismo. Tanto su producción como su degradación están estrictamente controladas. A continuación recorreremos la descripción de las principales glándulas, las hormonas que éstas secretan y la regulación de su secreción, que se muestran en conjunto en el cuadro 34-2.

Centros de integración: el hipotálamo y la hipófisis

El eje hipotálamo-hipofisario

La hipófisis o pituitaria, una pequeña glándula endocrina situada en la base del cerebro, cumple una función fundamental en el control de un gran número de procesos fisiológicos. Consta de dos partes estructural y fisiológicamente diferentes: la **adenohipófisis**, que comprende los lóbulos anterior e intermedio, y la **neurohipófisis**, que comprende el lóbulo posterior. El origen embrionario de estas estructuras es asimismo diferente: mientras que la neurohipófisis representa una diferenciación del sistema nervioso, la adenohipófisis deriva del techo de la boca (la "bolsa de Rathke").

El hipotálamo, órgano neuroendocrino que forma parte del encéfalo, es la fuente de varias neurohormonas (pequeños péptidos) que a su vez interaccionan con la hipófisis. La mayoría de estas neurohormonas viaja mediante un delicado sistema de vasos de conducción local –el *sistema porta hipotálamo-hipofisario*– hacia la adenohipófisis, en donde estimulan o inhiben las secreciones hormonales que serán liberadas a la circulación general. Otras neurohormonas hipotalámicas son transportadas y almacenadas en las terminales axónicas de sus neuronas. Los axones de las neuronas hipotalámicas conforman la neurohipófisis, órgano desde el cual las neurohormonas almacenadas son secretadas al torrente sanguíneo. En la figura 34-5 se esquematizan las relaciones entre el hipotálamo y las dos partes principales de la hipófisis (fig. 34-5).

Cuadro 34-2. *Algunas de las principales glándulas endocrinas de los vertebrados y las hormonas que producen*

Glándula	Hormona	Efecto principal	Mecanismo que controla su secreción	Composición química
Hipófisis (adenohipófisis)	Hormona del crecimiento o somatotrofina (GH)	Estimula el crecimiento del hueso, inhibe la oxidación de la glucosa, promueve la degradación de los ácidos grasos	Hormonas hipotalámicas estimuladora e inhibidora	Proteína
	Prolactina	Estimula el desarrollo de las mamas durante el embarazo y la producción de leche	Hormonas hipotalámicas estimuladora e inhibidora	Proteína
	Hormona estimuladora del tiroides (TSH)	Estimula la secreción endocrina del tiroides	Tiroxina en sangre; hormona(s) hipotalámica(s)	Glucoproteína
	Hormona adrenocorticotrófica (ACTH)	Estimula la secreción endocrina de la corteza suprarrenal	Cortisona en la sangre; hormona(s) hipotalámica(s)	Polipéptido (39 aminoácidos)
	Hormona foliculoestimulante (FSH)*	Estimula la secreción endocrina y el crecimiento del folículo ovárico. Estimula la espermatogénesis	Niveles sanguíneos de hormonas sexuales; hormona(s) hipotalámica(s)	Glucoproteína
	Hormona luteinizante (LH)*	Estimula la ovulación y la formación del cuerpo lúteo en las hembras. Estimula la secreción de testosterona en el macho	Niveles sanguíneos de hormonas sexuales; hormona(s) hipotalámica(s)	Glucoproteína
Hipotálamo (vía neurohipófisis)	Oxitocina	Estimula las contracciones uterinas y la eyección de la leche materna	Reflejo nervioso	Péptido (9 aminoácidos)
	Hormona antidiurética (ADH)	Estimula la reabsorción renal de agua	Osmolaridad de la sangre; presión y volumen sanguíneo, estímulos nerviosos	Péptido (9 aminoácidos)
Tiroides	T_3 y T_4 (tiroxina)	Incrementa la tasa metabólica	TSH	Aminoácidos yodados
	Calcitonina	Inhibe la liberación de calcio del hueso	Concentración de iones calcio en la sangre	Polipéptido (32 aminoácidos)
Paratiroides	Hormona paratiroidea (parathormona)	Estimula la liberación de calcio del hueso, la conversión de vitamina D en su forma activa (que promueve la absorción de calcio del tracto gastrointestinal); inhibe la excreción de calcio	Concentración de iones calcio en la sangre	Polipéptido (34 aminoácidos)
Corteza suprarrenal	Cortisol, otros glucocorticoides	Hiperglucemiante; promueve la degradación de proteínas y lípidos	ACTH	Esteroides
	Aldosterona	Estimula la reabsorción renal de sodio	Angiotensinas; concentración de iones Na^+ y K^+ en la sangre	Esteroide
Médula suprarrenal	Adrenalina y noradrenalina	Incrementan la glucemia, efectos vasomotores, incrementan la frecuencia y la fuerza del latido cardíaco	Estimulación del sistema nervioso simpático	Catecolaminas (aminas derivadas de aminoácidos)
Páncreas	Insulina	Hipoglucemiante, incrementa el almacenamiento de glucógeno	Concentración de glucosa y aminoácidos en la sangre. Somatostatina (inhibidora)	Polipéptido (51 aminoácidos)
	Glucagón	Hiperglucemiante. Estimula la degradación de glucógeno a glucosa en el hígado	Concentración de glucosa en la sangre. Somatostatina	Polipéptido (29 aminoácidos)
Pineal	Melatonina	Implicada en la regulación de los ritmos circadianos	Ciclos luz-oscuridad	Catecolamina
Ovario (folículo)	Estrógenos*	Desarrollan y mantienen características sexuales en las hembras. Promueven el crecimiento del endometrio uterino	FSH y LH	Esteroides
Ovario (cuerpo lúteo)	Progesterona y estrógenos*	Promueven y mantienen el crecimiento continuado del endometrio uterino	Luteolisinas. Gonadotrofina coriónica (luego de la implantación)	Esteroides
Testículos	Testosterona*	Produce espermatogénesis, desarrolla y mantiene características sexuales en los machos	FSH y LH	Esteroide

*Estas hormonas se tratan en el capítulo 41.

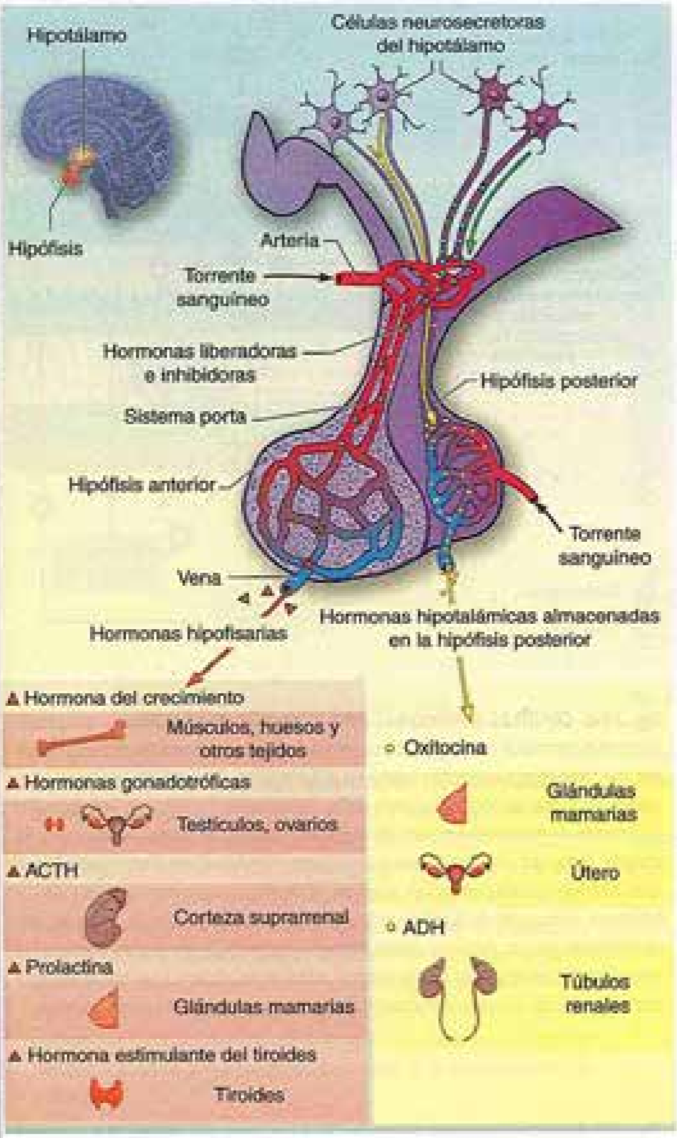


Fig. 34-5. INTERRELACIONES ENTRE EL HIPOTÁLAMO Y LA HIPÓFISIS. *El hipotálamo se comunica con la adenohipófisis mediante capilares sanguíneos que forman el sistema porta hipotálamo-hipofisario. Las células neurosecretoras del hipotálamo secretan hormonas liberadoras o inhibidoras que llegan mediante ese sistema porta a la adenohipófisis y regulan la producción de las hormonas hipofisarias. Otras células neurosecretoras hipotalámicas producen oxitocina y hormona antidiurética (ADH) que son conducidas a la neurohipófisis dentro de las mismas fibras nerviosas (transporte axónico). Una vez secretadas desde las terminales axónicas ubicadas en la neurohipófisis, estas neurohormonas se difunden hacia los capilares y de ese modo ingresan en la circulación general. Por medio del sistema circulatorio, las hormonas se distribuyen por todo el cuerpo y actúan sobre sus órganos blanco.*

La adenohipófisis

El lóbulo anterior de la adenohipófisis es fuente de seis hormonas, cada una producida por un tipo celular diferente (véase fig. 34-5). Dos de estas hormonas, la somatotrofina y la prolactina, son reguladas por dos neurohormonas, también llamadas factores hipotalámicos; uno estimula la secreción, el otro la inhibe.

- La **somatotrofina** u **hormona del crecimiento** estimula la síntesis proteica y promueve el crecimiento de los huesos y de los tejidos blandos; en el hígado, impulsa la secreción de otras hormonas conocidas como somatomedinas (o factores de crecimiento tipo insulina), que también estimulan el crecimiento en muchos tejidos. Un déficit en la producción de la hormona del crecimiento en la infancia conduce al "enanismo hipofisario", que se caracteriza por una estatura anormalmente baja, pero con proporciones corporales normales (a diferencia del enanismo acondroplásico –no hormonal–, en el cual las proporciones corporales son anormales). Por el contrario, un exceso de hormona del crecimiento en la infancia lleva al "gigantismo hipofisario", que implica un crecimiento mayor en largo de los huesos, hipertrofia de los músculos y los órganos y un retraso en la aparición de la pubertad. Este cuadro puede ser causado por un tumor en la hipófisis. La acromegalia es la entidad en la cual el exceso de secreción de hormona del crecimiento se presenta después de que se ha completado el crecimiento óseo.
- La **prolactina** estimula la secreción de leche en los mamíferos. Mientras un bebé continúa mamando, los impulsos nerviosos producidos por la succión son transmitidos al hipotálamo, que disminuye la producción del factor inhibidor de prolactina. La hipófisis libera entonces prolactina que, a su vez, actúa sobre las glándulas y mantiene la producción de leche. Una vez que cesa la succión, la síntesis y la liberación de prolactina disminuyen y se detiene la producción de leche. Así, el suministro es regulado por la demanda.

Las otras cuatro hormonas que produce el lóbulo anterior de la adenohipófisis son las llamadas **hormonas tróficas**, es decir que actúan sobre otras glándulas endocrinas, manteniéndolas metabólicamente activas y estimulando sus secreciones. Estas hormonas hipofisarias sólo responden a un factor liberador del hipotálamo y, como se muestra en la figura 34-6, sus niveles en sangre se regulan mediante un circuito de *retroalimentación negativa* (véase cap. 38, recuadro 38-2) (fig. 34-6).

- La **tirotrofina** (TSH) estimula a las células de la glándula tiroides a producir y liberar las hormonas tiroideas T_3 y T_4 (tiroxina). En un circuito de retroalimentación negativa que se ejerce tanto sobre la hipófisis como sobre el hipotálamo, un aumento en la concentración de tiroxina inhibe la secreción de TSH por parte de la hipófisis.
- La **corticotrofina** (o adrenocorticotrofina hipofisaria: ACTH) estimula la secreción de cortisol, una de las hormonas producidas por la corteza suprarrenal. El circuito de retroalimentación negativa es similar al que regula la tiroxina.
- Las hormonas **foliculoestimulante** (FSH) y **luteinizante** (LH) son las llamadas gonadotrofinas porque actúan sobre las gónadas (testículos y ovarios) en las que estimulan la secreción de esteroides sexuales. Las características y las funciones de estas hormonas se discutirán en detalle en el capítulo 41.

En muchos vertebrados, el lóbulo intermedio de la hipófisis produce la **hormona estimulante de los melanocitos**. En reptiles y anfibios, esta hormona estimula los cambios de color asociados con el camuflaje o con patrones de comportamiento como la agresión y el cortejo. En humanos, en los cuales su secreción está notablemente disminuida en relación con otros vertebrados, sus funciones se desconocen.

La neurohipófisis

La neurohipófisis de los mamíferos secreta dos hormonas a partir de los terminales axónicos hipotalámicos donde se almacenan:

- La **oxitocina**, que incrementa las contracciones uterinas durante el parto. Luego del parto, ayuda al útero a recuperar su tamaño y su forma originales. También estimula la secreción de leche cuando el niño comienza a mamar. La liberación de oxitocina está bajo el control del sistema nervioso y puede comenzar por el aumento de la presión dentro de la pared uterina o por movimientos del feto. Si bien su función se desconoce, se han reconocido receptores para esta hormona en las vesículas seminales y en los genitales masculinos.
- La **hormona antidiurética** o ADH que, como se verá en el capítulo 39, disminuye la excreción de agua por los riñones. La ADH también se conoce como vasopresina porque aumenta la presión sanguínea en muchos vertebrados. Sin embargo, en los humanos tiene este efecto sólo en ciertas circunstancias no habituales, por ejemplo, cuando se pierde sangre por una hemorragia grave.

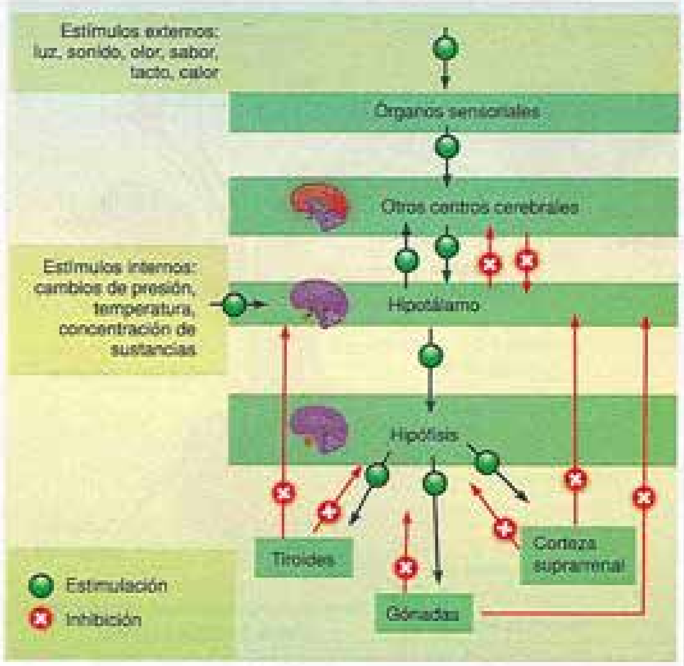


Fig. 34-6. CONTROL HORMONAL POR RETROALIMENTACIÓN. *La producción de muchas hormonas está regulada por complejos sistemas de retroalimentación negativa que involucran a la hipófisis anterior y al hipotálamo. El hipotálamo controla la secreción de hormonas tróficas por parte de la adenohipófisis y éstas, a su vez, estimulan la secreción de hormonas por parte de la glándula tiroides, la corteza suprarrenal y las gónadas (testículos y ovarios). Cuando la concentración de las hormonas producidas por estas glándulas blanco aumenta en la sangre, el hipotálamo disminuye su producción de hormonas liberadoras, la hipófisis reduce la suya y, en consecuencia, la producción de hormonas por las glándulas blanco también desciende. La producción hormonal se regula además en respuesta a otros cambios ambientales e internos por medio del hipotálamo, que recibe e integra información de muchas otras partes del sistema nervioso.*

La glándula tiroides: producción de tiroxina y calcitonina

La glándula tiroides produce dos hormonas:

- La **tiroxina**, que se sintetiza en los folículos tiroideos, en respuesta a su hormona estimulante (TSH) secretada por la hipófisis. La adenohipófisis y la glándula tiroides forman parte de un circuito de retroalimentación negativa que regula la liberación de hormonas de acuerdo con los niveles de hormonas tiroideas en sangre (fig. 34-7). La tiroxina acelera la tasa de respiración celular y en algunos animales es importante además en la regulación de la temperatura corporal (véase cap. 38). El *hipertiroidismo*, o producción excesiva de tiroxina, provoca nerviosismo, insomnio, excitabilidad, aumento en la frecuencia cardíaca y en la presión sanguínea, intolerancia al calor, sudoración excesiva y pérdida de peso. El *hipotiroidismo*, o deficiencia de tiroxina, afecta el desarrollo durante la infancia, en particular de las células nerviosas; puede llevar a la deficiencia mental permanente y a algún tipo de enanismo. En los adultos, el hipotiroidismo causa sequedad de la piel, intolerancia al frío y falta de vitalidad. El hipotiroidismo puede ser el resultado de una insuficiencia de yodo, necesario para sintetizar tiroxina y, en estos casos, a menudo se asocia con el bocio, un agrandamiento de la glándula tiroides. La sal de mesa suele adicionarse con yodo para suplir su posible falta en la dieta. En casos de hipotiroidismo, el paciente es tratado con hormonas tiroideas.
- La **calcitonina**, que se produce en las células parafoliculares de la glándula tiroides, en respuesta a niveles aumentados de calcio en la sangre, inhibe la resorción ósea y participa en consecuencia en la regulación plasmática del calcio y el fósforo, junto con otras hormonas que veremos a continuación.

Historia de la biología
Anatomía y fisiología - 1915
Galería de imágenes

Las paratiroides: producción de parathormona

Las paratiroides, ubicadas por detrás de la glándula tiroides, son las glándulas endocrinas más pequeñas en la especie humana. Producen la **hormona paratiroidea** –o **parathormona**– que cumple un papel esencial en el metabolismo mineral al regular los niveles normales de calcio y fosfato en sangre. La homeostasis del calcio es fundamental, ya que un aumento o una disminución de calcio en la sangre puede llevar a alteraciones de la coagulación, la contracción muscular y de la función nerviosa.

La hormona paratiroidea incrementa la concentración del ion calcio en la sangre de diferentes maneras:

- Estimulando la resorción ósea, es decir, la disolución de carbonato y fosfato de calcio de los huesos (que contienen el 99% del calcio total del cuerpo), que de esta manera ingresan en el torrente sanguíneo.
- Reduciendo la excreción de calcio de los riñones y elevando también la excreción de fosfato por los riñones (lo cual hace descender el nivel de fosfato de la sangre) (fig. 34-8).
- Estimulando la conversión de vitamina D en su forma activa, la hormona $1,25(OH)_2D3$, que a su vez incrementa la absorción de iones calcio del intestino y colabora con la hormona paratiroidea en sus otras funciones.

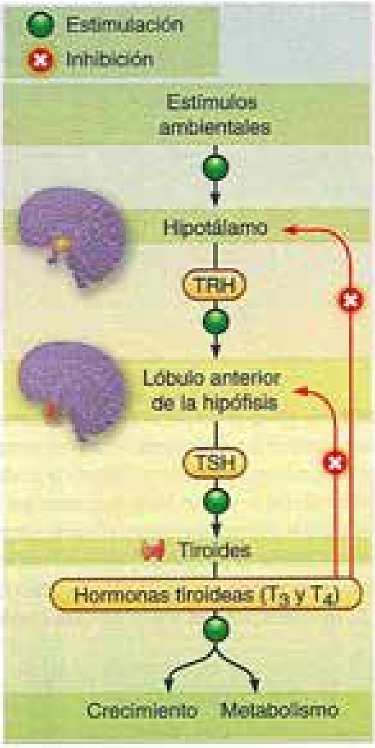


Fig. 34-7. REGULACIÓN DE LA PRODUCCIÓN DE HORMONAS TIROIDEAS. *En respuesta a diferentes estímulos ambientales, como estrés o temperaturas bajas, el hipotálamo secreta la hormona liberadora de tirotrofina (TRH), que estimula la liberación de tirotrofina (TSH) por parte de la adenohipófisis. La TSH actúa a través de receptores ubicados en la glándula tiroides y provocan la síntesis y la liberación de las hormonas tiroideas* T_3 *y* T_4 *(triyodotironina y tetrayodotironina, respectivamente; la primera es la forma activa y la segunda el precursor). Cuando los niveles de estas hormonas son relativamente altos, inhiben en la hipófisis la secreción de TSH y en el hipotálamo la secreción de TRH. Este sistema de retroalimentación negativa mantiene los niveles de hormonas tiroideas dentro de un intervalo normal de concentración.*

Figura interactiva

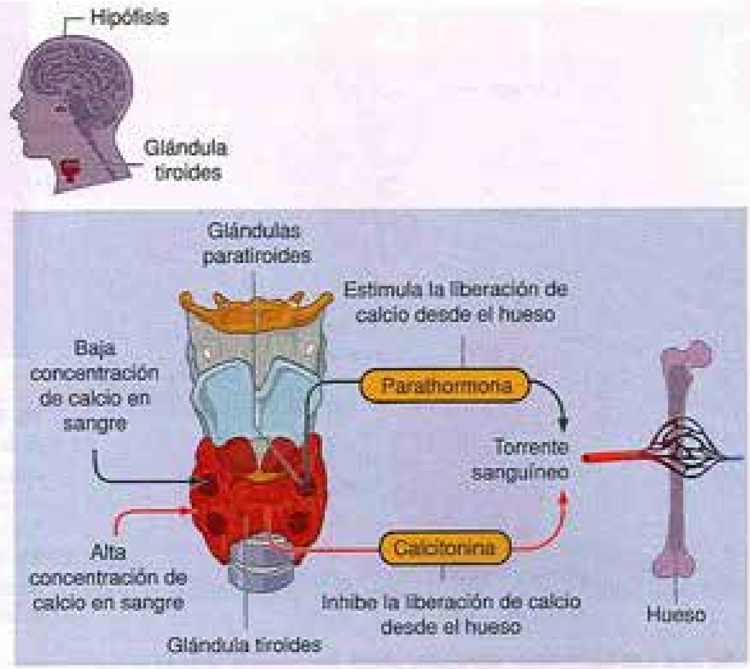


Fig. 34-8. LAS GLÁNDULAS TIROIDES Y PARATIROIDES. *Cuando la concentración de calcio en la sangre es baja, las glándulas paratiroides secretan parathormona, que estimula la disolución de sales de calcio del hueso y de este modo aumenta el calcio en la sangre. La hormona paratiroidea también estimula la absorción de calcio por parte de las paredes intestinales (efecto mediado por una hormona derivada de la vitamina D) y reduce la excreción de calcio a través de los riñones. Cuando el nivel de calcio en la sangre es alto, la glándula tiroides secreta calcitonina, que inhibe la disolución de calcio del hueso, entre otros efectos.*

Las hormonas paratiroidea y calcitonina forman parte de un delicado mecanismo que regula la concentración de calcio de la sangre, en el cual la hormona paratiroidea desempeñaría el papel principal. La producción de ambas hormonas está regulada directamente por la concentración de iones calcio en la sangre.

El hiperparatiroidismo (un exceso de parathormona causado ocasionalmente por tumores de las paratiroides) provoca una gran pérdida de calcio de los huesos, que se vuelven muy frágiles, contracción de las vértebras y pérdida de peso. La extirpación de las glándulas paratiroides sin tratamiento de reposición hormonal causa contracciones musculares y espasmos violentos que llevan a la muerte debido a que, en ausencia de hormona paratiroidea, descienden los niveles de calcio, lo cual afecta la actividad muscular (véase cap. 32, La regulación de la contracción).

Glándulas mixtas: las suprarrenales

Las glándulas suprarrenales –o adrenales– se sitúan por encima de los riñones y están compuestas por dos zonas de diferente estructura y función: la corteza y la médula suprarrenales (fig. 34-9).

Corteza suprarrenal: glucocorticoides y mineralocorticoides

La corteza suprarrenal –la capa más externa de la glándula– es fuente de varias hormonas esteroides (corticosteroides) que en los seres humanos se agrupan en **glucocorticoides** y **mineralocorticoides**.

Los glucocorticoides, entre los que se destaca el **cortisol**, promueven la síntesis de glucosa a partir de proteínas y lípidos. A la vez, disminuyen la utilización de glucosa por las células, con las notables excepciones de las células del cerebro y del corazón. De esta manera, se priorizan las actividades de estos órganos vitales a expensas de otras funciones corporales. La liberación de glucocorticoides se incrementa durante períodos de estrés (como situaciones novedosas, competencias atléticas o exámenes). Los glucocorticoides también suprimen las respuestas inflamatoria e inmunitaria, lo cual podría explicar por qué durante situaciones de estrés somos más susceptibles a contraer enfermedades. Como vimos en la figura 34-5, la corteza suprarrenal secreta sus hormonas en respuesta a la ACTH, y la secreción de ACTH está regulada negativamente por los glucocorticoides, que actúan sobre el hipotálamo y la hipófisis.

WWW Historia de la biología *Anatomía y fisiología - 1946*

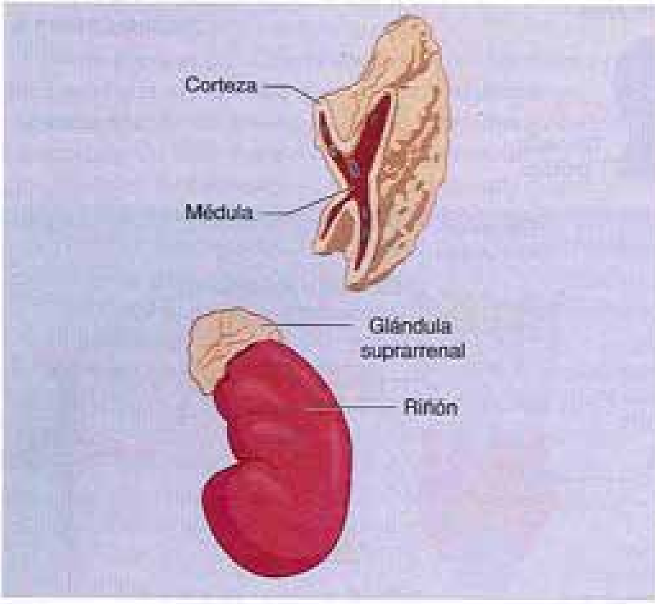


Fig. 34-9. LAS GLÁNDULAS SUPRARRENALES. *Estas pequeñas glándulas triangulares se encuentran encima de cada riñón y están formadas por una corteza y una médula. La corteza suprarrenal, la parte más externa de la glándula, produce glucocorticoides y mineralocorticoides, además de cantidades pequeñas de hormonas sexuales. La médula, la porción central de la glándula suprarrenal, está formada por células neurosecretoras que secretan las hormonas adrenalina y noradrenalina (epinefrina y norepinefrina).*

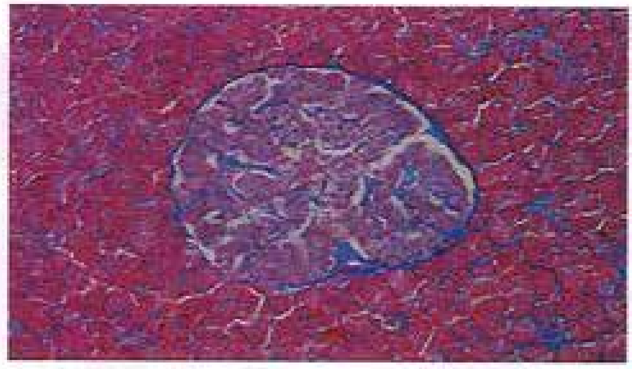


Fig. 34-10. EL PÁNCREAS. *En este corte transversal de un lóbulo pancreático, el grupo de células que se ve en el centro de la microfotografía es un islote formado por las células endocrinas del páncreas. Las hormonas insulina y glucagón se producen en dos tipos distintos de islotes. Teñida de azul, se observa la red de capilares que envuelve el islote y que absorben la insulina o el glucagón presente en el líquido extracelular. Las células exocrinas que las rodean, teñidas de rojo en esta preparación, producen enzimas digestivas. Estas enzimas son transportadas por el conducto pancreático hacia el intestino delgado (véase cap. 37, Principales glándulas anexas: páncreas e hígado).*

Los mineralocorticoides comprenden un grupo de hormonas entre las que se encuentra la **aldosterona**. Estas hormonas intervienen en la regulación de iones, en particular sodio y potasio, por incremento de su reabsorción renal, al favorecer su transporte activo a través del epitelio de las nefronas (véase cap. 39, Control endocrino de la función renal). Dado que el sodio es el principal catión extracelular, y que compromete una cantidad importante de agua, los mineralocorticoides también tienen efectos importantes tanto en las concentraciones iónicas de la sangre como en la retención o pérdida de agua por parte del cuerpo.

Además de los glucocorticoides y los mineralocorticoides, la corteza suprarrenal produce cantidades pequeñas de *hormonas sexuales* masculinas en varones y mujeres. Un tumor suprarrenal puede causar un aumento de estas hormonas y llevar a la producción de pelos faciales y otras características masculinas secundarias en las mujeres, como las observadas en las llamadas "mujeres barbudas del circo". La corteza suprarrenal también secreta cantidades pequeñas de hormonas sexuales femeninas.

Médula suprarrenal: adrenalina y noradrenalina

La porción central de la glándula suprarrenal está formada por células neurosecretoras que liberan en la sangre **adrenalina** y **noradrenalina** (epinefrina y norepinefrina). Estas hormonas incrementan la frecuencia y la intensidad del latido cardíaco, elevan la presión sanguínea, estimulan el rápido aumento de la glucemia (concentración de glucosa en sangre) y dilatan las vías respiratorias. La médula suprarrenal se encuentra inervada por neuronas preganglionares del sistema simpático y sus hormonas refuerzan la acción del sistema nervioso autónomo al participar en las reacciones de "lucha o huida" (véase cap. 31, Sistema nervioso autónomo: simpático y parasimpático).

El páncreas endocrino: control hormonal de la glucemia

El páncreas posee una función doble. Por un lado, las células pancreáticas de los islotes de Langerhans son la fuente de **insulina** y **glucagón** (fig. 34-10), hormonas que intervienen en la regulación de los niveles de glucosa en sangre, o glucemia (véase cap. 37, La regulación de la glucosa sanguínea). Por otro, el páncreas produce además secreciones exocrinas (como enzimas hidrolíticas o solución alcalina) que, en conjunto, constituyen el jugo pancreático que finalmente se vuelca a la luz del tubo digestivo, considerado medio externo al organismo.

- La insulina, producida por las células β de los islotes pancreáticos, se secreta en respuesta a un incremento en la concentración de glucosa o de aminoácidos en la sangre (como ocurre después de una comida). Su efecto, al estimular la absorción y la utilización de glucosa por las células, además de inducir la conversión de glucosa en glucógeno, es el de disminuir la glucemia. Por esta razón se denomina hormona hipoglucemiante. Cuando hay una deficiencia de insulina, como ocurre en la *diabetes mellitus*, la concentración de azúcar en la sangre aumenta tanto que no toda la glucosa que pasa por el riñón puede ser reabsorbida. La presencia de glucosa en la orina es la base de las pruebas más simples para detectar diabetes. La pérdida de glucosa por la orina está acompañada por pérdida de agua y la deshidratación resultante puede llevar a un colapso de la circulación; ésta es una de las causas de muerte en personas diabéticas que no reciben tratamiento.
- El glucagón, producido por células α de los islotes pancreáticos (a diferencia de las células β que secretan insulina), incrementa la con-

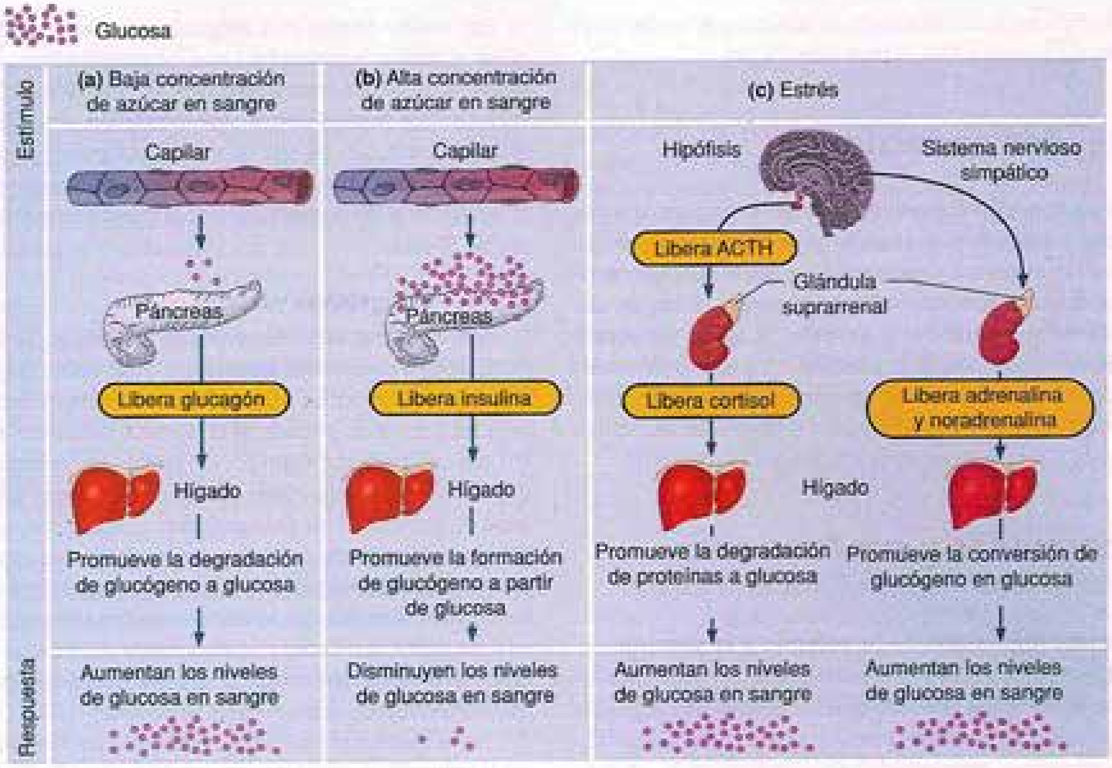


Fig. 34-11. REGULACIÓN HORMONAL DE LA GLUCOSA SANGUÍNEA. ***(a)*** *Cuando la concentración de glucosa en la sangre es baja, el páncreas libera glucagón, que estimula la degradación de glucógeno y la salida de glucosa del hígado.* ***(b)*** *Cuando la concentración de azúcar en la sangre es elevada, el páncreas libera insulina, que incrementa la absorción de glucosa por las células y promueve su conversión y almacenamiento en glucógeno.* ***(c)*** *En situaciones de estrés, la hormona adrenocorticotrófica (ACTH) producida por la hipófisis anterior estimula la corteza suprarrenal. Ésta libera cortisol y otras hormonas que incrementan la degradación de lípidos y proteínas y su conversión en glucosa en el hígado. Por otra parte, la estimulación de la médula suprarrenal por las fibras nerviosas del sistema nervioso autónomo (simpático) produce la liberación de adrenalina y noradrenalina, que también elevan la concentración de glucosa en la sangre. La hormona del crecimiento y la somatostatina, que no se muestran en este esquema, también afectan los niveles de glucosa. La hormona del crecimiento inhibe la absorción y la oxidación de la glucosa y estimula la degradación de los ácidos grasos y ejerce así un efecto hiperglucemiante. La somatostatina influye en la velocidad a la cual la glucosa es absorbida por el torrente sanguíneo desde el tubo digestivo.*

centración de azúcar en la sangre al favorecer la degradación de glucógeno a glucosa en el hígado y la degradación de grasas y proteínas. Por esta razón se dice que es una hormona hiperglucemiante.

- La **somatostatina**, encontrada originalmente en el hipotálamo, también se ha aislado de un tercer tipo de células de los islotes del páncreas. Es liberada por el páncreas durante la digestión de una comida y ejerce una variedad de efectos inhibidores en el tubo digestivo que, colectivamente, ayudan a regular el ritmo con el cual la glucosa y otros nutrientes pasan al torrente sanguíneo. Sin embargo, la función más característica de la somatostatina es la de inhibir la secreción tanto de insulina como de glucagón.

Como vimos, al menos siete hormonas diferentes intervienen en la regulación del azúcar en sangre: la hormona del crecimiento, el cortisol, la adrenalina, la noradrenalina, la insulina, el glucagón y la somatostatina. El control estricto ejercido sobre la glucosa sanguínea, que se ilustra en la figura 34-11, asegura que siempre haya glucosa disponible para las células del cerebro que, a diferencia de otras células del cuerpo, pueden utilizar únicamente glucosa como fuente de energía (fig. 34-11). Es por ello que una sobredosis de insulina, que causa una caída rápida del azúcar de la sangre, puede dar por resultado el coma y la muerte.

La glándula pineal

La glándula pineal es pequeña y está ubicada cerca del centro del cerebro en los seres humanos, mientras que en otros vertebrados se encuentra en una posición dorsal más superficial. En las aves y en algunos anfibios y reptiles contiene células sensibles a la luz y por esta razón a veces se denomina "tercer ojo". Esta glándula secreta la hormona **melatonina** en forma rítmica, con valores máximos durante la noche y una caída rápida durante las horas del día. La exposición de un organismo a la luz durante la fase de oscuridad interrumpe la producción de melatonina. El ritmo diario de melatonina varía en forma estacional, con una producción mayor (y duración de la fase secretora) durante el invierno, que cae a niveles más bajos en el verano. Esta secreción provee un "calendario biológico" con el cual los animales de reproducción estacional sincronizan sus períodos de apareamiento y gestación.

En años recientes se han comenzado a estudiar los efectos de la melatonina como una hormona capaz de modificar las agujas del reloj biológico, que actúa como un *cronobiótico*, es decir, una sustancia que modifica la "hora" del reloj biológico. Se propone que la administración de melatonina podría ser eficaz para acelerar los ajustes frente a cam-

bios horarios como los producidos luego de vuelos transmeridianos de larga duración (ensayo 34-1, *Ritmos circadianos*).

Otros tejidos endocrinos

Hasta ahora hemos analizado varias glándulas endocrinas cuya función es principal o exclusivamente la secreción de hormonas. Existen, sin embargo, otras estructuras con función endocrina parcial que, además de realizar sus funciones características, secretan sustancias al torrente sanguíneo. En realidad, se trata de ciertos agregados de células secretoras o incluso de células aisladas que frente a estímulos específicos responden con la secreción hormonal. Dentro de este grupo se encuentran el riñón, el timo, el corazón, el estómago, el duodeno y el hígado. Las secreciones de estos órganos y sus funciones se describen en el cuadro 34-3.

Otras hormonas y sus funciones

Angiotensinas: regulación de la volemia y la presión sanguínea

La familia de hormonas conocida como angiotensinas cumple básicamente dos funciones: restaurar la presión arterial disminuida y recuperar líquido extracelular, representado principalmente por el volumen de sangre o volemia. Estas variables fisiológicas se hallan a su vez en íntima relación ya que un aumento de la volemia repercute directamente en un aumento de la presión. Ante estímulos tales como el descenso de presión sanguínea o de sodio plasmático, se secreta la enzima *renina* en ciertas células renales que conforman el aparato yuxtaglomerular. Esta enzima cataliza en la sangre la conversión de angiotensinógeno en el péptido angiotensina I, que luego se transforma en angiotensina II mediante otra enzima de conversión. Esta última hormona es activa y produce diversos efectos: vasoconstricción, activación del sistema simpático, sensación de sed (a nivel hipotalámico) y secreción de aldosterona y de hormona antidiurética. Estos efectos compensan la disminución inicial de la volemia y/o de la presión sanguínea (véase cap. 36, fig. 36-12).

Hormonas digestivas y leptina

Recientemente se ha identificado en ratones y en humanos una hormona proteica denominada **leptina** (del griego *leptos*, delgado) expresada principalmente por los adipocitos. Esta hormona es responsable de la saciedad y, al menos en parte, de la utilización calórica de la dieta. La leptina está codificada por el gen *ob*. Los ratones con defectos en este gen, que son llamativamente obesos, disminuyen en forma drástica su peso luego de recibir una dosis diaria de leptina. La leptina parece actuar a nivel del hipotálamo, donde se encuentran los centros responsables de los comportamientos alimentarios, como una señal que disminuye la ingesta de alimentos. A medida que aumenta la ingesta, también aumentan los niveles de leptina, que detienen la alimentación. Cuando los niveles de esta hormona descienden, el organismo siente hambre y se ponen en marcha los mecanismos necesarios para alimentarse.

Se ha demostrado que ratones defectuosos en leptina que recibieron la hormona no sólo redujeron mucho su peso sino que alcanzaron más rápido la madurez sexual. El estudio de la leptina y sus receptores ha suscitado un interés enorme debido a sus potenciales usos para tratar la obesidad humana. Sin embargo, no existen hasta el momento tratamientos clínicos comprobados, más allá de recientes pruebas de investigación clínica que sugieren un futuro uso de esta hormona.

Cuadro 34-3. *Algunos órganos con función endocrina parcial*

Órgano	Hormona	Función principal
Corazón	Factor natriurético auricular	Aumenta la excreción renal de sodio (efecto natriurético) y secundariamente de agua (efecto diurético), regulando así la presión sanguínea
Duodeno	Secretina	Estimula la secreción de jugo pancreático (alcalino); inhibe la secreción de gastrina
	Colecistocinina	Estimula la secreción de bilis
	Péptido inhibidor de la gastrina	Inhibe la secreción de gastrina
Estómago	Gastrina	Estimula la motilidad y la secreción estomacal ácida
Hígado	Somatomedinas (o factores de crecimiento similares a la insulina)	Median el crecimiento de tejidos. Su secreción es estimulada por la hormona del crecimiento
Riñón	Renina-angiotensina	Vasoconstricción, secreción de aldosterona y hormona antidiurética, sensación de sed
	Eritropoyetina	Estimula la producción de glóbulos rojos en la médula ósea
Timo	Timocina	Favorece la actividad del sistema inmunitario

Ensayo 34-1
Ritmos circadianos

Virtualmente todos los seres vivos, desde las bacterias y las algas unicelulares hasta las plantas superiores y los mamíferos, muestran ritmos en sus procesos bioquímicos, fisiológicos y de comportamiento. Cuando estos procesos oscilan con una periodicidad cercana a las 24 horas en ausencia de claves externas (es decir, en condiciones ambientales constantes), se denominan *circadianos* (del latín, "cerca de un día"). Se conoce con bastante detalle el mecanismo molecular que controla los ritmos circadianos, que en mamíferos se originan en un reloj biológico localizado en los núcleos supraquiasmáticos que se encuentran en el hipotálamo. El estudio comparado de la base genética de estos ritmos ha arrojado un resultado espectacular: los relojes de organismos tan alejados filogenéticamente como la mosca de la fruta, el hongo *Neurospora* y el ratón comparten un mecanismo virtualmente idéntico y, en algunos casos, una homología importante en los genes fundamentales que regulan el proceso.

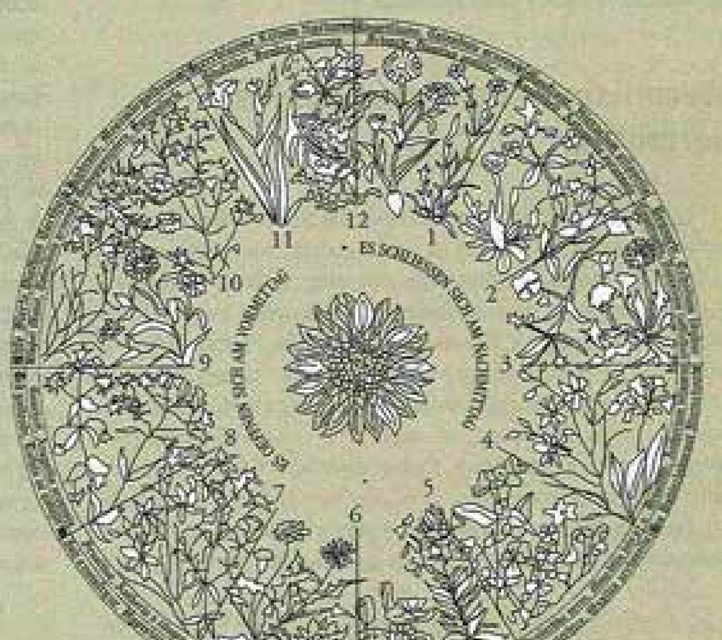
La base del funcionamiento del reloj circadiano es un ciclo de retroalimentación negativa mediante el cual un gen inhibe su propia expresión; en moscas y ratones se han caracterizado varios genes, por ejemplo, *per (por period)*, *cry* (por *cryptochrome*), *tim (por timeless)* y *clock* (reloj). Las mutaciones de estos genes producen organismos con ritmos de un período distinto de 24 horas o directamente arrítmicos. Cuando, por ejemplo, el gen *per* de la mosca *Drosophila* está ausente o es no funcional, las moscas pierden su ritmo circadiano. Otras mutaciones afectan la longitud de los ritmos diarios; por ejemplo, un tipo de mutación en *per* produce moscas con ciclos diarios de 18 a 20 horas y otra diferente da por resultado ciclos diarios de 28 a 30 horas. Este gen también afecta los cantos de apareamiento de los machos que baten las alas con un patrón rítmico que se repite cada 60 segundos. Cuando el gen *per* es inactivado, los cantos de apareamiento son totalmente arrítmicos.

Un grupo de investigadores, perplejos por el hecho de que un único gen pudiera afectar tanto el ritmo diario de 24 horas como el canto de cortejo de 60 segundos, crearon moscas "mosaico" en las que células de ciertas partes del cuerpo contienen el gen normal y células de otras partes del cuerpo contienen el gen mutante. Encontraron que el efecto de *per* depende del lugar en el cual se expresa: en células de la cabeza afecta el ritmo diario y en células del tórax afecta el ritmo del canto. También comprobaron que cuanto mayor es la cantidad sintetizada del producto del gen *per*, más rápido funciona el reloj.

La fisiología y el comportamiento humanos están marcadamente afectados por ritmos. Es más probable que nazcamos entre las 3 y las 4 a. m. y también que fallezcamos a esas horas de la madrugada. Nuestra temperatura corporal fluctúa hasta 1 °C en el transcurso del día y alcanzan un pico máximo hacia las 4 p. m. y un mínimo a las 4 a. m. La tolerancia al alcohol es mayor cerca de las 5 de la tarde, mientras que la tolerancia al dolor es menor alrededor de las 6 de la tarde en la mayoría de las personas. La respiración, la frecuencia cardíaca y la excreción de potasio, calcio y sodio por la orina también varían con el momento del día. La secreción de varias hormonas sigue ritmos circadianos: los niveles de corticosteroides alcanzan un pico entre las 4 y las 8 a. m. Los niveles de la hormona del crecimiento se elevan alrededor de 1 hora después de que se ha comenzado a dormir, mientras que el pico de prolactina tiene lugar alrededor de las 3 a. m. La testosterona alcanza su pico a las 9 a. m. Estos ritmos diarios son afectados en presencia de diversas enfermedades, incluso en problemas psiquiátricos como la depresión.

El conocimiento de los ritmos circadianos puede tener consecuencias prácticas importantes. Los pilotos que vuelan desde un huso horario a otro –de América a Europa, por ejemplo– muestran una desincronización en sus ritmos *(jet lag)* que incluye una disminución general en la agudeza mental, incapacidad para concentrarse y un incremento en el tiempo para tomar decisiones y para las reacciones fisiológicas. La medición de varias funciones muestran que el cuerpo puede estar "fuera de sincronía" hasta varios días después del vuelo, con dependencia de su dirección y de la cantidad de husos horarios atravesados.

El efecto de los fármacos también varía en función de la hora del día en que se administran: éste es el objeto de estudio de la cronofarmacología. La determinación de la cronobiología del paciente puede, algún día, convertirse en una rutina tal en la terapia comparable a la determinación del tipo sanguíneo o la confección de una historia clínica.



Reloj Floral de Linneo. Este esquema muestra un reloj en el que cada hora está marcada por la apertura de las flores de distintas especies de plantas.

Hormonas de acción local: prostaglandinas

Las **prostaglandinas** se encuentran entre las sustancias más potentes producidas y liberadas por las células. Fueron detectadas por primera vez en el semen y como se pensó que eran producidas por la próstata del sistema reproductor masculino, tomaron su nombre de esta glándula. Luego se confirmó que la mayoría de las prostaglandinas se sintetizan en la vesícula seminal (véase cap. 41, Función de las glándulas anexas). Se han identificado numerosas prostaglandinas con una variedad de efectos diferentes, incluso opuestos. Las prostaglandinas son un buen ejemplo de hormonas locales que actúan sobre las mismas células que las secretan (autocrinas) o en su vecindad (paracrinas).

Aunque las prostaglandinas tienen propiedades hormonales, difieren de otras hormonas en varios aspectos: 1) son ácidos grasos, 2) son producidas por las membranas celulares de casi todos –si no todos– los órganos del cuerpo, 3) sus tejidos blanco suelen ser los mismos tejidos en los que son producidas y, 4) tienen una gran potencia, a pesar de que se liberan en cantidades muy pequeñas. Además, son degradadas rápidamente por enzimas.

Las prostaglandinas participan en la contracción muscular que propulsa el semen y también en las contracciones uterinas durante el parto. Facilitan también la agregación plaquetaria en la sangre. Asimismo, son importantes en la regulación de la temperatura por parte del hipotálamo y en los procesos inflamatorios: los conocidos efectos antipiréticos y antiinflamatorios de la aspirina (ácido acetilsalicílico) están relacionados con la inhibición de la síntesis de prostaglandinas. Los glóbulos blancos producen leucotrienos, un tipo de prostaglandinas que intervienen en las respuestas inflamatoria e inmunitaria. Niveles altos de prostaglandinas se han relacionado con trastornos del sistema inmunitario como la artritis reumatoidea, el asma y alergias graves.

Mecanismos de acción de las hormonas

Las prostaglandinas –como los neurotransmisores liberados de las terminales nerviosas– recorren distancias cortas. En contraste, la mayoría de las hormonas diseminan sus mensajes por todo el organismo. Que estos mensajes sean traducidos o no depende tanto del tejido blanco y de su estado de receptividad (cantidad de receptores activos), como de las interacciones entre varias hormonas. Por ejemplo, la prolactina provoca la producción de leche sólo por parte de las glándulas mamarias y sólo cuando está actuando junto con las hormonas femeninas estrógeno y progesterona, tiroxina, esteroides suprarrenales y hormona del crecimiento.

La clave de la especificidad de la acción hormonal radica en sus receptores que, como las enzimas, las proteínas de transporte y los receptores superficiales de los linfocitos, tienen configuraciones espaciales muy precisas que les permiten unirse a una molécula en particular pero no a otras.

Interacciones entre el sistema endocrino y el nervioso

Como vimos, los dos grandes sistemas de comunicación interna del organismo, el endocrino y el nervioso, no sólo complementan estrechamente sus funciones, sino que también ejercen un control mutuo de sus acciones a través de la secreción de hormonas por parte del sistema endocrino y de neurotransmisores y neurohormonas por parte del sistema nervioso.

Hemos recorrido varios ejemplos que ilustran esta interacción. Por medio de la inervación de las glándulas, el sistema nervioso envía una señal química –el neurotransmisor– y así controla y regula la secreción de hormonas. Por ejemplo, las secreciones de la médula suprarrenal o de la glándula pineal se encuentran bajo un control estricto del sistema nervioso autónomo. Mediante la secreción de hormonas a un sistema porta, el hipotálamo ejerce un control sobre la hipófisis y así vincula los estímulos de todo tipo procesados por el sistema nervioso con las secreciones de la principal glándula endocrina del organismo. Esto explica por qué, por ejemplo, el fotoperíodo (cantidad de horas de luz al día), determina los ciclos reproductivos de muchas especies al regular las secreciones de gonadotrofinas por parte de la hipófisis. Por otra parte, las hormonas liberadas por las diversas glándulas del organismo pueden actuar en el sistema nervioso central mediante la interacción con receptores específicos y así modificar el comportamiento del individuo. De esta manera, el sistema endocrino es capaz de controlar el comportamiento sexual o incluso el nivel de agresividad. Se ha observado que una rata hembra castrada y tratada con las hormonas sexuales adecuadas podrá exhibir el comportamiento sexual correspondiente al apareamiento, o sea, una postura adecuada para ser montada por el macho. Tanto la estimulación de ciertos centros nerviosos como la manipulación de los niveles de las hormonas relacionadas con el estrés pueden modificar el estado de agresividad o sociabilidad de animales de experimentación. La interacción neuroendocrina también es responsable del control del comportamiento alimentario. Su alteración puede contribuir a originar trastornos como la obesidad, la anorexia o la bulimia. En este capítulo hemos profundizado en la función de las hormonas como mensajeros químicos y hemos localizado a las glándulas que las producen y a los órganos blanco que responden a su estimulación. En los siguientes capítulos nos concentraremos en los otros sistemas de órganos cuyas funciones son reguladas y coordinadas por los sistemas nervioso y endocrino.

En síntesis

Evolución y diversidad de los sistemas endocrinos

1. Las hormonas actúan como señales químicas que regulan la actividad de células y órganos. Son secretadas al torrente sanguíneo desde las células que las producen o almacenan. La sangre las distribuye por todo el organismo, pero sólo inducen una respuesta en grupos restringidos de células que presentan receptores específicos (células blanco). Algunas neuronas también secretan hormonas (neurohormonas).
2. Los sistemas de comunicación química parecen haber surgido temprano ya que los artrópodos, los moluscos y todos los vertebrados presentan tejidos diferenciados en glándulas endocrinas. En el curso de la evolución, las moléculas mensajeras se diversificaron y adquirieron diferentes funciones. Sin embargo, la composición básica y los mecanismos de acción de las hormonas son similares en los distintos grupos.

Glándulas endocrinas y hormonas

3. Las células secretoras de hormonas se agrupan en glándulas exocrinas o endocrinas. Las glándulas exocrinas secretan sus hormonas en conductos que comunican con el medio externo; las endocrinas las secretan al torrente sanguíneo.

Centros de integración: el hipotálamo y la hipófisis

4. La hipófisis es una glándula ubicada en la base del cerebro. Consta de dos partes: la adenohipófisis, formada por los lóbulos anterior e intermedio, y la neurohipófisis, que comprende el lóbulo posterior y está constituida por los axones del hipotálamo. La mayoría de las neurohormonas secretadas por el hipotálamo estimulan o inhiben secreciones hormonales en la adenohipófisis. Otras neurohormonas hipotalámicas son transportadas y almacenadas en la neurohipófisis, donde permanecen hasta el momento de la secreción.
5. El lóbulo anterior de la adenohipófisis produce seis hormonas. Dos de ellas, la somatotrofina y la prolactina, son reguladas por dos factores hipotalámicos, uno estimula la secreción, el otro la inhibe. Las otras hormonas son la tirotrofina (TSH), la corticotrofina (ACTH), la hormona foliculoestimulante (FSH) y la hormona luteinizante (LH). Estas cuatro hormonas mantienen metabólicamente activas a las glándulas endocrinas y estimulan sus secreciones. Responden a un factor liberador del hipotálamo y sus niveles en sangre son regulados por retroalimentación negativa.
6. La somatotrofina estimula la síntesis proteica y promueve el crecimiento de los huesos y los tejidos blandos. En el hígado, impulsa la secreción de las somatomedinas, hormonas que estimulan el crecimiento tisular. La deficiencia de somatotrofina durante la infancia produce "enanismo hipofisario", el exceso genera "gigantismo hipofisario". En los individuos que ya han completado su crecimiento, el exceso de secreción produce acromegalia.
7. La prolactina estimula la secreción de leche en los mamíferos. Los impulsos nerviosos producidos por la succión son transmitidos al hipotálamo, que disminuye la producción de hormona inhibidora de prolactina. Entonces, la hipófisis libera prolactina, que mantiene la producción de leche.
8. La tirotrofina estimula la producción y secreción de las hormonas T_3 y T_4 (tiroxina) en la glándula tiroides.
9. La corticotrofina estimula la secreción de cortisol, una de las hormonas producidas por la corteza suprarrenal.
10. Las hormonas foliculoestimulante y luteinizante (gonadotrofinas) estimulan la secreción de esteroides sexuales en los testículos y los ovarios.
11. La neurohipófisis secreta dos hormonas: la oxitocina y la hormona antidiurética (ADH). La oxitocina incrementa las contracciones uterinas durante el parto, ayuda al útero a recuperar su forma y su tamaño originales luego del parto y estimula la secreción de leche al comenzar la lactancia. La ADH disminuye la excreción de agua por los riñones y aumenta la presión sanguínea en muchos vertebrados. En los humanos sólo produce este efecto en circunstancias no habituales, como las hemorragias graves.

La glándula tiroides: producción de tiroxina y calcitonina

12. La glándula tiroides produce dos hormonas: la tiroxina y la calcitonina. La tiroxina, secretada en respuesta a la acción de la TSH, acelera la tasa de respiración celular; en algunos animales participa en la regulación de la temperatura corporal. La calcitonina, secretada en respuesta a niveles altos de calcio en la sangre, inhibe la resorción ósea y participa en la regulación plasmática del calcio y el fósforo.
13. El hipertiroidismo produce nerviosismo, insomnio, excitabilidad, intolerancia al calor, sudoración excesiva, pérdida de peso y aumento de la frecuencia cardíaca y de la presión sanguínea. El hipotiroidismo afecta el desarrollo infantil, en particular el de las células nerviosas; puede llevar a la deficiencia mental permanente y a algún tipo de enanismo. En los adultos causa sequedad de la piel, intolerancia al frío y falta de vitalidad.

Las paratiroides: producción de parathormona

14. La hormona paratiroidea regula los niveles de calcio y fosfato en la sangre de diversas maneras: estimula la resorción ósea del ion calcio en la sangre, reduce la excreción de calcio por los riñones y eleva la de fosfato y estimula la conversión de vitamina D en su forma activa. El hiperparatiroidismo provoca una gran pérdida de calcio de los huesos, contracción de las vértebras y pérdida de peso.

Glándulas mixtas: las suprarrenales

15. Las glándulas suprarrenales se sitúan por encima de los riñones y están compuestas por dos zonas de diferente estructura y función: la corteza y la médula.
16. La corteza suprarrenal produce hormonas esteroides (corticosteroides), que en los humanos se pueden agrupar en glucocorticoides y mineralocorticoides. El cortisol y otros glucocorticoides promueven la síntesis de glucosa a partir de proteínas y lípidos, disminuyen la utilización de glucosa por las células (excepto en el cerebro y el corazón) y suprimen las respuestas inflamatoria e inmunitaria. Su liberación se incrementa durante el estrés. La aldos-

En síntesis (Cont.)

terona y otros mineralocorticoides regulan la concentración de iones mediante su reabsorción renal; de esta manera, tienen un efecto importante sobre las concentraciones iónicas de la sangre y la retención o pérdida de agua. La corteza suprarrenal produce, además, cantidades pequeñas de hormonas sexuales masculinas en ambos sexos.

17. La médula suprarrenal libera adrenalina y noradrenalina. Estas hormonas incrementan la frecuencia y la intensidad del latido cardíaco, elevan la presión sanguínea, estimulan un rápido aumento de la glucemia y dilatan las vías respiratorias. Las hormonas de la médula suprarrenal refuerzan la acción del sistema nervioso autónomo y de esta manera participan en las reacciones de "lucha o huida".

El páncreas endocrino: control hormonal de la glucemia

18. El páncreas regula la glucemia a través de las hormonas insulina y glucagón. La insulina se secreta en respuesta a un incremento en la concentración de glucosa o de aminoácidos en la sangre. Estimula la absorción y la utilización de glucosa e induce la conversión de glucosa en glucógeno. Estos procesos disminuyen la glucemia. El glucagón estimula la degradación de glucógeno a glucosa en el hígado y la degradación de grasas y proteínas. Estas actividades incrementan la concentración de azúcar en la sangre.
19. La diabetes mellitus es una deficiencia de insulina que produce un aumento tan grande de la glucosa en la sangre que el riñón no puede reabsorberla totalmente. La pérdida de glucosa por la orina implica una pérdida importante de agua. La deshidratación resultante puede llevar a un colapso de la circulación.
20. La somatostatina es secretada por un tercer tipo de células del páncreas. Su principal función es la de inhibir la secreción tanto de insulina como de glucagón. Además, ayuda a regular el ritmo del pasaje de la glucosa y otros nutrientes desde el tubo digestivo al torrente sanguíneo.

La glándula pineal

21. La glándula pineal es pequeña y en los humanos está ubicada cerca del centro del cerebro. Secreta en forma rítmica la hormona melatonina, cuyos valores son máximos durante la noche y bajos durante el día. El ritmo de producción también varía estacionalmente (es mayor en el invierno). Este último ciclo provee un "calendario biológico" que les permite a los animales de reproducción estacional sincronizar sus períodos de apareamiento y gestación.

Otros tejidos endocrinos

22. Existen estructuras con función endocrina parcial que, además de realizar sus funciones características, secretan sustancias al torrente sanguíneo. Se trata de agregados de células secretoras o células aisladas que, frente a estímulos específicos, responden con la secreción hormonal. Dentro de este grupo se encuentran el riñón, el timo, el corazón, el estómago, el duodeno y el hígado.

Otras hormonas y sus funciones

23. Las angiotensinas tienen dos funciones: restaurar la presión arterial disminuida y recuperar líquido extracelular para compensar una disminución en la volemia. En su forma activa producen vasoconstricción, activación del sistema simpático, sensación de sed y secreción de aldosterona y de hormona antidiurética.
24. La leptina, producida principalmente por los adipocitos, es responsable de la saciedad y, al menos en parte, de la utilización calórica de la dieta. Parece que actúa en el hipotálamo como una señal que disminuye la ingesta de alimentos. Cuando su nivel desciende, el organismo siente hambre y se ponen en marcha los mecanismos necesarios para la alimentación.
25. Las prostaglandinas se sintetizan en distintas regiones del cuerpo. Difieren de otras hormonas en varios aspectos: son ácidos grasos, son producidas por las membranas celulares de casi todos los órganos del cuerpo y sus tejidos blanco suelen ser los mismos que las producen. Tienen una gran potencia y son degradadas rápidamente por enzimas. Participan en la contracción muscular que propulsa el semen, en las contracciones uterinas durante el parto, en la regulación hipotalámica de la temperatura y en los procesos inflamatorios.

Mecanismos de acción de las hormonas

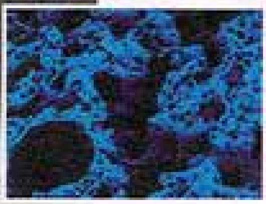
26. La traducción del mensaje hormonal depende del tejido blanco, de su estado de receptividad (cantidad de receptores activos) y de las interacciones entre las distintas hormonas. La clave de la especificidad de la acción hormonal radica en las precisas configuraciones espaciales de sus receptores, que les permiten unirse a una molécula en particular pero no a otras.

Interacciones entre el sistema endocrino y el nervioso

27. Los sistemas endocrino y nervioso complementan estrechamente sus funciones y ejercen un control mutuo de sus acciones. Este control es mediado por la secreción de hormonas endocrinas, neurotransmisores y neurohormonas. Por medio de la inervación de las glándulas, el sistema nervioso envía una señal química y así controla la secreción hormonal. Mediante la interacción con receptores específicos, las hormonas liberadas por las diversas glándulas del organismo actúan en el sistema nervioso central y modifican el comportamiento del individuo.

Cuestionario

1. Uno de los primeros médicos que identificó la diabetes fue el hindú Susruta (siglo V a. C.). La consideró una enfermedad "de ricos", porque los dulces eran caros y sólo estaban al alcance de quienes se encontraban en una buena posición económica. En el siglo XVI, Paracelso hirvió la orina de uno de sus pacientes diabéticos y observó que el líquido se transformaba en un jarabe. Luego vio que si lo dejaba evaporar, aparecían unos depósitos blancos. Paracelso interpretó que el residuo era sal y que la diabetes se debía a la deposición de esta sustancia en los riñones, fenómeno que causaba poliurea y sed en los enfermos.
   - **a.** ¿Por qué la orina se convertía en una especie de jarabe?
   - **b.** ¿Fueron correctas las conclusiones de Paracelso?
2. Un paciente presenta una disminución significativa de la tasa metabólica, una reducción de la actividad en general y otros síntomas de hipotiroidismo. Sin embargo, el tamaño de su glándula tiroidea es mayor que lo normal (hipertrofia).
   - **a.** ¿A qué se deben estos síntomas?
   - **b.** ¿Qué tipo de pruebas permitirían realizar el diagnóstico?
   - **c.** ¿Cuál es la causa de la hipertrofia de la glándula?
3. Un deportista de alto rendimiento se encuentra en la línea de largada de la final de una competencia de velocidad. ¿De qué manera lo ayuda el sistema endocrino en este momento de gran exigencia física y emocional?
4. El agua representa alrededor del 70% del volumen corporal del organismo humano. El cuerpo pierde agua a través de la orina, el sudor y el epitelio pulmonar y la obtiene a través de la ingesta y como producto de los procesos catabólicos. ¿Cómo mantiene el organismo el nivel adecuado de agua?
5. El ácido acetilsalicílico (aspirina) fue usado durante años como analgésico, antipirético y antiinflamatorio. En 1971 se describió su efecto inhibidor de la síntesis de prostaglandinas. Unos años más tarde se comenzó a recomendarlo en pequeñas dosis diarias para prevenir las enfermedades cardiovasculares. ¿Cómo se explica esta propiedad de la aspirina?



La respiración

Qué cosa tan espléndida es la acuarela para expresar la atmósfera y la distancia, así los personajes están rodeados de aire y parece como si pudieran respirar.

VINCENT VAN GOGH

Como vimos en el capítulo 4, el término respiración tiene dos significados en biología. Al nivel de un organismo multicelular complejo, designa al proceso de tomar del ambiente un fluido rico en oxígeno (O_2), ya sea aire o agua, y liberar a cambio un fluido rico en dióxido de carbono (CO_2). Este proceso, conocido también como *ventilación*, es esencial para cualquier animal. En cada célula, sin embargo, la respiración adopta un nuevo significado; se refiere a la reacción del O_2 con moléculas orgánicas complejas, que se degradan y aportan energía para todas las células.

El sistema respiratorio, como el digestivo, es básicamente un sistema de tubos y sacos en los que se realiza el intercambio gaseoso entre el medio ambiente y la sangre, proceso conocido como *hematosis*. Sin este intercambio, las células que forman un organismo multicelular morirían, ya que no podrían realizar la respiración *aeróbica* y en consecuencia no podrían obtener energía suficiente para su funcionamiento.

El consumo de O_2 se incrementa en forma proporcional al gasto energético; de hecho, los requerimientos energéticos se calculan midiendo el consumo de O_2 o la liberación de CO_2. El gasto energético de un organismo en reposo se conoce como **metabolismo basal**; con el ejercicio, las tasas metabólicas se incrementan en forma significativa (fig. 35-1). Por ejemplo, una persona consume entre 15 y 20 veces más O_2 cuando está haciendo ejercicio que cuando está quieta.

La difusión de los gases

En cada organismo, desde una ameba hasta un elefante, el intercambio gaseoso –es decir, el intercambio de O_2 y CO_2 entre las células y el ambiente que las circunda– ocurre por difusión simple. Como vimos en el capítulo 3, la difusión es el desplazamiento neto de moléculas desde zonas de mayor concentración hacia zonas de menor concentración y es el mecanismo principal para el movimiento de moléculas en una célula. Este desplazamiento ocurre sin gasto de energía externa.

Sin embargo, para describir la difusión de gases es más conveniente referirse a su presión y no a su concentración. A nivel del mar, el aire ejerce una presión de 1 atmósfera sobre nuestra piel. Esta presión es suficiente para sostener una columna de agua de aproximadamente 10 metros de alto o bien una columna de mercurio de 760 mi-



Fig. 35-1. HEMBRAS DE IMPALA EN CARRERA. *Las reacciones que ocurren en las mitocondrias y que liberan energía requieren O_2. El consumo de O_2 de los animales corredores, como estas hembras de impala, aumenta linealmente con la velocidad de la carrera.*

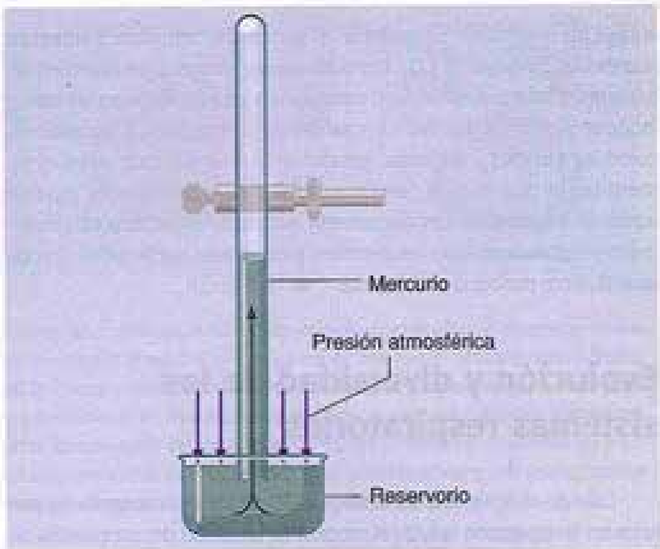


Fig. 35-2. EL BARÓMETRO DE MERCURIO. *La presión atmosférica se determina por medio de un barómetro, con la medición de la altura que alcanza un líquido, en este caso mercurio, dentro de una columna o tubo cerrado, comunicado con un reservorio de ese líquido. La superficie libre del líquido en el reservorio está sometida a la presión atmosférica. La superficie virtual situada al mismo nivel que la superficie libre, dentro de la columna, recibe la presión de la columna de líquido. Dado que la presión en todos los puntos de superficie del mercurio –en el reservorio y dentro de la columna– tiende a ser uniforme, el nivel del mercurio dentro de la columna ascenderá o descenderá hasta que la presión dentro de la columna se iguale con la presión atmosférica exterior. A nivel del mar, la altura de la columna será de unos 760 mm (mm Hg).*

límetros (fig. 35-2). Por esta razón, la presión atmosférica en general puede medirse en milímetros de mercurio (mm Hg). La presión total de una mezcla de gases, como el aire, es la suma de las presiones de cada gas en la mezcla y, a su vez, la presión de cada gas es proporcional a su concentración. Por ejemplo, el O_2 constituye alrededor del 21%, en volumen, del aire seco. El 21% de la presión atmosférica –160 mm Hg– corresponde a la presión que ejerce el O_2 en el aire. Este valor se conoce como *presión parcial* de O_2 y se abrevia *PpO_2*. En un volumen de aire con vapor de agua (que también es un gas), el volumen de O_2 es proporcionalmente inferior, ya que el vapor de agua también aporta a la presión total. El aire que entra en las vías respiratorias tiene unos 47 mm Hg de vapor de agua; por lo tanto, la PpO_2 en las vías respiratorias es de aproximadamente 149 mm Hg. Este valor de presión se calcula como el 21% de la presión debida a todos los gases excepto el vapor de agua, o sea (760 - 47 mm Hg) × 0,21 = 149 mm Hg.

Además del 21% de O_2, el aire contiene 77% de nitrógeno, 1% de argón, 0,003% de CO_2 y 0,97% de otros gases, incluidos hidrógeno, neón, kriptón, helio, ozono, xenón y ahora, lamentablemente, una mayor concentración de algunos gases contaminantes como el radón. Estamos tan acostumbrados a la presión del aire que nos rodea que no somos conscientes de su presencia ni de sus efectos sobre nuestro organismo. Sin embargo, cuando la presión cambia, rápidamente experimentamos cambios en nuestros cuerpos.

A medida que la altura aumenta, la presión atmosférica disminuye y, por consiguiente, la PO_2 también se hace menor (hipoxia ambiental). El organismo responde a la altura con una serie de cambios fisiológicos. Una de las primeras reacciones es la hiperventilación, que consiste en una ventilación más frecuente y profunda que, a su vez, aumenta el ingreso de O_2 en los pulmones. También aumenta el ritmo cardíaco, con el resultado de un mayor volumen de sangre bombeada a los distintos órganos y tejidos. Sin embargo, aun con hiperventilación, la PpO_2 en la sangre arterial es sensiblemente menor a la existente a nivel del mar y la capacidad de trabajo de un organismo es, en consecuencia, menor. Para compensar esto, al cabo de varios días de permanecer en un ambiente hipóxico se produce, entre otros ajustes, un aumento de la afinidad entre el oxígeno y los pigmentos respiratorios de los glóbulos rojos (hemoglobina), debido a cambios conformacionales de la molécula de hemoglobina, e incluso se observa un aumento en el número de glóbulos rojos circulantes.

Si una persona que vive a nivel del mar visita un lugar como Ciudad de México, que está a 2.300 m sobre el nivel del mar, al principio se sentirá ligeramente mareada y se cansará con facilidad, debido a la menor PpO_2. A mayores alturas, los efectos pueden ser muy intensos e incluyen dolor de cabeza, pérdida del apetito y, en casos extremos, náuseas y alucinaciones.

Podemos experimentar las consecuencias de una situación opuesta, es decir presiones de gas más elevadas, en el buceo de aguas profundas. Cuando un organismo que respira aire se sumerge, la presión sobre los tejidos –incluidos los pulmones– aumenta, ya que la presión total se incrementa 1 atmósfera por cada 10 metros de profundidad. Por ello, uno de los momentos más peligrosos para los buceadores es el ascenso a la superficie. Si ascienden con demasiada rapidez, pueden sufrir una embolia (obstrucción de vasos sanguíneos) muy dolorosa y, en algunas ocasiones, mortal. La embolia se produce por respirar aire comprimido durante la inmersión. A alta presión (es decir, a profundidades importantes), el nitrógeno, principal componente del aire –y que no es metabolizado por el organismo– se difunde desde el aire, que se encuentra comprimido dentro de los pulmones hacia la sangre y los tejidos, donde se disuelve. Durante el ascenso ocurre una difusión del nitrógeno en sentido contrario, ya que ahora este gas tiende a reequilibrarse en la sangre en concordancia con una presión del aire pulmonar que va disminuyendo a medida que el buceador asciende a la superficie. Pero si el ascenso a la superficie es rápido, el nitrógeno tiende a abandonar el organismo con rapidez y forman burbujas en la sangre y en los tejidos. Este proceso es análogo al que ocurre cuando quitamos

Historia de la biología
Anatomía y fisiología · 1774

la tapa de una botella de gaseosa: el gas se descomprime y aparecen numerosas burbujas de CO_2. Las burbujas de nitrógeno se alojan en los capilares e interrumpen el flujo sanguíneo o causan dolor en las articulaciones y en otros tejidos. Curiosamente, los mamíferos buceadores, como las ballenas y las focas, exhalan el aire de sus pulmones al sumergirse, lo cual evita la "enfermedad de las profundidades" que se acaba de describir. En cambio, poseen adaptaciones especiales, circulatorias y metabólicas, que les permiten permanecer sumergidos sin respirar durante períodos prolongados (fig. 35-3).

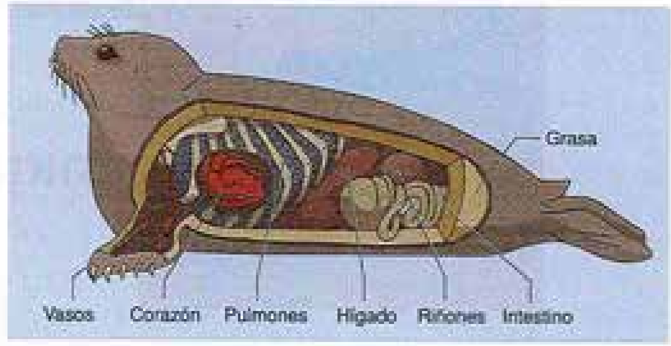


Fig. 35-3. ADAPTACIONES DE UNA FOCA AL BUCEO. *Los mamíferos buceadores exhalan antes de zambullirse, al comienzo de su inmersión, con lo que se reduce la posibilidad de la enfermedad por descompresión (la "enfermedad de las profundidades"). Su gran volumen sanguíneo, mayor que el de los seres humanos, los provee de una gran cantidad de glóbulos rojos y de mioglobina que funcionan como un reservorio de sangre oxigenada. Sin embargo, el factor principal de supervivencia en los mamíferos buceadores es el llamado reflejo de buceo. Durante el buceo, el ritmo cardíaco disminuye y la provisión de sangre a los tejidos más tolerantes a la falta de* O_2*, órganos digestivos, piel y músculos, se reduce enormemente. La mayor parte del* O_2 *es derivada al corazón y al cerebro, cuyas células comenzarían a morir después de unos 4 minutos sin* O_2*. En una hembra preñada, el feto también tiene alta prioridad sobre el* O_2 *disponible.*

Evolución y diversidad de los sistemas respiratorios

Cuando el O_2 se difunde dentro de las células de un organismo, participa en la *respiración celular*, el proceso de oxidación de compuestos orgánicos que son fuentes de energía celular. Como resultado de este proceso se forma CO_2, que luego se difunde fuera de la célula a favor de su gradiente de potencial químico o de presión parcial (véase cap. 3, La tendencia a alcanzar estados estacionarios). Esto es cierto para todas las células aeróbicas, ya se trate de una ameba, un paramecio, una célula hepática o una célula cerebral. Pero las sustancias pueden moverse eficientemente por difusión sólo hasta distancias muy cortas (menores de un milímetro). Estos límites no representan un problema para los animales muy pequeños como los unicelulares o para ciertos pluricelulares como las medusas, en los cuales cada célula se encuentra muy próxima a la superficie, habitualmente rodeada de un medio rico en O_2. Sin embargo, la difusión no puede satisfacer las necesidades de los organismos de mayor tamaño, cuyas células pueden encontrarse a muchos centímetros de distancia del aire o del agua que les sirven como fuente de O_2.

A lo largo del proceso evolutivo se originaron animales multicelulares con sistemas respiratorios especializados, que les permitieron superar los límites impuestos por la baja eficiencia del proceso de difusión gaseosa.

Características de los órganos respiratorios

Probablemente, a medida que las formas de vida multicelulares se fueron diversificando, la presión de selección favoreció a aquellos organismos que obtenían O_2 en forma más eficiente. Un sistema respiratorio "eficiente" es aquel que provee a cada célula la cantidad adecuada de O_2 en un tiempo suficiente para abastecer sus necesidades metabólicas, a la vez que permite la eliminación adecuada del CO_2 producido por las células.

En ciertos invertebrados de pequeño tamaño, como la lombriz de tierra, el interior del cuerpo está separado del exterior por una sola capa de células, que constituye la superficie de intercambio gaseoso (fig. 35-4 a y b). A través de esta superficie húmeda, que expone una de sus caras al ambiente y la otra a los vasos sanguíneos, los gases se difunden libremente a favor de su gradiente de concentración. A medida que el O_2 ingresa, es distribuido al resto de las células del organismo mediante el sistema circulatorio. A su vez, el CO_2 es transportado por la sangre (o hemolinfa) desde los tejidos metabólicamente activos hacia la superficie corporal, donde se elimina. Este sistema de intercambio de gases no resultaría eficiente para animales más grandes, en los cuales la relación (cociente) entre la superficie corporal y la masa corporal es menor que en los animales pequeños. Así, la superficie de intercambio gaseoso en animales de gran tamaño sería demasiado pequeña para abastecer las demandas de su masa corporal. Estos animales tienen órganos respiratorios cuya superficie se encuentra altamente replegada, lo cual aumenta significativamente la superficie para el intercambio gaseoso. Por ejemplo, la superficie corporal de un humano adulto es de alrededor de 2 metros cuadrados, mientras que la superficie interna del pulmón ocupa unos 100 metros cuadrados. Este recurso se observa en el curso de la evolución de otros sistemas, como en el caso de la superficie altamente replegada del intestino, que optimiza la absorción de los nutrientes digeridos (véase cap. 37, Digestión y absorción: el intestino delgado).

Las superficies replegadas del sistema respiratorio son características de los dos órganos respiratorios más comunes que encontramos entre los animales: **branquias** y **pulmones**. Las branquias son habitualmente superficies evaginadas (fig. 35-4b y c), mientras que los pulmones son cavidades o superficies invaginadas (fig. 35-4e). Las capas de tejido branquial pueden estar extendidas en un plano, apiladas, o formar distintos tipos de circunvoluciones. La branquia de una ostra, por ejemplo, tiene una forma similar a un radiador accionado por vapor de agua, diseñado por el hombre para ofrecer una relación alta entre la superficie y el volumen.

En todos los casos, el O_2 alcanza los tejidos metabólicamente activos mediante los siguientes procesos:

- Ingresa en el organismo desde el aire o el agua (medio externo), por difusión simple, atravesando un epitelio delgado y húmedo que por lo general se encuentra fuertemente irrigado (densamente poblado de capilares sanguíneos). Para que la difusión sea eficiente, es necesario que la distancia de difusión sea corta, es decir, que el epitelio sea delgado, como efectivamente lo es en todo órgano respiratorio.
- También por difusión, el O_2 atraviesa el delgado endotelio de los capilares y así ingresa en la sangre. La sangre circula y distribuye este O_2 a todos los tejidos. La sangre nueva que ingresa en el órgano res-

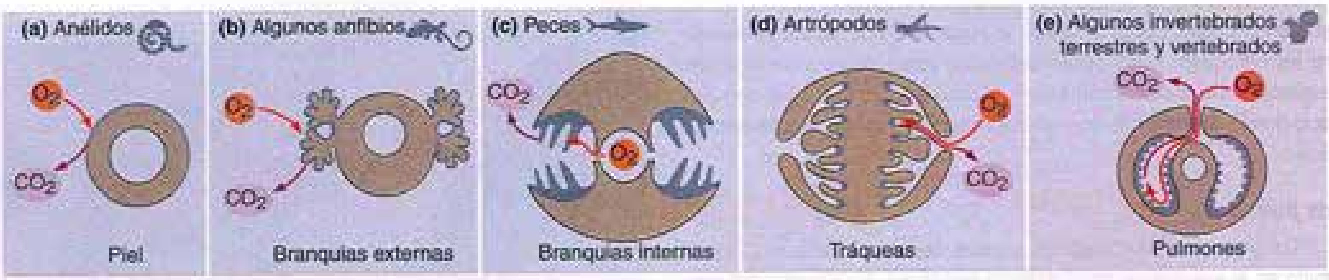


Figura interactiva

Fig. 35-4. Diversidad de "estrategias" de obtención de oxígeno entre los animales. ***(a)*** *En organismos pequeños, como los gusanos cilíndricos, el intercambio gaseoso se produce a través de la superficie corporal formada por una sola capa de células. En una lombriz de tierra, el O_2 y el CO_2 se difunden directamente a través de esa superficie húmeda, entrando y saliendo de la sangre a medida que ésta viaja a lo largo de los capilares superficiales.* ***(b)*** *En gusanos poliquetos y algunos anfibios como las salamandras, el intercambio gaseoso ocurre a través de la superficie corporal y, además, por branquias externas que incrementan la superficie de intercambio gaseoso.* ***(c)*** *En animales con branquias internas, como los peces, el mecanismo de ventilación impulsa el agua sobre las superficies branquiales altamente vascularizadas.* ***(d)*** *En insectos y otros artrópodos terrestres, el intercambio gaseoso ocurre en los extremos terminales de los finos tubos traqueales que se ramifican a través del cuerpo y penetran en cada tejido.* ***(e)*** *Los pulmones, presentes en todos los vertebrados que respiran aire y en algunos invertebrados como los caracoles terrestres, son sacos altamente vascularizados en los cuales fluye aire por un mecanismo de ventilación.*

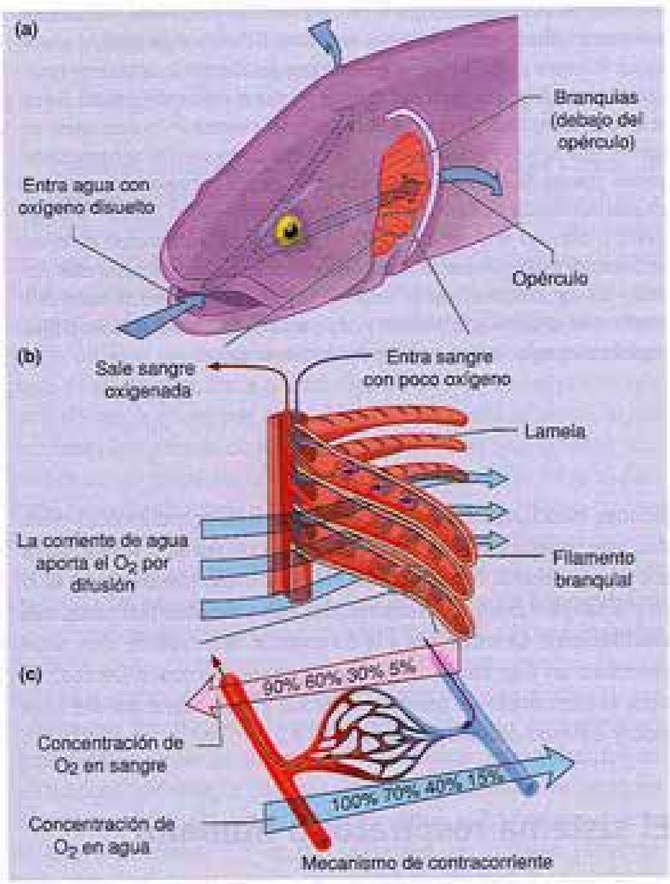


Fig. 35-5. Sistema respiratorio de los peces. ***(a)*** *En los peces, el O_2 entra en la sangre por difusión desde el agua que fluye a través de las branquias.* ***(b)*** *La sangre que fluye por el interior de las lamelas branquiales lo hace dentro de vasos sanguíneos que están dispuestos de forma tal que la sangre circula en sentido opuesto al de la circulación del agua entre las lamelas (circulación en contracorriente).* ***(c)*** *En el intercambio por contracorriente, el agua siempre tiene más O_2 que la sangre y por eso el O_2 siempre fluye desde el agua hacia la sangre. Incluso cuando la concentración de O_2 en el agua es baja, siempre es un poco mayor que la de la sangre desoxigenada. Esta disposición en contracorriente da por resultado una transferencia de O_2 extremadamente eficiente.*

piratorio es relativamente pobre en O_2, lo cual mantiene el gradiente necesario para que este gas ingrese en forma permanente desde el ambiente. Una notoria excepción la constituyen las tráqueas de los insectos y otros artrópodos (fig. 35-4d). En este caso, no hay vinculación entre el sistema respiratorio y el circulatorio; el O_2 alcanza directamente los tejidos mediante las ramas cada vez más finas y más arborizadas del sistema traqueal.

- Desde la sangre, el O_2 se difunde hacia el líquido intersticial y de allí a las células de los distintos tejidos, que permanentemente lo están utilizando para la respiración celular. El CO_2 que se produce como consecuencia de este proceso sigue el camino inverso del O_2, es decir, se difunde hacia la sangre y es transportado al órgano respiratorio, desde donde se difundirá hacia el ambiente atravesando el epitelio respiratorio a favor de su gradiente de concentración.

Las branquias

Se considera que las branquias de los vertebrados cumplieron en su origen evolutivo una función alimentaria. El agua ingresaba por la boca y era expulsada a través de las hendiduras branquiales. En este proceso, las partículas de materia orgánica eran extraídas del flujo de agua. Entre los organismos actuales, el cefalocordado *Branchiostoma* (véase cap. 29, fig. 29-8) se alimenta de esta manera. En el curso de la historia evolutiva, en algunos animales, las branquias habrían pasado a cumplir una nueva función: el intercambio respiratorio. Los peces actuales adquirieron superficies branquiales mayores en las que se realiza el intercambio gaseoso y, concomitantemente, el abastecimiento sanguíneo del epitelio branquial también se incrementó.

En la mayoría de los peces, el agua que lleva O_2 disuelto es bombeada al interior de la boca por movimientos rítmicos del piso de la boca y del opérculo óseo de las branquias y fluye hacia afuera a través de ellas. En las branquias de los peces, los vasos sanguíneos están dispuestos de modo tal que la sangre es bombeada a través de ellos en dirección opuesta a la del agua que contiene O_2 (fig. 35-5). Esta disposición *en contracorriente* da por resultado una transferencia muy eficiente de O_2 a la sangre. Además, los peces pueden regular la velocidad del flujo de agua abriendo y cerrando la boca.

Los peces rápidos, como la caballa, obtienen suficiente O_2 para satisfacer sus requerimientos energéticos manteniendo sus bocas abier-

tas cuando nadan. Como resultado, el agua se mueve rápidamente sobre las branquias. Estos peces dependen tanto de este método de respiración que si se mantienen en un acuario o en cualquier otro espacio donde sus movimientos estén limitados, pueden asfixiarse con facilidad.

Los pulmones

Los pulmones son cavidades internas desde las cuales el O_2 contenido en el aire ingresa en el torrente sanguíneo. Si se comparan con las branquias, los pulmones tienen una desventaja: desde el punto de vista de la difusión, es más eficiente tener un flujo continuo de fluido a través de la superficie respiratoria que un flujo y reflujo rítmicos como ocurre en los pulmones, que se llenan y se vacían de aire con regularidad. Sin embargo, ello se ve compensado por el hecho de que el aire es una fuente de O_2 muy superior que el agua: el 21% del volumen de aire de la atmósfera actual es O_2, en comparación con el 0,5% de O_2 que se encuentra en el agua, a 15 °C. Así, debe circular más agua por una branquia para obtener la misma cantidad de O_2 que la que obtiene un pulmón a partir de un volumen mucho menor de aire. Por otra parte, el O_2 se difunde unas 300.000 veces más rápido en el aire que en el agua y, por lo tanto, se puede obtener mucho más rápido del aire a medida que es utilizado por los organismos que respiran.

Además, el agua tiene una viscosidad mucho más elevada que el aire y, por lo tanto, se requiere más trabajo para movilizar un mismo volumen de agua que de aire. Un pez gasta hasta el 20% de su energía en el trabajo muscular asociado con la ventilación, mientras que un organismo que respira aire gasta sólo entre el 1% y el 2% de su energía en este proceso.

Aunque los pulmones son fundamentalmente una característica de los vertebrados, también se encuentran en algunos invertebrados como los caracoles terrestres, que han desarrollado, en forma independiente, pulmones de notable similitud a los de algunos anfibios.

Algunos peces primitivos poseían tanto branquias como pulmones; estos últimos se desarrollaron de manera independiente de las branquias, a partir de la zona anterior de la faringe. El pulmón de los peces pulmonados tiene paredes delgadas y muy vascularizadas que permiten un intercambio eficiente de O_2. Es probable que este pulmón haya sido seleccionado en organismos que vivían en agua dulce que, a diferencia del agua de mar, puede estancarse y perder gran parte del O_2 disuelto. Todavía existen unas pocas especies de peces pulmonados que, con sus branquias y pulmones, pueden respirar tanto en el agua como en el aire. Estos peces suben a la superficie, incorporan bocanadas de aire a sus pulmones y vuelven a sumergirse, independizándose, en cierta medida, de las fluctuaciones en la concentración del O_2 disuelto en el agua.

Los anfibios y los reptiles poseen pulmones relativamente simples, aunque más grandes y complejos que los de los peces pulmonados. Los anfibios, los reptiles y otros vertebrados que respiran aire tienen una tráquea protegida por un mecanismo de válvula –la epiglotis– y ventanas nasales, que les permiten respirar con la boca cerrada. Los anfibios dependen en gran medida de su piel para el intercambio gaseoso, pero los reptiles respiran casi por entero por los pulmones.

Las ranas tragan el aire y fuerzan su ingreso en los pulmones al contraer el piso de la boca; luego abren la epiglotis y permiten que el aire sea exhalado. En los reptiles, las aves y los mamíferos, el aire entra y sale de los pulmones como consecuencia de cambios en la presión y el volumen de la cavidad torácica, producidos por contracciones y relajaciones musculares. En las aves, que tienen tasas metabólicas elevadas, este sistema es más eficiente debido a que tienen una serie de sacos aéreos –donde no se produce un intercambio gaseoso entre el aire y la sangre– que están comunicados con pequeños pulmones muy vascularizados. La expansión y la compresión alternada de esos sacos determina un flujo aéreo unidireccional en los pulmones. De esa manera, el intercambio de gases se maximiza y la mezcla entre aire inspirado y espirado disminuye (fig. 35-6).

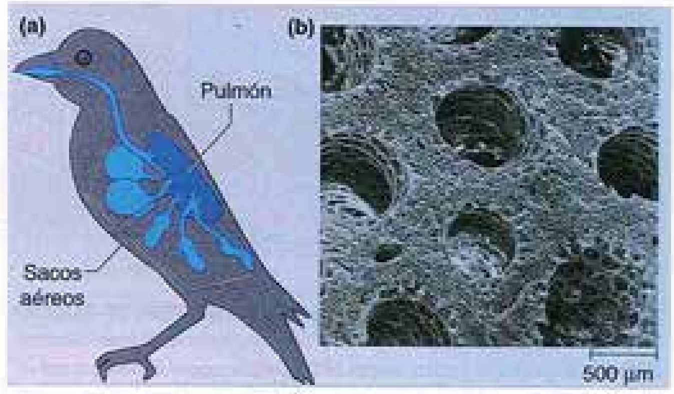


Fig. 35-6. SISTEMA RESPIRATORIO DE LAS AVES. (a) *Aunque los pulmones de las aves son pequeños, son extraordinariamente eficientes, lo cual permite a estos animales soportar largos períodos de intensa actividad, como los vuelos migratorios. A diferencia de los mamíferos, en las aves el aire circula por los pulmones en un único sentido. Esto se debe a que no tienen conductos sin salida, como son los alvéolos de los mamíferos. El aire ingresa en el pulmón desde la zona posterior y, luego de producirse el intercambio gaseoso, lo abandona por la zona anterior. Cada pulmón está conectado con varios sacos ubicados en espacios aéreos de los huesos. Cuando el ave inhala, el aire entra por la tráquea y pasa a los sacos aéreos posteriores. Durante la subsecuente espiración, el aire se dirige a los pulmones donde se produce el intercambio gaseoso. Durante la siguiente inspiración, el aire sale de los pulmones e ingresa en los sacos aéreos anteriores; en la subsecuente espiración, sale del cuerpo. En los sacos no se produce intercambio gaseoso; los sacos actúan como fuelles, insuflando aire fresco en los pulmones en cada ciclo respiratorio. Como resultado, queda poco aire residual "muerto" en los pulmones, a diferencia de lo que ocurre en los mamíferos.* **(b)** *Microfotografía electrónica de barrido de tejido pulmonar de un pollo de 14 días. Los tubos visibles aquí están ventilados por aire incorporado por los sacos aéreos. El intercambio gaseoso ocurre en la amplia malla de tubos capilares aéreos y capilares sanguíneos, que constituyen el tejido respiratorio esponjoso que se ve rodeando a los tubos mayores.*

El sistema respiratorio humano

En *Homo sapiens*, como en muchos otros animales, la inspiración o inhalación (entrada) y la espiración o exhalación (salida) del aire hacia los pulmones y desde ellos ocurre normalmente por la nariz (fig. 35-7). Las **cavidades nasales** están tapizadas con pelos y cilios que atrapan el polvo y otras partículas extrañas. La misma función cumple el moco secretado por las células epiteliales que revisten estas cavidades; este moco ayuda además a humedecer el aire inhalado. Las cavidades nasales poseen una rica provisión de sangre que mantiene su temperatura elevada y calienta el aire antes de que éste alcance los pulmones.

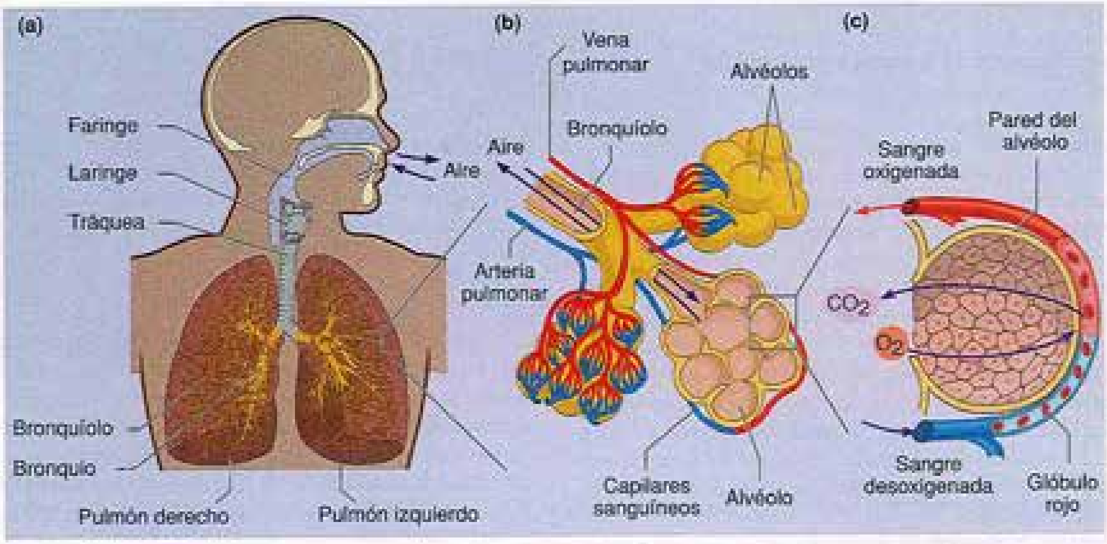


Fig. 35-7. EL SISTEMA RESPIRATORIO HUMANO. ***(a)*** *El aire ingresa por la nariz o por la boca y pasa a la faringe, luego a la laringe y desciende finalmente por la tráquea, los bronquios y los bronquíolos hasta los alvéolos pulmonares.* ***(b)*** *El intercambio gaseoso se produce en los aproximadamente 300 millones de alvéolos del par de pulmones.* ***(c)*** *El O_2 y el CO_2 se difunden a través de la pared de los alvéolos y de los capilares sanguíneos.*

Desde las cavidades nasales, el aire pasa a la **faringe** y desde allí a la **laringe**, situada en la parte superior y anterior del cuello. La laringe contiene las *cuerdas vocales*, que son dos músculos longitudinales con ligamentos transversales que atraviesan la luz del tracto respiratorio y determinan un espacio triangular por donde pasa el aire. Cuando espiramos, el aire que pasa a través de las cuerdas vocales las hace vibrar y esto causa el sonido de la voz. Esto implica que el alimento realiza parte de su recorrido hacia el estómago a través de tractos por los que también circula el aire que va a los pulmones. Desde la laringe, el aire inspirado pasa a través de la tráquea, un largo tubo membranoso también revestido de células epiteliales ciliadas. Las paredes de la tráquea están reforzadas por anillos de cartílago que evitan su colapso durante la inspiración o cuando es presionada por alimentos desde el esófago contiguo. La tráquea desemboca en los **bronquios**, que se subdividen en conductos aéreos cada vez más pequeños llamados **bronquíolos**.

Los bronquios y los bronquíolos están rodeados por capas delgadas de músculo liso. La contracción y la relajación de este músculo, que se halla bajo control del sistema nervioso autónomo (véase cap. 31, Los subsistemas somático y autónomo: control voluntario e involuntario), ajustan el flujo de aire de acuerdo con las demandas metabólicas. Durante situaciones de estrés, el sistema nervioso simpático dilata los bronquíolos aumentando su diámetro y, en consecuencia, el flujo de aire oxigenado también aumenta. En algunas ocasiones, se producen espasmos bronquiales como, por ejemplo, en un ataque de asma, lo que dificulta el intercambio de aire (ensayo 35-1, *Los enemigos de la buena respiración*). Los cilios de la tráquea, los bronquios y los bronquíolos baten continuamente, empujando el moco y las partículas extrañas embebidas en él hacia la faringe, desde donde en general son tragados. Esta producción de moco habitualmente la notamos sólo cuando se incrementa por encima de lo normal, como consecuencia de una irritación de las membranas debida a una infección o a una reacción alérgica.

El intercambio de gases ocurre por difusión –como consecuencia de diferentes presiones parciales de O_2 y CO_2– en pequeños sacos aéreos, denominados **alvéolos**, que se encuentran agrupados en racimos alrededor de los extremos de los bronquíolos más pequeños. Cada alvéolo tiene entre 0,1 y 0,2 milímetros de diámetro y está rodeado por capilares, vasos sanguíneos muy delgados que bañan casi por completo cada alvéolo. El endotelio de los capilares, junto con las células epiteliales planas de los alvéolos, constituye una única y fina capa de células, separadas entre sí por un delgado espacio intersticial (fig. 35-8).

Los pulmones están cubiertos por una membrana delgada, la *pleura*, que también reviste la cavidad torácica. La pleura secreta una pequeña cantidad de líquido que lubrica las superficies, de modo que éstas resbalan unas sobre otras cuando los pulmones se expanden y se contraen.

El mecanismo de la ventilación

La contracción y la relajación del diafragma muscular y de los músculos intercostales cambian el volumen de la cavidad torácica. Este cambio de volumen modifica a su vez la presión en los pulmones (fig. 35-9). Cuando inhalamos, contraemos el diafragma, que entonces se aplana y así se alarga la cavidad torácica; al mismo tiempo, contraemos los músculos intercostales externos, que empujan la caja torácica hacia arriba y hacia afuera. Así, la cavidad torácica se agranda, la presión dentro de ella disminuye y el aire entra en los pulmones. Durante la exhalación, estos músculos se relajan y el pulmón retorna a la situación previa a la inhalación, gracias a sus propiedades elásticas. Al reducirse de este modo el volumen de la cavidad torácica, el aire es forzado a salir de los pulmones. Dada la ausencia de contracción muscular, se dice que la espiración es *pasiva*. Este proceso cíclico, que es la base de la ventilación, se halla bajo el control del sistema nervioso autónomo.

ENSAYO 35-1
Los enemigos de la buena respiración

Asma: cuando "falta" el aire

Si contáramos la cantidad de veces que inspiramos y espiramos cada día, sumaríamos varios millares. En este proceso se mueven decenas de músculos y huesos, se expande y achica el tórax y se inflan y desinflan los pulmones. Sin embargo, casi no somos conscientes de esta gran movilización interna. Quienes sufren afecciones respiratorias como el asma tienen la desafortunada oportunidad de reparar en ello.

El asma no impidió a Ludwig von Beethoven, para muchos el más grande compositor de todos los tiempos, componer su Novena Sinfonía, ni a Ernesto "Che" Guevara protagonizar la revolución cubana de 1959, ni a Marcel Proust escribir "En busca del tiempo perdido", una de las obras cumbre de la literatura universal. Sin embargo, hizo sus vidas muy difíciles.

En el asma, la ventilación se transforma en un proceso penoso. El asma es esencialmente una inflamación de las vías respiratorias en la que los bronquios son estrangulados por el músculo liso que los rodea, sus paredes internas se inflaman y las membranas mucosas que tapizan su interior producen gran cantidad de moco. Estos tres fenómenos combinados reducen el espacio dentro de los pequeños conductos pulmonares, lo cual dificulta la respiración y provoca una gran angustia a quien los padece.

No todas las personas tienen los mismos síntomas durante un ataque de asma. Algunos sufren una fuerte tos, otros sienten una opresión en el pecho y les cuesta ventilar. Muchas veces, la ventilación es acompañada por un silbido, causado por el aire forzado a pasar por las vías respiratorias angostadas. Por otra parte, los síntomas del asma varían de hora en hora, de un día a otro, de semana a semana y de mes a mes. Por lo general empeoran durante la noche y la madrugada. Los ataques muchas veces son desencadenados por la alergia a sustancias como el polen, partículas de piel de perros y gatos o ácaros presentes en el polvo, por el moho acumulado en paredes húmedas y por el ejercicio. Si bien no hay "culpables" principales, hay "sospechosos" que últimamente han llamado la atención. Estudios epidemiológicos demuestran que el aumento de la frecuencia del asma coincide con el aumento de la polución y ha sido relacionada con la exposición a alérgenos domésticos, al tabaco y a diversos irritantes químicos. El asma es una de las enfermedades crónicas más comunes en el mundo y se ha transformado en un problema sanitario global que afecta tanto a personas de países desarrollados como en vías de desarrollo.

Por fortuna, existen tratamientos que controlan perfectamente la enfermedad. Pero para obtener un tratamiento, se requiere primero un buen diagnóstico. Para esto son necesarios un examen físico y pruebas de la función pulmonar como la espirometría –que evalúa la limitación del flujo de aire– y el estudio del flujo máximo –que mide la velocidad máxima a la cual el aire puede salir de los pulmones–. La monitorización del flujo máximo brinda a la mayoría de los pacientes y a sus médicos un método eficaz para seguir la enfermedad y evaluar la respuesta al tratamiento.

Existen medicamentos que pueden evitar los ataques de asma y hacer más leves sus síntomas durante un ataque. Los broncodilatadores de acción rápida dan alivio inmediato, al relajar los músculos bronquiales y facilitar así el flujo de aire. Sin embargo, sus efectos son temporarios y no afectan la inflamación ni disminuyen la cantidad de moco. Para el control de éstos a largo plazo, el asmático necesita tomar antiinflamatorios e inhalar glucocorticosteroides en forma regular, a intervalos dictados por la intensidad y la frecuencia de los ataques. Estos medicamentos controlan la inflamación de las vías aéreas e incluso disminuyen la sensibilidad a los agentes que disparan el asma. En la actualidad se están realizando estudios para demostrar la posible vinculación entre esta enfermedad y la polución y se están desarrollando estrategias de manejo y prevención de la enfermedad. Numerosos estudios han demostrado también que el asma es una afección psicosomática, en la cual coexisten un componente orgánico y un componente psicoemocional fuertemente entrelazados.

Cuando el humo invade tus pulmones

Durante el período 1950-1996, la tasa general de muertes por cáncer se incrementó en el mundo entero y se comprobó que, en gran parte, se debía al incremento de la cantidad de muertes por cáncer de pulmón. Ésta es ahora la causa más común de muerte por cáncer en los varones y la segunda entre las mujeres. El cáncer de pulmón destruye el tejido pulmonar y puede extenderse a otros órganos.

Los tejidos delicados de los alvéolos pulmonares normalmente están protegidos contra los microorganismos y las partículas extrañas del aire por el movimiento de las células epiteliales que tapizan la tráquea y los bronquios. Los cilios de la superficie de estas células barren las partículas que quedan atrapadas en el moco secretado por otras células del epitelio. El humo de cigarrillo paraliza estos cilios, con lo que la primera línea defensiva contra la infección queda inutilizada. Cuando esto ocurre, tanto los microorganismos infecciosos como las sustancias extrañas, incluidas las sustancias cancerígenas, entran en contacto íntimo con las células vivas del epitelio alveolar. En consecuencia, aumenta mucho el riesgo de que las células sean invadidas por los agentes externos y se inicie una cadena de acontecimientos que conducen a una alteración y una enfermedad serias.

Además de bloquear las defensas naturales del aparato respiratorio, el humo del tabaco aporta al menos 43 sustancias cancerígenas conocidas que entran en contacto con los tejidos. Las consecuencias del contacto prolongado del humo del tabaco son el cáncer y también la bronquitis crónica, que se caracteriza por la disminución del diámetro del árbol respiratorio y una secreción excesiva de mucosidad y por enfisema. En el enfisema se produce la destrucción de las delgadas membranas alveolares, que son sustituidas por tejido cicatricial poco elástico. El resultado es la reducción de la superficie disponible para el intercambio gaseoso.

Aunque los tejidos epiteliales del aparato respiratorio son delicados, soportan extraordinariamente los embates del humo del tabaco y otras sustancias tóxicas durante muchos años, hasta que el daño acumulado es demasiado grande. Lo más importante es que el daño puede detenerse y, en muchos casos, revertirse cuando la exposición cesa.

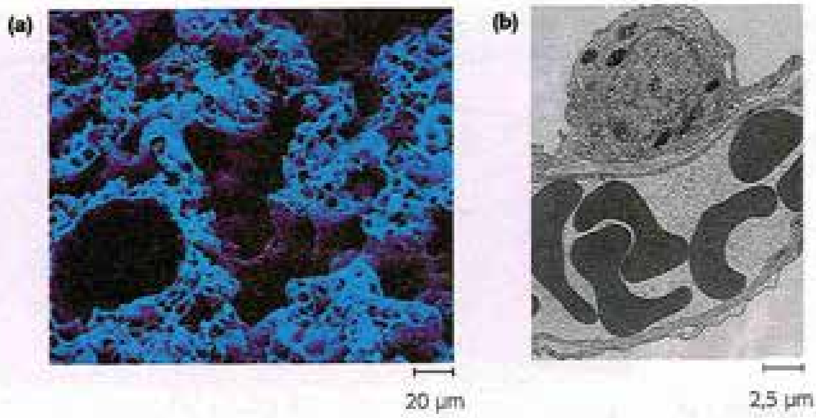


Fig. 35-8. EL TEJIDO PULMONAR. *(a) Microfotografía electrónica de barrido del tejido pulmonar, que muestra numerosos alvéolos. (b) Corte longitudinal de un capilar alveolar. Las estructuras grandes, oscuras, de contorno irregular, son glóbulos rojos. En la parte superior se ve una célula alveolar.*

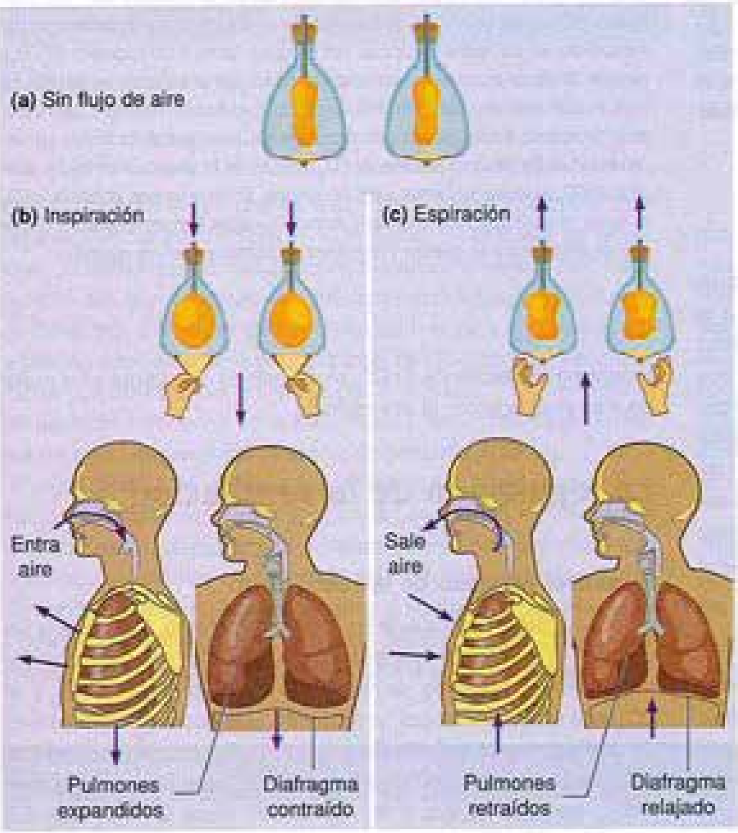


Fig. 35-9. MODELO DEL FUNCIONAMIENTO DE LOS PULMONES. *Este modelo ilustra la forma en la cual el aire es inspirado y espirado. (a) Estado sin flujo de aire. (b) La parrilla costal se mueve hacia arriba y hacia afuera de los pulmones, por contracción de los músculos intercostales externos; el diafragma también se contrae y en consecuencia se aplana. Se produce la inspiración. (c) La parrilla costal se mueve hacia abajo y hacia adentro, por relajación de los intercostales; el diafragma se relaja y sube. Se produce la espiración.*

WWW **Figura animada**

Transporte e intercambio de gases

La hemoglobina, transportador de oxígeno

El O_2 es relativamente insoluble en el plasma sanguíneo. A una presión atmosférica normal, sólo un 0,3% de O_2 se disuelve en el plasma. En los insectos –que no dependen de su sangre para el transporte de O_2 a cada célula ya que poseen un sistema respiratorio traqueolar–, esta baja solubilidad tiene pocas consecuencias. En la mayoría de los animales, sin embargo, la baja solubilidad del O_2 sería una limitación grave si no fuese por la presencia de proteínas especiales transportadoras –los pigmentos respiratorios–, que elevan hasta 70 veces la capacidad de transporte de O_2 de la sangre. Los pigmentos respiratorios más comunes son la hemoglobina, presente en todos los vertebrados y varios grupos de invertebrados, y la hemocianina, presente, por ejemplo, en moluscos y artrópodos.

Todos los pigmentos respiratorios son básicamente una combinación de un ion metálico y una proteína. En la mayoría de los invertebrados, los pigmentos respiratorios están disueltos en el plasma sanguíneo; en los vertebrados y los equinodermos, los pigmentos son transportados en los glóbulos rojos o eritrocitos. Como veremos en el próximo capítulo, estas células están altamente especializadas en la función de transporte; un glóbulo rojo maduro lleva unos 265 millones de moléculas de hemoglobina.

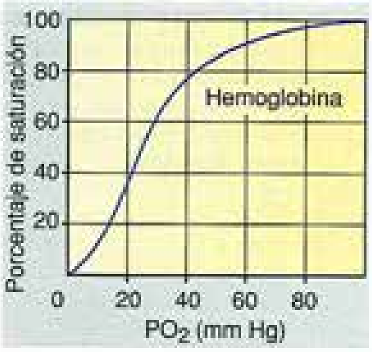


Fig. 35-10. LA CURVA DE ASOCIACIÓN–DISOCIACIÓN DEL OXÍGENO Y LA HEMOGLOBINA. *La curva muestra cómo varía la saturación de la hemoglobina humana a distintas presiones parciales de O_2, a 36 °C y a pH normal. Cuando la presión parcial de O_2 se eleva, la hemoglobina incorpora más O_2. Cuando la PpO_2 alcanza 100 mm Hg, que es la presión típica del pulmón humano, la hemoglobina se satura casi por completo. Cuando la PpO_2 cae, el O_2 se disocia parcialmente de la hemoglobina. Esto ocurre cuando la sangre rica en O_2 alcanza los capilares, donde la presión es sólo de 40 mm Hg o menos, y así libera parte de su O_2 (aproximadamente un 30%) en los tejidos.*

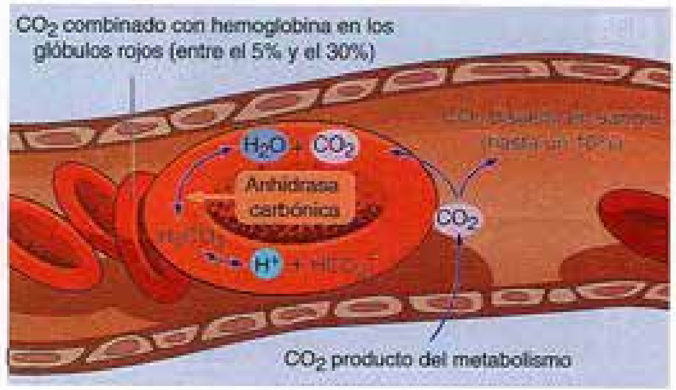


Fig. 35-11. TRANSPORTE DE CO_2. *El CO_2 es más soluble que el O_2 en la sangre y circula, en parte, disuelto en el plasma y, en parte, unido a grupos amino de las moléculas de hemoglobina. Sin embargo, la mayor parte del CO_2 se encuentra como ion bicarbonato (HCO_3^-) que se produce en una reacción de dos pasos. El CO_2 proveniente del metabolismo de los tejidos se combina con el agua y forma ácido carbónico (H_2CO_3), reacción catalizada por la enzima anhidrasa carbónica que se encuentra en los glóbulos rojos. El ácido carbónico –un ácido débil– se disocia y produce bicarbonato e iones hidrógeno. La reacción puede producirse en ambos sentidos, como indican las flechas, con dependencia de las presiones parciales de CO_2 ($PpCO_2$) en la sangre. En los tejidos, donde la $PpCO_2$ es mayor, se forman iones bicarbonato. En los pulmones, donde la $PpCO_2$ es menor, el ácido carbónico se disocia y forma CO_2 y agua. Una vez formado, el CO_2 se difunde del plasma a los alvéolos y fluye fuera del pulmón con el aire espirado.*

La hemoglobina posee cuatro subunidades, cada una constituida por una cadena polipeptídica y un átomo de hierro. La mioglobina es otro pigmento respiratorio que se encuentra en el músculo esquelético. Estructuralmente, se asemeja a una de las subunidades de la molécula de hemoglobina. La afinidad de la mioglobina por el O_2 es mayor que la de la hemoglobina, lo cual explica que la mioglobina pueda saturarse, "quitándole" el O_2 a la hemoglobina circulante. La mioglobina comienza a liberar O_2 sólo cuando la PpO_2 del músculo esquelético cae por debajo de 20 mm Hg, lo cual ocurre durante un ejercicio intenso. De esta forma, la mioglobina suministra una reserva adicional de O_2 a los músculos activos.

Intercambio de gases con los tejidos

La hemoglobina es un pigmento rojo, que se vuelve ligeramente más claro después de la oxigenación. La asociación o disociación de la hemoglobina y el O_2 depende de la PpO_2 en el plasma sanguíneo (fig. 35-10). En los capilares alveolares, donde la PpO_2 es más elevada, la hemoglobina se combina con el O_2. En los tejidos, donde su presión parcial es inferior, el O_2 se desprende de la hemoglobina y se difunde hacia los tejidos. Así, el sistema se compensa en forma automática según la demanda de O_2 de los tejidos. Cuanto más O_2 consume un tejido por ser muy activo, menor será la presión parcial de O_2 en ese tejido y mayor cantidad de O_2 se desprenderá de la hemoglobina.

El CO_2 es más soluble que el O_2 y, por ello, se transporta en parte simplemente disuelto en el plasma. La mayor parte, sin embargo, ingresa en los eritrocitos donde reacciona con el agua y forma ácido carbónico, un ácido débil que se disocia en los iones bicarbonato (HCO_3^-) e hidrógeno (H^+) (fig. 35-11). La reacción del CO_2 con el agua está catalizada por la enzima *anhidrasa carbónica*. Un porcentaje menor de CO_2 es transportado en combinación con la hemoglobina. En los pulmones, donde la presión parcial de CO_2 es menor, el ácido carbónico se disocia para formar CO_2 y agua, mientras que el CO_2 unido a la hemoglobina se desprende. El CO_2 se difunde así del plasma a los alvéolos y es eliminado con el aire espirado.

La regulación de la ventilación

El control nervioso de la ventilación

La ventilación es regulada por el sistema nervioso, que ajusta la frecuencia y la amplitud de la inspiración y la espiración de acuerdo con las demandas del organismo, de manera tal que las presiones de O_2 y de CO_2 en la sangre arterial casi no se alteran. Este ajuste se realiza a través del **centro respiratorio bulbar**, un grupo disperso de neuronas que se encuentran en el bulbo raquídeo y en la protuberancia del tallo cerebral o tronco encefálico (fig. 35-12; véase también cap. 33, fig. 33-3). El centro respiratorio controla la respiración normal, que es rítmica y automática, como también lo es el latido cardíaco. Sin embargo, a diferencia del latido cardíaco, que pocos de nosotros podemos controlar de manera voluntaria, la respiración puede ponerse bajo control voluntario dentro de ciertos límites.

Los niveles de O_2 y CO_2 en la sangre son registrados permanentemente por un tipo de receptores sensoriales especializados en la detección de señales químicas. Estos quimiorreceptores pueden ser periféricos, es decir, ubicados en arterias importantes como la aorta y las carótidas, o bien centrales, ubicados en el mismo bulbo raquídeo (véase fig. 35-12). La información de cualquiera de estos receptores es transmitida por vía nerviosa al centro respiratorio.

Los receptores periféricos actúan como alarmas tempranas, ya que tienen un tiempo de respuesta a cambios en las presiones parciales de

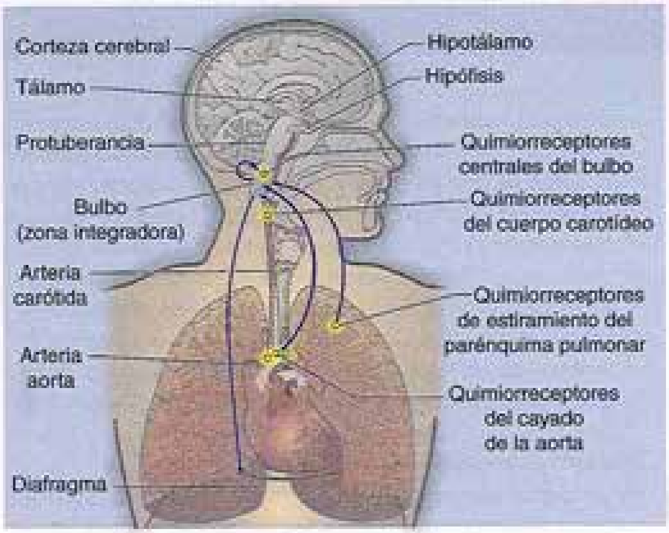


Fig. 35-12. DIAGRAMA DEL MECANISMO DE CONTROL NERVIOSO DE LA RESPIRACIÓN. *En el bulbo se encuentra el centro respiratorio bulbar, formado por un conjunto de neuronas organizadas en dos grupos: el grupo respiratorio dorsal y el grupo respiratorio ventral. Estas neuronas están conectadas con neuronas motoras de la médula espinal que controlan la musculatura respiratoria (diafragma y músculos intercostales). La actividad conjunta de estos grupos dirige el ciclo respiratorio. El grupo respiratorio dorsal determina el patrón cíclico de la inspiración y la espiración; el grupo respiratorio ventral controla el volumen de aire movilizado. El centro respiratorio está modulado, a su vez, por la información proveniente de varios quimiorreceptores, receptores de estiramiento del parénquima pulmonar, de bronquios y bronquíolos y por receptores del dolor en los capilares pulmonares. También se encuentra bajo la influencia de estructuras nerviosas superiores, como la protuberancia y el mesencéfalo, que coordinan la respiración con la deglución y la producción de sonidos, inhibiendo brevemente la inspiración. Otras estructuras autonómicas, como el hipotálamo, y el sistema límbico generan respuestas de tipo predictivo, por ejemplo, incrementan la ventilación antes de un esfuerzo físico. Finalmente, el centro respiratorio también está bajo la influencia de la corteza cerebral, que permite que controlemos en forma voluntaria la ventilación.*

Galería de imágenes

O_2 y CO_2 mucho menor que los receptores centrales (alrededor de 7 segundos en comparación con 7–10 minutos). Sin embargo, los receptores centrales tienen mayor influencia moduladora sobre el centro respiratorio. Los quimiorreceptores periféricos son más sensibles a una caída de la PpO_2 arterial por debajo de los 60 mm Hg y, en segunda instancia, al incremento de la presión parcial de CO_2 ($PpCO_2$) y al decremento concomitante del pH (véase cap. 1, recuadro 1-1); los receptores centrales responden de manera inversa. En ambos casos, la respuesta es la hiperventilación (respiración profunda y rápida).

Este sistema es en extremo sensible a cualquier cambio. Si la $PpCO_2$ y, por lo tanto, la concentración de iones H^+ se incrementa sólo ligeramente, la respiración de inmediato se hace más profunda y más rápida, lo cual permite que más CO_2 deje la sangre hasta que la concentración de iones H^+ haya retornado a la normalidad. Si una persona hiperventila deliberadamente, se sentirá débil y mareada por el incremento de la alcalinidad de la sangre y, por lo tanto, del cerebro.

Como vimos, la frecuencia respiratoria se puede incrementar intencionalmente mediante la contracción y la relajación del diafragma y los músculos torácicos, pero la respiración normal es involuntaria. Es imposible suicidarse conteniendo en forma deliberada la respiración; tan pronto como se pierde la conciencia y se eleva la $PpCO_2$, los controles involuntarios se hacen cargo una vez más y se reanuda la respiración. Este complejo sistema de sensores, que vigila diferentes factores en distintas ubicaciones, subraya la importancia crítica de una provisión ininterrumpida de O_2 a las células del cuerpo de un animal, en particular a las células cerebrales.

Hemos recorrido los mecanismos por los cuales el sistema respiratorio provee un aporte adecuado de O_2 y se desprende del CO_2 producido en el proceso de respiración. En el próximo capítulo analizaremos cómo el sistema circulatorio trabaja en forma conjunta con el sistema respiratorio, transportando estos gases hacia cada una de las células del cuerpo y desde ellas.

En síntesis

La difusión de los gases

1. La hematosis es el intercambio gaseoso entre el medio ambiente y la sangre. Ocurre por difusión simple en todos los organismos y el principal factor que influye sobre ella es la presión parcial de oxígeno en el aire (PpO_2). Cuando la PpO_2 aumenta o disminuye, el organismo responde con una serie de procesos fisiológicos que compensan el cambio.

Evolución y diversidad de los sistemas respiratorios

2. La difusión le confiere a las moléculas una capacidad de movimiento que sólo es eficiente en distancias inferiores al milímetro. Los animales multicelulares han superado este límite con la aparición de sistemas respiratorios especializados.
3. Un sistema respiratorio "eficiente" provee a cada célula la cantidad de oxígeno necesaria para abastecer sus necesidades metabólicas. Al mismo tiempo, permite la eliminación adecuada del CO_2 que se forma como producto del metabolismo celular.
4. En algunos invertebrados pequeños, los gases se difunden a través de la única capa de células que separa el exterior del interior del cuerpo. El sistema circulatorio distribuye el O_2 a medida que ingresa en el cuerpo; la sangre transporta el CO_2 hacia la superficie corporal. Los animales más grandes, que tienen una relación menor entre la superficie y la masa del cuerpo, poseen órganos respiratorios con superficies altamente plegadas que aumentan la eficiencia del intercambio gaseoso.
5. Los órganos más comunes de los sistemas respiratorios son las branquias y los pulmones. En ambos sistemas, el O_2 alcanza los tejidos con metabolismo activo mediante los siguientes proce-

En síntesis (Cont.)

sos: ingresa en el organismo desde el medio externo por difusión simple, atraviesa un epitelio delgado y húmedo fuertemente irrigado, ingresa en los capilares por difusión, se difunde hacia el líquido intersticial y luego a las células de los distintos tejidos. El CO_2 que producen las células sigue el camino inverso.

6. En la mayoría de los peces, los movimientos rítmicos del piso de la boca y del opérculo óseo de las branquias bombean el agua al interior de la boca. En los vasos sanguíneos de las branquias, la sangre circula en dirección opuesta a la del agua que proviene de la boca. Esta disposición en contracorriente optimiza la captación de oxígeno. Finalmente, el agua sale por las branquias.

7. Los pulmones son cavidades internas que reciben el aire proveniente del exterior. Desde estas cavidades, el O_2 ingresa en el torrente sanguíneo. Funcionan a través de un flujo y reflujo rítmico de aire a través de la superficie respiratoria. Este sistema es menos eficiente que el de las branquias, pero la alta concentración de oxígeno en el aire compensa esta aparente deficiencia.

8. Los anfibios, los reptiles y otros vertebrados que respiran aire tienen una tráquea protegida por una válvula (epiglotis) y ventanas nasales que les permiten respirar con la boca cerrada. Los anfibios pueden respirar a través de la piel. Las ranas tragan el aire y lo fuerzan hacia los pulmones mediante la contracción del piso de la boca; luego abren la epiglotis y se produce la exhalación. En los reptiles, las aves y los mamíferos, el aire entra y sale de los pulmones como consecuencia de cambios en la presión y en el volumen de la cavidad torácica. Esos cambios son producidos por contracciones y relajaciones musculares.

El sistema respiratorio humano

9. En los humanos, la inspiración y la espiración ocurre por la nariz. Los pelos y los cilios que tapizan las cavidades nasales y el moco que secretan sus células epiteliales atrapan a las partículas extrañas. El moco ayuda a humedecer el aire que ingresa y la sangre de las cavidades lo calienta antes de que llegue a los pulmones.

10. Desde las cavidades nasales, el aire pasa a la faringe y luego a la laringe, situada en la parte superior y anterior del cuello. La laringe contiene las cuerdas vocales (los sonidos de la voz se producen cuando el aire espirado hace vibrar las cuerdas). De la laringe, el aire pasa a la tráquea y luego a los bronquios, que se subdividen en bronquiolos. Los bronquios y los bronquiolos están rodeados por músculo liso. La contracción y la relajación de este músculo ajustan el flujo de aire de acuerdo con las demandas metabólicas.

11. El intercambio de gases ocurre en pequeños sacos aéreos (alvéolos), que se encuentran agrupados alrededor de los extremos de los bronquiolos más pequeños. Cada alvéolo está rodeado por capilares que forman un lecho que lo baña casi por completo.

12. Los pulmones están cubiertos por una membrana delgada (pleura), que también reviste la cavidad torácica. La pleura secreta una pequeña cantidad de líquido que lubrica las superficies, de modo que éstas resbalan unas sobre otras cuando los pulmones se expanden y se contraen.

13. La contracción y la relajación del diafragma y de los músculos intercostales cambian el volumen de la cavidad torácica y entonces se modifica la presión en los pulmones. Las inhalaciones contraen el diafragma, que se aplana y así se alarga la cavidad torácica; al mismo tiempo se contraen los músculos intercostales externos, que empujan la caja torácica hacia arriba y hacia afuera. La cavidad torácica se agranda, la presión interna disminuye y el aire entra en los pulmones. Durante la exhalación, estos músculos se relajan y el pulmón regresa a la situación previa a la inhalación. Esto fuerza el aire fuera de los pulmones. La espiración es pasiva, ya que ocurre en ausencia de contracciones musculares.

Transporte e intercambio de gases

14. Los pigmentos respiratorios elevan hasta 70 veces la capacidad de transporte de oxígeno de la sangre. Los más comunes son la hemoglobina, presente en todos los vertebrados y varios grupos de invertebrados, y la hemocianina, presente en moluscos y artrópodos. En la mayoría de los invertebrados, los pigmentos respiratorios están disueltos en el plasma sanguíneo; en los vertebrados y los equinodermos, son transportados en los glóbulos rojos. La estructura química de los pigmentos surge de la combinación de un ion metálico y una proteína.

15. La asociación o disociación de la hemoglobina y el oxígeno depende de la PpO_2 en el plasma sanguíneo. En los capilares alveolares, la PpO_2 es alta y la hemoglobina se combina con el oxígeno. En los tejidos, la PpO_2 es menor; entonces, el oxígeno se desprende de la hemoglobina y se difunde a los tejidos. El dióxido de carbono, más soluble en agua que el oxígeno, es parcialmente transportado en el plasma. Pero la mayor parte de este gas ingresa en los eritrocitos, donde reacciona con el agua y forma ácido carbónico. Un porcentaje menor de dióxido de carbono es transportado por la hemoglobina. En los pulmones, donde la presión parcial de dióxido de carbono es baja, el ácido carbónico se disocia y forma dióxido de carbono y agua; entonces, el dióxido de carbono se desprende de la hemoglobina. El gas liberado se difunde del plasma a los alvéolos y se elimina mediante la espiración.

La regulación de la ventilación

16. El sistema nervioso, a través del centro respiratorio bulbar, ajusta la frecuencia y la amplitud de la inspiración y la espiración de acuerdo con las demandas del organismo. Los niveles de oxígeno y de dióxido de carbono en la sangre son registrados permanentemente por quimiorreceptores. Estos receptores pueden ser periféricos, ubicados en arterias como la aorta y las carótidas, o centrales, ubicados en el mismo bulbo raquídeo. La información de cualquiera de estos receptores es transmitida por vía nerviosa al centro respiratorio. La respuesta a las presiones parciales de oxígeno y de dióxido de carbono detectadas por los receptores periféricos es más rápida, pero los receptores centrales ejercen mayor influencia sobre el centro respiratorio.

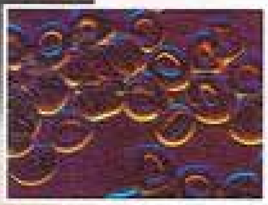
17. La frecuencia respiratoria se puede incrementar deliberadamente, mediante la contracción y la relajación del diafragma y de los músculos torácicos, pero la respiración normal es involuntaria.

Cuestionario

1. La película *Azul profundo* (Luc Besson, 1988) cuenta la historia de Jaque Mayol, un buzo obsesionado con el mar y los delfines. Mayol participa en competencias de inmersión a pulmón libre, un deporte que consiste en contener la respiración (apnea) debajo del agua. Estas competencias existen en la vida real y la Asociación Internacional para el Desarrollo de la Apnea se encarga de certificar la validez de las marcas obtenidas. El tiempo de apnea se mide en pruebas estáticas o simultáneamente con el descenso submarino. El récord mundial de apnea estática está en poder del checoslovaco Martin Stepaneck, que permaneció sumergido 8 minutos y 6 segundos. La apneísta cubana Deborah Andollo obtuvo el récord absoluto de apnea libre (sin máscara ni aletas u otro medio de propulsión) cuando buceó hasta una profundidad de 74 metros en 2 minutos y 36 segundos. Los humanos pueden contener la respiración durante unos pocos minutos; sin traje protector, les resulta sumamente peligroso descender más allá de unas decenas de metros bajo la superficie del mar. Sin embargo, las focas, las ballenas y otros mamíferos pueden permanecer hasta dos horas a profundidades mayores. ¿Qué adaptaciones les confieren esta capacidad?
2. ¿Qué ventajas y desventajas representa obtener oxígeno del aire y no del agua (además de las mencionadas en el texto de este capítulo)?
3. Durante muchos años, la publicidad y el cine han mostrado la imagen de la persona feliz y exitosa con un cigarrillo en la mano. El humo de tabaco que envolvía a Humphrey Bogart le confería a sus personajes una imagen recia y misteriosa, que resultaba irresistible para la heroína de turno. Pero el hábito de fumar es una causa demostrada de cáncer (Bogart, fumador empedernido de cigarrillos sin filtro, murió de cáncer de esófago a los 57 años). Otro efecto del consumo prolongado de cigarrillos es la pérdida de los cilios bronquiales. ¿Cómo afecta esta pérdida el funcionamiento de los pulmones?
4. Si le ofrecen un nuevo remedio contra el resfrío que suprime por completo la secreción de moco en el tracto respiratorio. ¿Usted lo tomaría? ¿Por qué?
5. El monóxido de carbono es un poderoso veneno respiratorio que se une a la hemoglobina con una afinidad mucho mayor que el oxígeno. El compuesto resultante, la carboxihemoglobina, presenta un color rojo más brillante que el de la hemoglobina normal y no se puede combinar con el oxígeno.
   a. ¿Cuáles son los síntomas de la intoxicación con monóxido de carbono?
   b. ¿Qué medidas o tratamientos deberían aplicarse?

Sección 6 / Situación problemática 1
El papel central del oxígeno

Capítulo 36



La circulación

A este movimiento nos hemos permitido llamarlo circular, del mismo modo en que Aristóteles dice que el aire y la lluvia imitan el movimiento circular de los cuerpos superiores; pues la tierra húmeda, cuando es calentada por el sol, se evapora; los vapores, al ser atraídos hacia arriba, se condensan y, descendiendo en forma de lluvia, humedecen de nuevo la tierra...

WILLIAM HARVEY

En el capítulo anterior vimos que, en los animales más pequeños y con un plan corporal simple, el O_2 requerido para la respiración aeróbica ingresa en el cuerpo simplemente por difusión. Sin embargo, en animales más grandes este mecanismo es insuficiente, ya que el O_2 tiene que atravesar muchas capas de tejido. En el transcurso del proceso evolutivo, los animales de mayor tamaño adquirieron órganos especializados en la captación de O_2 –como las branquias y los pulmones– y un tejido conectivo fluido –en el caso de los vertebrados, la sangre– capaz de transportar el O_2 hasta las células (fig. 36-1). La sangre fluye por el interior del organismo dentro de un sistema de conductos o **vasos sanguíneos** –el **sistema vascular**– impulsada por una bomba capaz de generar la presión necesaria: el **corazón**.

Además de transportar O_2, la sangre cumple otras funciones esenciales: lleva hasta cada célula las moléculas de nutrientes absorbidas, transporta enzimas y hormonas sintetizadas en diversos órganos y "barre" de la proximidad de cada célula materiales de desecho que constituyen el producto de sus actividades metabólicas. Uno de los productos de desecho es el CO_2, que es llevado por el sistema circulatorio hasta las superficies respiratorias, desde donde abandona el organismo. La urea, otro producto de desecho, ingresa mediante el sistema circulatorio en el riñón, donde es procesada y excretada, como se verá en el capítulo 38. La sangre también contiene células del sistema inmunitario (véase cap. 40) que detectan y eliminan del organismo elementos extraños, entre otras funciones.

Comenzaremos con un análisis breve de la diversidad de sistemas cardiovasculares para centrarnos luego en la composición de la sangre de los vertebrados. A continuación, consideraremos la estructura y el funcionamiento de la bomba cardíaca y del sistema de vasos sanguíneos que permite la circulación de la sangre.



Fig. 36-1. GLÓBULOS ROJOS "MARCHANDO" DENTRO DE UN CAPILAR. *El intercambio de sustancias entre la sangre circulante y los tejidos corporales ocurre a través de las paredes de los vasos sanguíneos más pequeños, los capilares. Los capilares son tan estrechos que los glóbulos rojos, con sus moléculas de hemoglobina cargadas con O_2, deben moverse en "fila india".*

Evolución y diversidad de los sistemas cardiovasculares

Los **sistemas cardiovasculares** consisten, básicamente, en una red de conductos por los cuales circula un líquido –la **hemolinfa**, en el caso de los invertebrados o la **sangre** en los vertebrados– y una o eventualmente varias bombas –corazones– capaces de generar el trabajo necesario para la circulación. Este esquema, que varía en estructura y complejidad en los diferentes animales, asegura el aporte de sangre adecuado –o *perfusión*– a los distintos tejidos del organismo.

La necesidad de distribuir O_2 y nutrientes, así como de recolectar desechos metabólicos, es común a todos los organismos pluricelulares. Los diversos grupos de organismos poseen diferentes mecanismos que les permiten llevar a cabo estas funciones (fig. 36-2). Así, los animales pequeños y sencillos como las esponjas, los cnidarios y los nematodos no presentan un sistema vascular diferenciado (fig. 36-2a). En animales más complejos, como los moluscos y los artrópodos, el sistema circulatorio es abierto: un corazón se conecta con un sistema de vasos que vuelcan la sangre a espacios que se encuentran entre los tejidos y forman "lagunas" abiertas –hemocele– (fig. 36-2b). En los anélidos, el sistema circulatorio es cerrado (fig. 36-2c). Los sistemas cerrados tienen una gran ventaja con respecto a los abiertos: como la sangre nunca abandona el circuito de vasos y bombas, la regulación de la perfusión hacia los distintos órganos es más eficiente, el retorno de la sangre al corazón es más rápido y las presiones dentro del circuito vascular son más elevadas. Entre los vertebrados, los peces poseen un *circuito simple* de circulación, con un corazón de dos cavidades (fig. 36-2d), mientras que el resto de los vertebrados (de respiración aérea) poseen un *circuito doble*, con un corazón de tres o cuatro cavidades (fig. 36-2e), que comprende una circulación general que irriga la mayor parte de los tejidos (*circuito sistémico*), así como una circulación especial que irriga los pulmones (*circuito respiratorio*). El funcionamiento de un circuito doble se explica en detalle más adelante.

Un tejido fluido: la sangre

Si extrajéramos y midiéramos toda la sangre de un individuo de aproximadamente 75 kilogramos, encontraríamos que ocupa un volumen de alrededor de 6 litros, de los cuales 3,3 litros están constituidos por un líquido amarillento, el **plasma**. Los 2,7 litros restantes son células: **glóbulos rojos**, **glóbulos blancos** y **plaquetas** (fig. 36-3). El volumen ocupado por las células de la sangre se llama *hematocrito* y se expresa como un porcentaje del volumen total de sangre. En condiciones normales, el 99% de las células sanguíneas son glóbulos rojos. El hematocrito es un dato clínico importante, ya que su desviación respecto de los valores normales para cada especie suele indicar una alteración. Así, las anemias producidas por una dieta deficiente en hierro o vitamina B_{12} se expresan, entre otros parámetros, como una disminución del hematocrito.

El plasma

Con excepción de pocas sustancias como el O_2, que es transportado unido a la hemoglobina –una proteína abundante en los glóbulos rojos, que transporta O_2 (véase cap. 35, La hemoglobina, transportador de oxígeno)–, la mayoría de las moléculas requeridas por las células individuales, así como las sustancias de desecho de estas células, se transportan en la sangre disueltas en el plasma. Este componente de la sangre está formado en un 90% por agua, y por lo tanto funciona químicamente como un solvente polar (véase cap. 1, recuadro 1-1). Además, el plasma contiene proteínas plasmáticas, entre ellas:

- Albúmina, que contribuye a mantener el potencial osmótico y el equilibrio hídrico de la sangre (véase cap. 3, recuadro 3-2). La albúmina transporta además ciertas sustancias insolubles en el plasma, como colesterol, lípidos y ciertas hormonas.
- Fibrinógeno, que participa en la coagulación.
- Globulinas, como las inmunoglobulinas, que participan en la defensa contra agentes externos.

Disueltas en el plasma se encuentran además diversas sales, especialmente bicarbonato de sodio, que junto con la hemoglobina de los glóbulos rojos y las proteínas plasmáticas actúan como importantes amortiguadores –o *sistemas buffer*– que mantienen la constancia del pH sanguíneo.

Las células sanguíneas

La formación de las células de la sangre –o *hematopoyesis*– se produce en una etapa temprana en el hígado del embrión humano y en menor grado, en el bazo. Luego del nacimiento, todas las células sanguíneas, excepto los linfocitos, se sintetizan únicamente en la médula ósea (véase cap. 30, fig. 30-9a). Las células sanguíneas se originan a partir de un tipo único de células troncales, o células madre, que son pluripotenciales, es decir que pueden dar origen a distintos grupos celulares. Éstas luego se diferencian en glóbulos rojos, distintos tipos de glóbulos blancos y plaquetas.

Transportadores de oxígeno: los glóbulos rojos

Los glóbulos rojos o **eritrocitos** (fig. 36-4) son los transportadores de O_2 por excelencia y son además los principales responsables de la viscosidad de la sangre. Cuando el glóbulo rojo de un mamí-

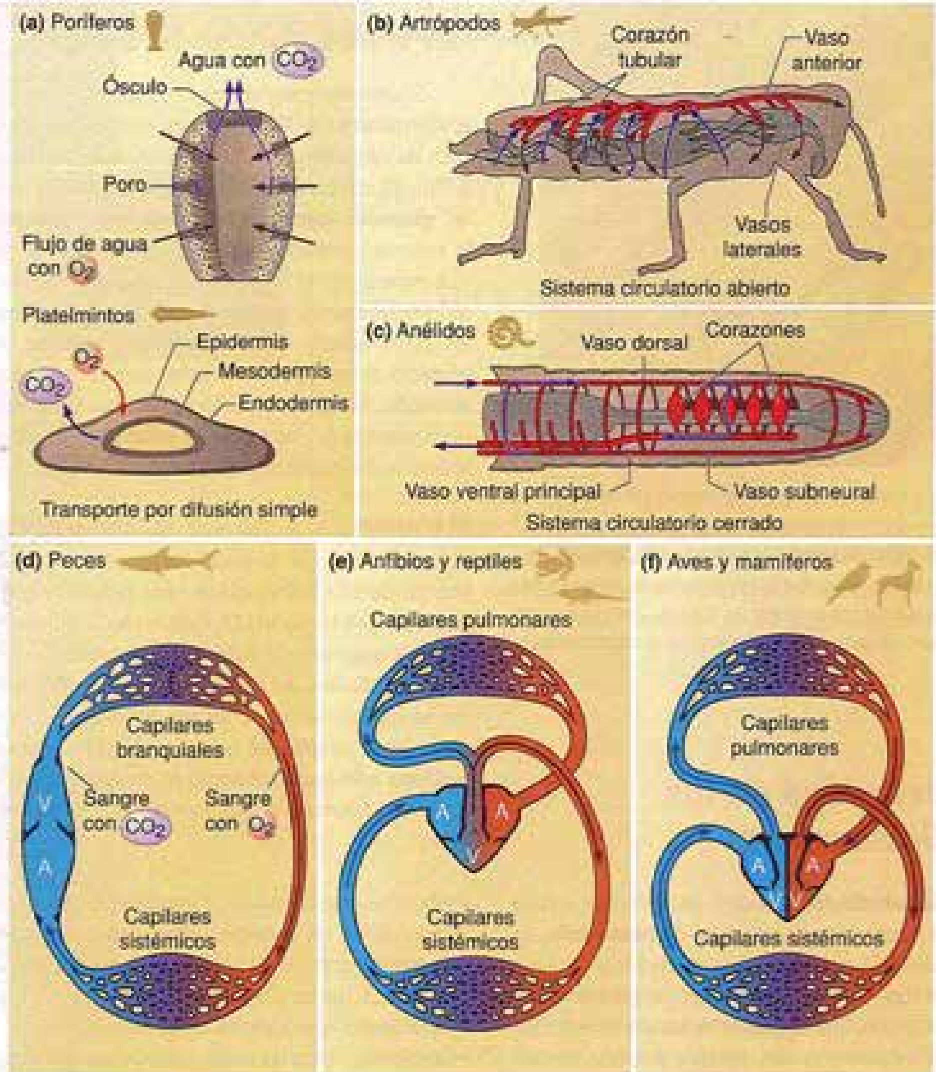


Fig. 36-2. DIVERSIDAD DE SISTEMAS CIRCULATORIOS. ***(a)*** *En animales como los esponjas y los planarias, no hay un sistema vascular diferenciado. Los gases, los nutrientes y las sustancias de desecho se intercambian entre las células y el exterior por difusión simple.* ***(b)*** *En otros, como los moluscos y los artrópodos, existe un sistema circulatorio abierto.* ***(c)*** *En la lombriz de tierra, el sistema circulatorio es cerrado. Los vasos longitudinales que corren a lo largo del cuerpo se ramifican en vasos menores y capilares. Varios pares de corazones impulsan la sangre hacia el vaso ventral y los vasos más pequeños recogen la sangre de los tejidos y la vierten en el vaso dorsal, que la dirige hacia adelante. Varias válvulas impiden que la sangre retroceda en su recorrido.* ***(d)*** *Peces. El corazón posee una aurícula (A) y un ventrículo (V). La sangre que bombea el ventrículo se dirige por la aorta ventral hacia las branquias, donde se oxigena. Los arcos aórticos que irrigan las branquias se reúnen luego en una aorta dorsal, que distribuye la sangre al resto de los tejidos; la sangre retorna finalmente a la aurícula, con lo que se constituye un circuito simple.* ***(e)*** *Anfibios y reptiles. Las aurículas (A) son dos cámaras separadas. La sangre rica en O_2 procedente de los pulmones ingresa en la aurícula izquierda, mientras que la sangre escasamente oxigenada que viene de los tejidos ingresa en la aurícula derecha. El ventrículo (V), a pesar de que carece de una división estructural, presenta poca mezcla de sangre. Desde el ventrículo, la sangre oxigenada es conducida hacia los tejidos al mismo tiempo que la sangre pobre en O_2 se dirige hacia los pulmones y, en los anfibios, también hacia la piel que complementa el intercambio gaseoso. Los cocodrilos y los lagartos poseen un corazón de cuatro cavidades, similar al de las aves y los mamíferos.* ***(f)*** *Aves y mamíferos. Tanto la aurícula (A) como el ventrículo (V) están divididos en dos cámaras separadas, de modo que hay dos corazones ("izquierdo" y "derecho"), uno que bombea la sangre pobre en oxígeno hacia los pulmones y el otro que bombea la sangre rica en O_2 hacia el resto de los tejidos. Obsérvese la disposición en serie de ambos circuitos, pulmonar y sistémico.*

Galería de imágenes

fero madura, expulsa su núcleo y sus mitocondrias, mientras que las demás estructuras celulares internas se desintegran. Casi todo el volumen del glóbulo rojo maduro consiste en hemoglobina, el pigmento al que se unen las moléculas de O_2. En humanos, hay alrededor de 5 millones de glóbulos rojos por milímetro cúbico de sangre (en varones 4,5-5 millones/mm^3 y en mujeres 4-4,5 millones/mm^3). Como los glóbulos rojos carecen de núcleo, no pueden sintetizar nuevas moléculas. Su lapso de vida es breve, de entre 120 y 130 días.

En este mismo momento, en nuestros cuerpos están muriendo glóbulos rojos a un ritmo de alrededor de 2 millones por segundo, pero son reemplazados por la formación, a igual ritmo, de nuevos glóbulos rojos en la médula ósea.

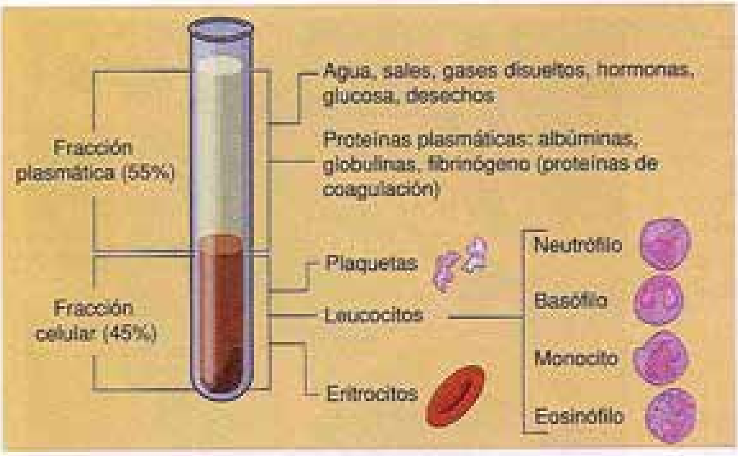


Fig. 36-3. COMPONENTES DE LA SANGRE. *Si se coloca un poco de sangre en un tubo de ensayo y se centrifuga, los componentes se separan de acuerdo con su densidad. Al cabo de algunos minutos se observan dos fases bien definidas: una de ellas –compacta y rojiza– se deposita en el fondo y ocupa alrededor del 45% del volumen total. Esta fase consiste mayoritariamente en células de la sangre, como los glóbulos rojos, y los glóbulos blancos y las plaquetas (que constituyen menos del 1% del volumen total). Por encima se encuentra una fase líquida de color amarillento, el plasma, que ocupa alrededor del 55% restante.*

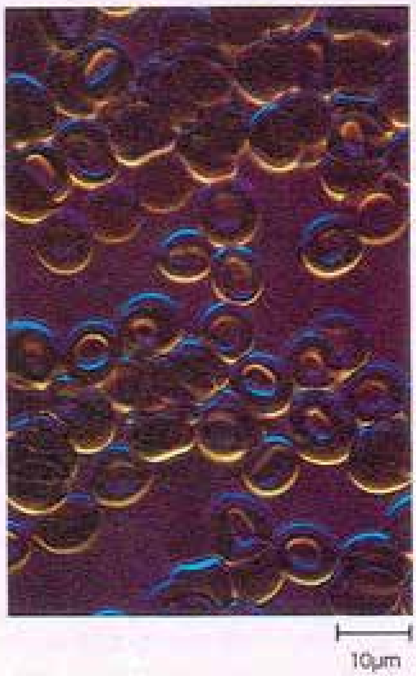


Fig. 36-4. GLÓBULOS ROJOS DE LOS VERTEBRADOS. *En los vertebrados, el O_2 es transportado en los glóbulos rojos, que se muestran aquí en una microfotografía electrónica de barrido. Los glóbulos rojos tienen entre 7 y 8 micrómetros de diámetro y son significativamente más grandes que algunos de los capilares más pequeños, que tienen sólo 5 micrómetros de diámetro. Su paso a través de los capilares es posible por su forma de "rosquilla" que posibilita sólo que se curven y se tuerzan, sino también que se plieguen. Esta forma, además, presenta una gran superficie en relación con su volumen, lo cual facilita la difusión del O_2 que se unirá a la hemoglobina (en los alvéolos pulmonares) o bien del O_2 que se liberará desde la hemoglobina e ingresará en los tejidos.*

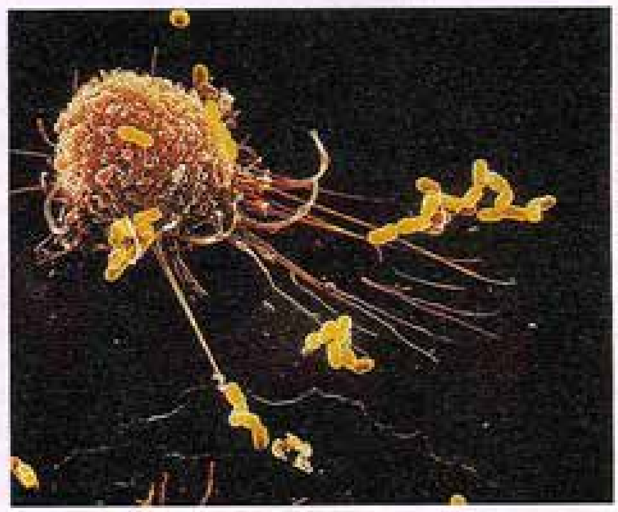


Fig. 36-5. UN LINFOCITO. *Microfotografía electrónica de barrido de un glóbulo blanco humano atrapando células bacterianas.*

Células de defensa: los glóbulos blancos

Los glóbulos blancos o **leucocitos** son células casi incoloras, sin hemoglobina, con núcleo y de mayor tamaño que los glóbulos rojos. Su función principal es la defensa del organismo contra virus, bacterias y partículas extrañas. A diferencia de los glóbulos rojos, los glóbulos blancos no están confinados dentro de los vasos sanguíneos, sino que pueden migrar al espacio intersticial. En el torrente sanguíneo toman una forma esférica, pero en los tejidos pueden aplanarse y moverse por medio de seudópodos, como las amebas; además, muchos glóbulos blancos realizan fagocitosis (fig. 36-5). Como se verá en el capítulo 40, ciertos tipos de glóbulos blancos desempeñan papeles centrales en la respuesta inmunitaria.

Los glóbulos blancos a menudo son destruidos durante el proceso de control de una infección. El pus que por lo común supura de las heridas de la piel está compuesto fundamentalmente por estas células muertas. Los nuevos glóbulos blancos que reemplazan a los que son destruidos se forman constantemente en el bazo, que forma parte del sistema inmunitario, en la médula ósea y en otros tejidos. En la sangre de nuestra especie hay entre 6.000 y 9.000 glóbulos blancos por milímetro cúbico. En la forma de cáncer conocida como leucemia, en la médula ósea se produce una proliferación aumentada de glóbulos blancos que son afuncionales o anormales; al mismo tiempo, disminuye la producción de las glóbulos blancos normales que protegen al organismo.

Participantes en la coagulación sanguínea: las plaquetas

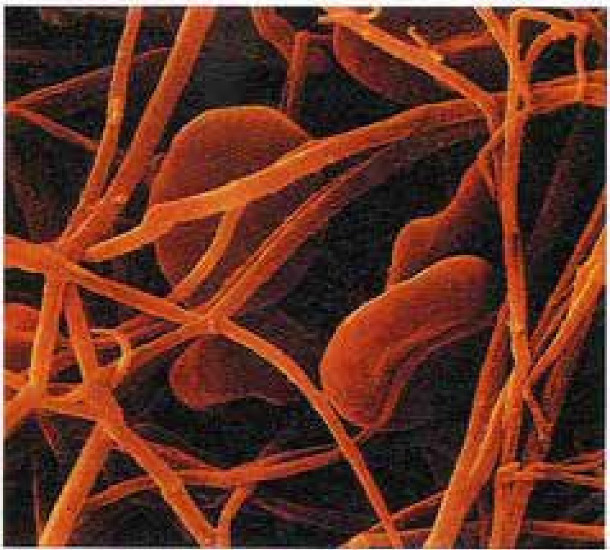
Las plaquetas, llamadas así porque se asemejan a placas pequeñas, son pequeños discos incoloros, fragmentos de células inusualmente grandes, los *megacariocitos*, que se encuentran en la médula ósea. Luego de su activación, las plaquetas adoptan una forma globular con seudópodos. Las plaquetas no contienen núcleos, pero tienen mitocondrias –lo que les permite el aprovisionamiento de ATP–, un retículo endoplasmático liso y numerosos gránulos donde se acumulan diversas sustancias. Las plaquetas inician la coagulación de la sangre y obturan roturas de los vasos sanguíneos.

La coagulación sanguínea

Cuando se rompe un vaso sanguíneo, se produce una hemorragia que disminuye el aporte de O_2 y nutrientes en el área afectada. Esto puede causar *necrosis* de la zona circundante a la lesión –la muerte de las células– y, en caso de que la pérdida de sangre sea importante, una caída de la presión sanguínea (véase pág. 705) que puede tener consecuencias graves para todo el organismo. Tanto en vertebrados como en invertebrados existen mecanismos que obturan la zona dañada y de ese modo evitan la pérdida de sangre.

En los invertebrados, esos mecanismos son relativamente sencillos: una contracción muscular de las paredes del cuerpo facilita el cierre de la herida, mientras que la aglutinación y posterior formación de una placa de células sanguíneas obtura la zona. El proceso de formación de esta placa o coágulo se denomina **coagulación**. En los vertebrados, como los mamíferos, este mecanismo es más complejo. Cuando un vaso sanguíneo se rompe, otros vasos de la zona afectada se contraen –*vasoconstricción*– y el aporte de sangre se reduce. Este proceso, que por sí solo resulta insuficiente, es reforzado por la formación de un coágulo. La coagulación de la sangre requiere plaquetas y por lo menos 15 factores de la coagulación que normalmente están presentes en el torrente sanguíneo, en las membranas de las plaquetas o de otros tipos celulares (fig. 36-6) (recuadro 36-1, *Fases de la coagulación*).

La hemofilia –que se caracteriza por la incapacidad de lograr una coagulación normal– es en realidad un grupo de enfermedades determinadas genéticamente que afectan la coagulación (véase cap. 16. Las enfermedades monogénicas ligadas al cromosoma X). En el tipo más común de hemofilia, los enfermos carecen de un factor particular de coagulación, el factor VIII. Habitualmente se trata con la administración de este mismo factor extraído de sangre normal. En la actualidad se están utilizando técnicas de DNA recombinante para producir el factor VIII, que entre otras ventajas evita el riesgo de adquirir infecciones por transfusión.



2,5 µm

Fig. 36-6. ETAPA TEMPRANA EN LA FORMACIÓN DE UN COÁGULO SANGUÍNEO DE MAMÍFERO. *Nótense las fibras, compuestas por una proteína conocida como fibrina, en las cuales se "enredan" los glóbulos rojos. Finalmente, cuando se completa el coágulo, se forma una barrera impenetrable que evita tanto la pérdida de líquidos vitales como la entrada de microorganismos infecciosos.*

Una bomba poderosa: el corazón

El corazón es un músculo con una enorme fuerza de contracción, que actúa como una verdadera bomba. Cuando el corazón se contrae, la cavidad interna se reduce, la presión de la sangre en su interior aumenta y la sangre es expulsada. Así, el corazón es una verdadera "máquina" de generar presión. Claro que para que esta presión se pueda traducir en un aporte adecuado de sangre requerido por los tejidos se necesita también velocidad y sincronización. Dicho de otro modo, las células musculares del corazón deben contraerse en forma ordenada y con cierta rapidez ante un estímulo. Como se puede observar en la figura 36-2, el corazón de los vertebrados está dividido en cámaras, las **aurículas** y los **ventrículos**. El número de cámaras varía en distintas especies. A medida que se complejiza el sistema circulatorio de los vertebrados, se puede observar una separación más completa entre la circulación que irriga los pulmones (*circulación pulmonar*) y la que abastece al resto del organismo (*circulación sistémica*).

El corazón humano

El corazón humano está separado en dos partes funcionalmente distintas, el "corazón derecho" y el "corazón izquierdo", cada uno provisto de una aurícula y un ventrículo comunicados entre sí. Este corazón de cuatro cámaras posee paredes constituidas predominantemente por músculo cardíaco, cuyas células se denominan *miocitos* (véase cap. 30, El músculo estriado). La sangre que retorna desde los tejidos corporales constituye el *retorno venoso* que penetra en la aurícula derecha a través de dos grandes venas, las **venas cavas** superior e inferior. Esta sangre (desoxigenada) es bombeada por el ventrículo derecho hacia el circuito pulmonar, mediante la arteria pulmonar. La sangre oxigenada que retorna de los pulmones ingresa en la aurícula izquierda por las venas pulmonares. Finalmente, el ventrículo izquierdo bombea la sangre que se oxigenó en los pulmones hacia la **arteria aorta**, que la distribuye a su vez por todo el circuito sistémico, incluido el sistema vascular coronario, que irriga al propio tejido cardíaco, y las arterias carótidas, que irrigan el cerebro y garantiza así la integridad de las células nerviosas. Ambas aurículas se contraen al mismo tiempo, y lo mismo ocurre con ambos ventrículos. En la figura 36-7 se muestra un diagrama del corazón humano y sus conexiones (fig. 36-7).

El corazón de todos los vertebrados posee válvulas que aseguran la circulación unidireccional de la sangre, que se abren o se cierran de acuerdo con la diferencia de presión sanguínea entre las cámaras y per-

Historia de la biología *Anatomía y fisiología - 180 a.C.*

Anatomía y fisiología - 1628 - 1660 - 1669

Recuadro 36-1

Fases de la coagulación

La coagulación se produce en dos etapas: la fase plaquetaria o hemostasis primaria y la fase de coagulación plasmática.

- *Fase plaquetaria.* Cuando se daña la capa celular que reviste la superficie interna de los vasos, denominada *endotelio*, las plaquetas se unen con moléculas de colágeno. Así se activan y experimentan cambios estructurales y bioquímicos profundos; liberan sustancias químicas que activan a otras plaquetas o producen vasoconstricción en el área dañada. Otras sustancias son responsables de la adhesión de las plaquetas entre sí y de la formación de una placa que obtura la herida.
- *Coagulación plasmática.* Se produce una cascada de reacciones en la cual el producto de cada paso actúa como catalizador para el paso siguiente y las moléculas que intervienen son utilizadas una y otra vez. El resultado es que, en cada paso de la serie, el número de moléculas aumenta en un proceso de amplificación. El endotelio libera el factor III que entra en contacto con elementos de la sangre y se inicia una compleja cascada de reacciones químicas. Como resultado, se activa una molécula llamada *tromboplastina*, que convierte a la *protrombina*, una proteína plasmática producida en el hígado, en la enzima trombina, que es su forma activa:

Tromboplastina
Protrombina → trombina
La trombina, a su vez, convierte el fibrinógeno en fibrina.
Trombina
Fibrinógeno → fibrina

Las moléculas de fibrina se aglutinan y forman una red insoluble en la cual se "enredan" los glóbulos rojos y las plaquetas. Así se forma un coágulo que luego se contrae y acerca los bordes de la herida.

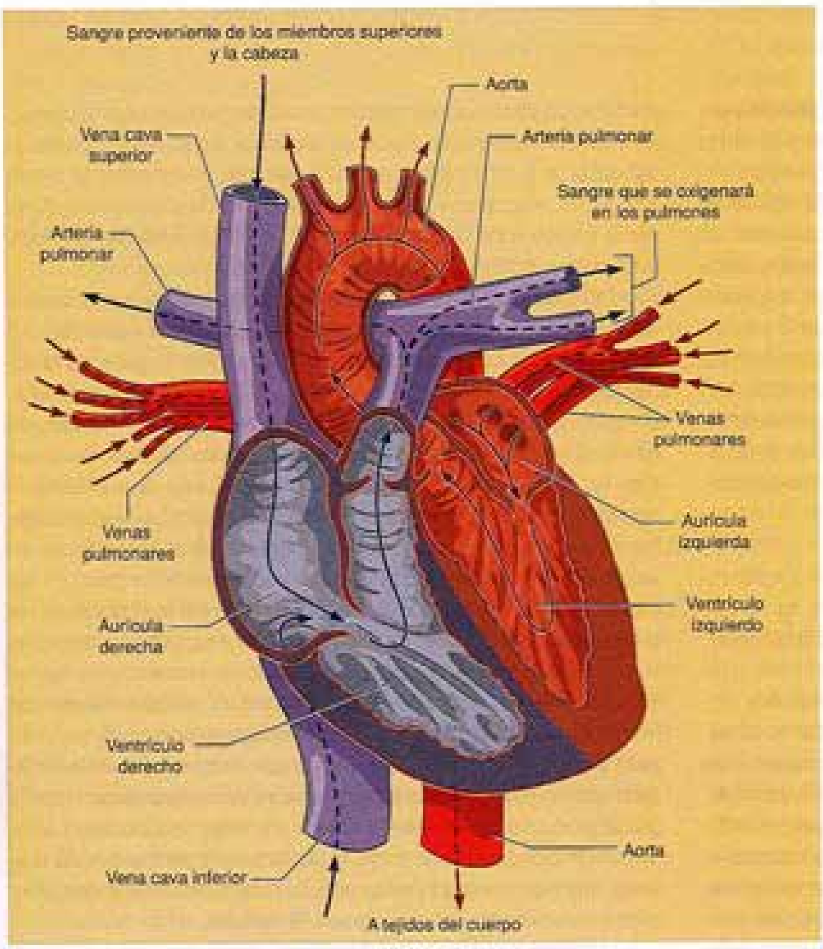


Fig. 36-7. EL CORAZÓN HUMANO. *La sangre que retorna de la circulación sistémica a través de las venas cavas superior e inferior ingresa en la aurícula derecha y luego en el ventrículo derecho, que la impulsa a través de las arterias pulmonares hacia los pulmones, donde se oxigena. La sangre de los pulmones ingresa en la aurícula izquierda mediante las venas pulmonares y posteriormente en el ventrículo izquierdo, que la envía por la aorta hacia los tejidos del cuerpo.*

www

Figura interactiva

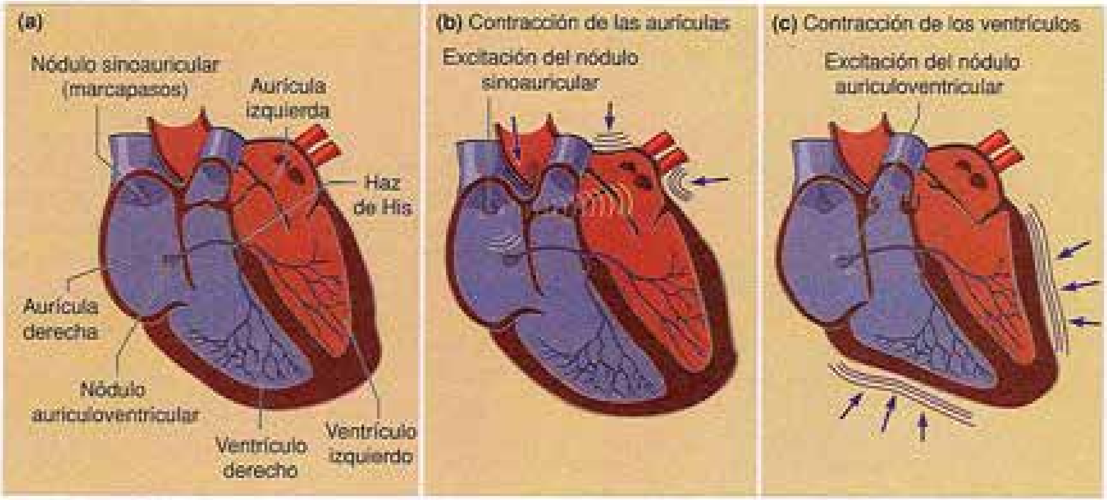


Fig. 36-8. EL LATIDO CARDÍACO. ***(a)*** *El latido de un corazón de mamífero está controlado por el nódulo sinoauricular, que impone el ritmo de la frecuencia cardíaca al actuar como un marcapasos.* ***(b)*** *La excitación nerviosa –potenciales de acción– se extiende desde el marcapasos a través de las células musculares de la aurícula y hace que ambas aurículas se contraigan casi simultáneamente.* ***(c)*** *Justo antes de que la onda de excitación alcance el nódulo auriculoventricular, la velocidad de conducción del impulso nervioso se enlentece, lo cual permite que ambos ventrículos se contraigan un tiempo después que las aurículas. Una vez que la estimulación alcanza este segundo nódulo, el impulso nervioso se conduce rápidamente hacia todas las células musculares del ventrículo mediante el haz de His y provoca la contracción casi simultánea de los ventrículos.*

miten o impiden el paso de sangre. Durante la contracción o **sístole ventricular**, la presión dentro del ventrículo izquierdo aumenta y la válvula ubicada entre el ventrículo y la arteria aorta (*válvula aórtica*) se abre, cerrándose la correspondiente válvula auriculoventricular (*válvula mitral*). Durante la relajación o **diástole ventricular**, la baja presión del ventrículo produce el cierre de la válvula aórtica y evita así el reflujo de sangre desde la aorta; esta baja presión ventricular permite al mismo tiempo la apertura de la válvula mitral y el consiguiente ingreso de sangre desde la aurícula. Un proceso similar se verifica en el lado derecho del corazón, si bien las conexiones vasculares y las válvulas involucradas son diferentes. El daño de estas válvulas puede acarrear trastornos serios, como ocurre en la fiebre reumática humana, en la cual la sangre en retroceso a través de la válvula defectuosa produce el ruido que se caracteriza como "soplo cardíaco".

El latido cardíaco

El **latido** del corazón de mamífero está controlado por una región especializada de la aurícula derecha, el *nódulo sinoauricular* (fig. 36-8a), formado por células musculares cardíacas modificadas, que producen potenciales de acción (véase cap. 31, El potencial de membrana y las señales eléctricas) de manera espontánea y rítmica. Los impulsos nerviosos así producidos se conducen con rapidez hacia el resto de las células musculares auriculares, a través de las uniones comunicantes (véase cap. 30, cuadro 30-1) que conectan el citoplasma de los miocitos contiguos. De esta manera, el nódulo sinoauricular impone el ritmo cardíaco al actuar como un *marcapasos*. Un segundo marcapasos, el *nódulo auriculoventricular*, controla la contracción ventricular por mecanismos similares a los mencionados para el nódulo sinoauricular, pero que normalmente se encuentra subordinado a este último. En la conexión con el nódulo auriculoventricular (fig. 36-8b), la velocidad de conducción de los impulsos nerviosos se enlentece, lo cual permite que terminen de contraerse las aurículas, antes de que comience la contracción o sístole ventricular. De esta manera se logra una sincronización adecuada de la contracción alternada de aurículas y ventrículos. La disfunción de los marcapasos cardíacos puede en muchos casos remediarse con la incorporación de marcapasos artificiales, que regularizan el ritmo y la sincronización de la contracción cardíaca.

La regulación nerviosa del latido cardíaco es ejercida por el sistema nervioso autónomo, tanto simpático como parasimpático (véase cap. 31, Sistema nervioso autónomo: simpático y parasimpático), que actúa principalmente sobre los nódulos marcapasos. Las fibras simpáticas estimulan el nódulo sinoauricular y así la frecuencia cardíaca aumenta, mientras que las fibras parasimpáticas lo inhiben y la frecuencia cardíaca disminuye (fig. 36-9). Por medio de la estimulación simpática de la médula suprarrenal, se secreta adrenalina a la sangre (véase cap. 34, Médula suprarrenal: adrenalina y noradrenalina). Esta hormona, cuya concentración en sangre aumenta en casos como el síndrome de estrés, es capaz de aumentar tanto la frecuencia de contracción como la fuerza desarrollada por el ventrículo. Finalmente, el corazón muestra una capacidad notable para autorregular la cantidad de sangre que eyecta, con independencia de factores nerviosos u hormonales: el músculo cardíaco puede contraerse con más intensidad y velocidad en la medida en que se encuentre más elongado. Durante el ejercicio intenso, por ejemplo, la contracción de los músculos que hacen progresar la sangre en las venas está aumentada, con lo que se produce un retorno venoso mayor. Los ventrículos, entonces, se llenan con mayor cantidad de sangre y, por lo tanto, el músculo de las cavidades está más elongado y se contrae con más fuerza y velocidad: el resultado es un incremento del volumen de eyección.

El volumen de sangre bombeado por el corazón en un minuto se denomina **gasto cardíaco**. Un aumento del gasto cardíaco puede deberse a un aumento de la frecuencia cardíaca, del volumen de eyección

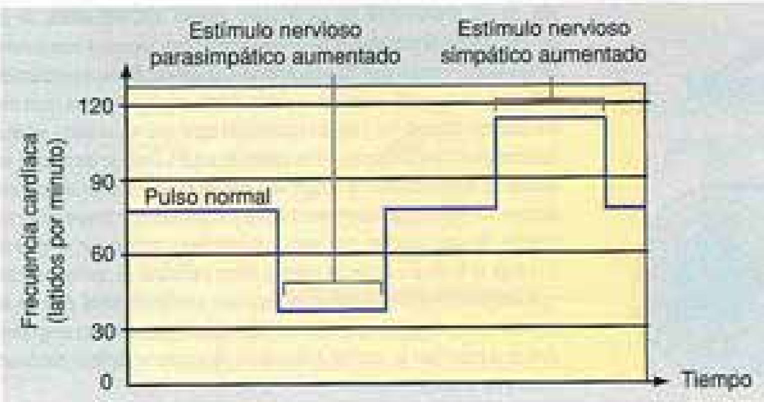


Fig. 36-9. Regulación autónoma de la frecuencia del latido cardíaco. *Un aumento en la estimulación del sistema nervioso simpático causa un aumento en la frecuencia cardíaca, mientras que un aumento en la estimulación del sistema nervioso parasimpático disminuye la frecuencia cardíaca. Sin embargo, si en un animal en reposo se suprimiesen las vías simpáticas, no habría un efecto significativo sobre la frecuencia del corazón. Por el contrario, la supresión de las vías parasimpáticas que inervan el corazón produciría un aumento significativo de esta frecuencia, aun durante el reposo, lo cual indica la existencia de una descarga o tono parasimpático basal sobre el corazón.*

o de ambos factores. Frente a variaciones en la necesidad de aporte sanguíneo a los tejidos, el gasto cardíaco puede modificarse por acción nerviosa, hormonal o por un control intrínseco del corazón ligado al retorno venoso, tal como se describió en los párrafos anteriores. Dado que ambos circuitos (pulmonar y sistémico) se encuentran dispuestos en *serie* (véase fig. 36-2e), el gasto cardíaco de uno y otro ventrículo debe necesariamente ser el mismo. Extendiendo este concepto a la totalidad del circuito circulatorio cerrado, puede decirse que el *flujo sanguíneo* (volumen de sangre que circula por minuto) es el mismo en cualquier tramo del circuito que se considere. Este flujo es impuesto por el corazón.

En condiciones de reposo, el corazón late 72 veces por minuto y eyecta, con cada latido, 0,07 litros de sangre a través de la aorta. Por lo tanto, el gasto cardíaco es de 5 litros por minuto.

El corazón como órgano secretor

Los primeros estudios sobre el corazón se centraron en su función de bomba. Sin embargo, a partir del notable desarrollo de la instrumentación biológica, de técnicas bioquímicas y de biología molecular, se puso en evidencia que el corazón también produce hormonas y enzimas que regulan su propio funcionamiento y el de otros órganos.

Las sustancias secretadas por el corazón pueden tener efectos sobre las mismas células que las producen (acción autocrina), sobre las células vecinas (acción paracrina) o sobre otros órganos (acción endocrina). Entre estas sustancias se encuentran:

- La **angiotensina II**, un agente vasoconstrictor (véase cap. 39, Control endocrino de la función renal) que, cuando circula disuelto en el plasma, aumenta la presión sanguínea.
- El **óxido nítrico**, un neurotransmisor presente en diversos tejidos. El óxido nítrico es sintetizado por las células endoteliales (véase pág. 708) del corazón. Afecta al músculo liso de los vasos adyacentes al generar vasodilatación local, pero también relaja al músculo cardíaco al actuar directamente sobre los miocitos vecinos.
- El **factor natriurético auricular**, una proteína que se produce principalmente en los miocitos de las aurículas y que se secreta ante la distensión de las paredes de la aurícula producida por un aumento del volumen sanguíneo. La secreción de esta hormona aumenta la excreción de agua (diuresis) y de sodio (natriuresis). Como resultado, el volumen sanguíneo (volemia) disminuye.

WWW **Historia de la biología** *Anatomía y fisiología - 1980*

Los vasos sanguíneos

En el esquema general del sistema cardiovascular, la sangre abandona el corazón por las **arterias** grandes, hasta llegar a arterias ramificadas más pequeñas; luego pasa a arterias aún más delgadas –las **arteriolas**– y, finalmente, a redes de vasos de menor diámetro, los **capilares**. Desde los capilares, la sangre continúa por venas pequeñas de mayor diámetro –las **vénulas**–, y luego por **venas** más grandes hasta retornar al corazón. Las arterias, las venas y los capilares difieren en su diámetro y en la estructura de sus paredes. Las arterias poseen una pared muscular gruesa y elástica, apta para resistir y mantener la presión sanguínea, mientras que las venas poseen una pared más delgada y distensible, de modo que estos vasos presentan baja resistencia pero elevada capacidad para actuar como reservorios de sangre (figs. 36-10 y 36-11).

WWW **Historia de la biología** *Anatomía y fisiología - Siglo IV a.C*

En la circulación sistémica existen varios sistemas en los cuales la sangre fluye a lo largo de dos lechos capilares distintos, conectados entre sí por venas o por arterias, antes de ingresar en las venas grandes por las que retornan al corazón. Estos sistemas se denominan *sistemas porta*. Por ejemplo, por intermedio del sistema porta hepático, la sangre venosa que fluye por los capilares del tubo digestivo es desviada hacia del hígado por intermedio de la vena porta hepática. Luego circula por una segunda red de capilares (hepáticos) antes de vaciarse en la vena cava inferior. Así, los productos de la digestión son procesados de un modo directo por el hígado. El hígado también recibe sangre recién oxigenada directamente de una arteria principal, la arteria hepática.

Presión sanguínea y perfusión

La contracción de los ventrículos del corazón impulsa la sangre hacia las arterias con una fuerza considerable. La **presión sanguínea** es una medida de la fuerza por unidad de área con que la sangre empuja las paredes de los vasos sanguíneos. La presión habitualmente se mide en la arteria del brazo. La presión sanguínea normal de un adulto joven en general es de 120 milímetros de mercurio (120 mm Hg) cuando los ventrículos alcanzan su contracción máxima (presión sanguínea sistólica) y de 80 mm Hg cuando los ventrículos se relajan (presión diastólica). Estos valores se expresan como una presión sanguínea de 120/80. La presión se genera por la acción de bombeo del corazón y cambia con la frecuencia y la fuerza de contracción cardíacas. La resis-

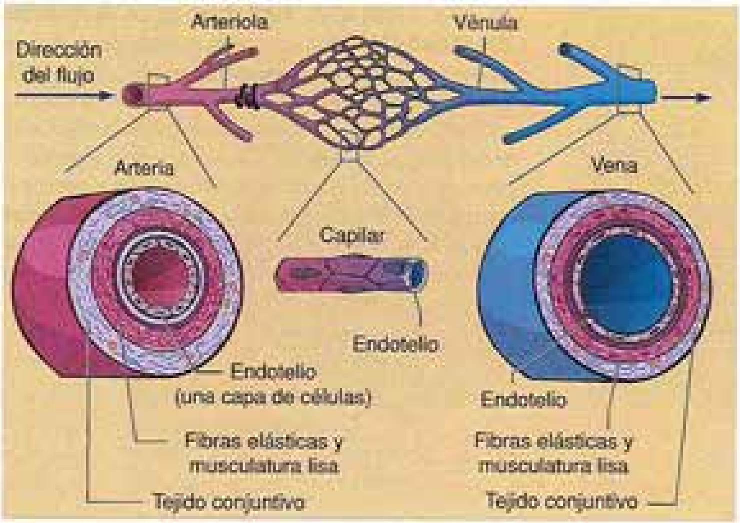


Fig. 36-10. ANATOMÍA DE ARTERIAS, VENAS Y CAPILARES. *De los tres tipos de vasos, las arterias tienen las paredes más gruesas y más fuertes, constituidas por tres capas. La capa interna, o endotelio, forma el revestimiento interno de los vasos y está en contacto directo con la sangre; la capa media contiene músculo liso y tejidos elásticos; la capa externa, también elástica, está constituida por colágeno y otros tejidos de sostén. Dada su elasticidad, las arterias se estiran cuando la sangre se vierte en ellas, al mismo tiempo que oponen una resistencia importante a la presión que ejerce la sangre sobre sus paredes. En otras palabras, son vasos que mantienen presión. Las paredes de las venas, al igual que las de las arterias, tienen tres capas de tejidos, pero son más delgadas y menos elásticas, es decir, son más distensibles. Esto no les permite mantener presión, pero pueden albergar un gran volumen sanguíneo. Ésta es la razón por la cual las extracciones de sangre se realizan punzando venas y no arterias.*

tencia que los vasos oponen al paso de la sangre, en particular las arterias elásticas, constituye un segundo factor determinante de la presión sanguínea. La presión sanguínea es máxima en la aorta y mínima en la grandes venas que retornan la sangre al corazón (fig. 36-12). El volumen circulante de sangre, que se regula principalmente en los riñones, es un tercer factor relevante que determina la presión.

La resistencia vascular depende, por un lado, de la viscosidad de la sangre y, por otro, del diámetro de los vasos sanguíneos. Cuando el músculo liso de las arteriolas se contrae, su luz disminuye y, por lo tanto, también disminuye el flujo hacia el lecho capilar que alimenta. A la inversa, cuando el músculo liso se relaja, la arteriola aumenta su luz (vasodilatación) y el flujo de sangre a los capilares aumenta. Estos músculos lisos reciben inervación autonómica (principalmente del sistema simpático) y se encuentran también afectados por las hormonas adrenalina y noradrenalina y, como ya mencionamos, por el óxido nítrico producido en el endotelio vascular (véase fig. 36-10), la angiotensina II y otras hormonas o sustancias producidas localmente en los tejidos.

Mediante la constricción y/o la dilatación selectiva de las arteriolas se regula la perfusión a distintos tejidos y, de este modo, la provisión de O_2 y nutrientes según los requerimientos variables del animal. Por ejemplo, el flujo de sangre hacia el músculo esquelético se incrementa durante el ejercicio, el flujo al estómago y a los intestinos aumenta durante la digestión y el flujo a través de la piel se incrementa a temperaturas altas y disminuye a temperaturas bajas, permitiendo el intercambio de calor. En cambio, el flujo de sangre al cerebro es constante. Esto es de particular importancia debido a que la gran sensibilidad de las células cerebrales a una disminución de los niveles sanguíneos de O_2 y de glucosa constituye un aspecto crítico. Ciertas manifestaciones psicológicas también influyen sobre la vasoconstricción y la dilatación y, de esta manera, sobre la distribución del flujo de sangre. Ejemplos familiares son ruborizarse por vergüenza, palidecer de miedo, experimentar dolor en el pecho y en el brazo izquierdo desencadenados por la emoción *(angina pectoris)* y la erección del pene o del clítoris como resultado de estímulos eróticos.

Las venas, con sus paredes delgadas y sus diámetros relativamente grandes, ofrecen poca resistencia al flujo sanguíneo, de manera que almacenan una cantidad importante de sangre. Las válvulas de las venas evitan el reflujo de sangre (fig. 36-13). El retorno de sangre venosa al corazón es intensificado por las contracciones de los músculos esqueléticos de las extremidades. Cuando una persona camina, los músculos de las piernas comprimen las venas que yacen entre los músculos que se contraen. La presión dentro de las venas se eleva y se incrementa el flujo. La edad avanzada o la permanencia prolongada en posición de pie provocan la distensión anormal de las paredes venosas, que aumenta el diámetro de las venas y en consecuencia el cierre de las válvulas se torna defectuoso. De esta manera, el trabajo de los músculos de la pierna pierde eficacia y se produce una acumulación de sangre en las venas, cuyo diámetro aumenta aún más y genera la aparición de *várices*. El consecuente aumento de la presión venosa desequilibra los intercambios de plasma a nivel capilar, lo cual puede originar edemas (las características piernas de las personas con várices, inflamadas, con callosidades y úlceras).



Fig. 36-11. VENAS Y ARTERIAS. *En este corte de tejido conjuntivo, se observa una vena de tamaño medio y una arteria más pequeña que se puede identificar por su pared muscular gruesa.*

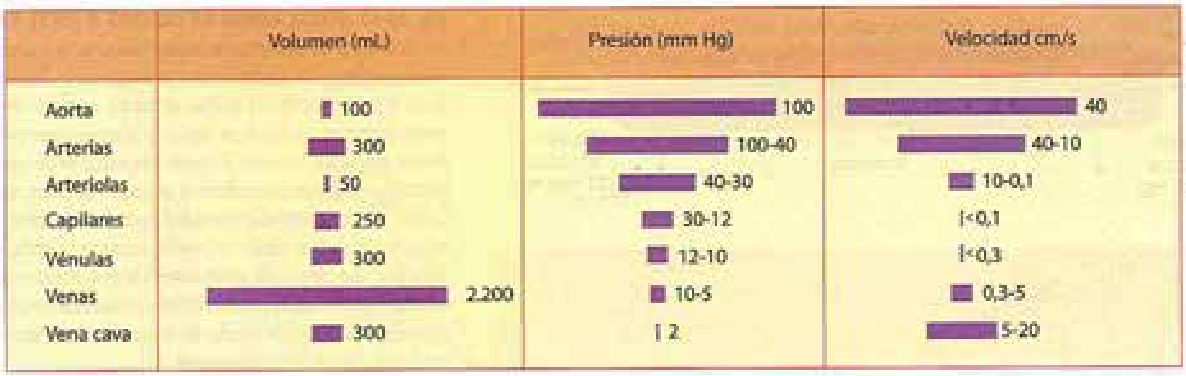


Fig. 36-12 VOLUMEN, PRESIÓN Y VELOCIDAD DE LA SANGRE EN CADA TRAMO DEL SISTEMA CIRCULATORIO HUMANO (CIRCUITO SISTÉMICO). *Al ser distensibles, las venas constituyen el mayor "depósito" de sangre del circuito. La mayor presión se verifica a la salida del corazón, es decir, en la aorta; la presión mínima se registra en las venas que retornan la sangre al corazón. La acción de la bomba cardíaca cierra el ciclo, recomponiendo la presión perdida a lo largo de los diferentes vasos. La velocidad del flujo sanguíneo depende inversamente del área transversal conjunta que se verifica en cada tramo del circuito; es mínima en los capilares, cuyo número es inmenso.*

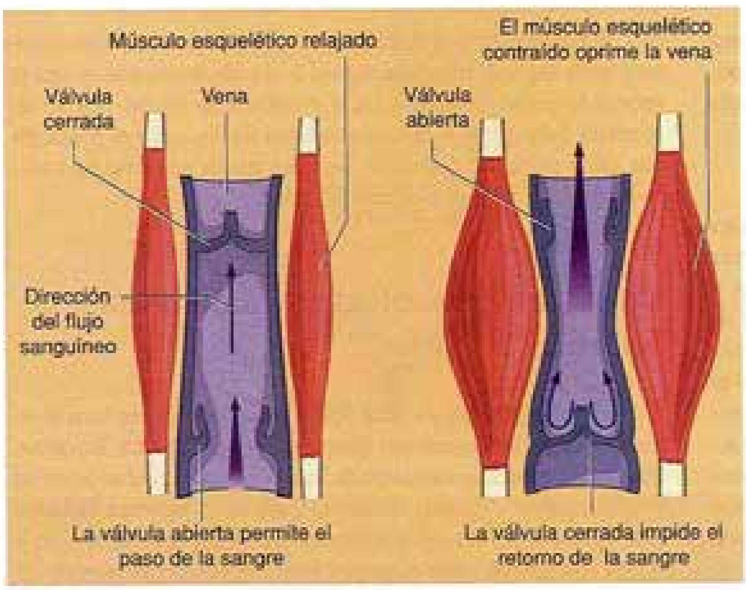


Fig. 36-13. VÁLVULAS DEL SISTEMA VENOSO. *Cuando los músculos esqueléticos se contraen, también se acortan y se ensanchan. Como consecuencia, las venas que corren entre ellos se comprimen. La mayor presión que se produce en su interior ayuda a impulsar la sangre de regreso al corazón. Las válvulas situadas a intervalos dentro del sistema venoso se abren y permiten el movimiento de la sangre hacia el corazón (válvula superior) y se cierran evitando el retroceso (válvula inferior).*

WWW **Historia de la biología** *Anatomía y fisiología - 1603*

El centro de regulación cardiovascular

La actividad de los nervios que controlan al músculo liso de los vasos sanguíneos junto con la actividad nerviosa que regula el ritmo cardíaco y la potencia del latido está coordinada por el **centro de regulación cardiovascular**. Este centro está localizado en el bulbo, una parte pequeña del encéfalo que se continúa con la médula espinal (véase cap. 33, fig. 33-3). Este control tiende a mantener en equilibrio la presión sanguínea y el grado de perfusión a los distintos tejidos. Los barorreceptores (receptores de presión) detectan el estiramiento de las paredes de los vasos sanguíneos, que es consecuencia de las diferentes presiones sanguíneas en su interior. Estos receptores se encuentran principalmente en las arterias carótidas, la aorta, las venas cavas y el corazón. En los mismos vasos se ubican también quimiorreceptores sensibles a cambios en la concentración de O_2 y CO_2 de la sangre, así como a variaciones en el pH sanguíneo. El centro de regulación cardiovascular recibe e integra información a partir de los dos tipos de receptores y desencadena una respuesta de tipo refleja. Los órganos efectores del reflejo son el corazón y los vasos sanguíneos. Esta respuesta tiende a normalizar las alteraciones de la presión sanguínea así como los niveles de O_2, CO_2 y pH, habitualmente por mecanismos de control por retroalimentación negativa. Así, cuando la presión desciende, la actividad del corazón aumenta y los vasos san-

Galería de imágenes

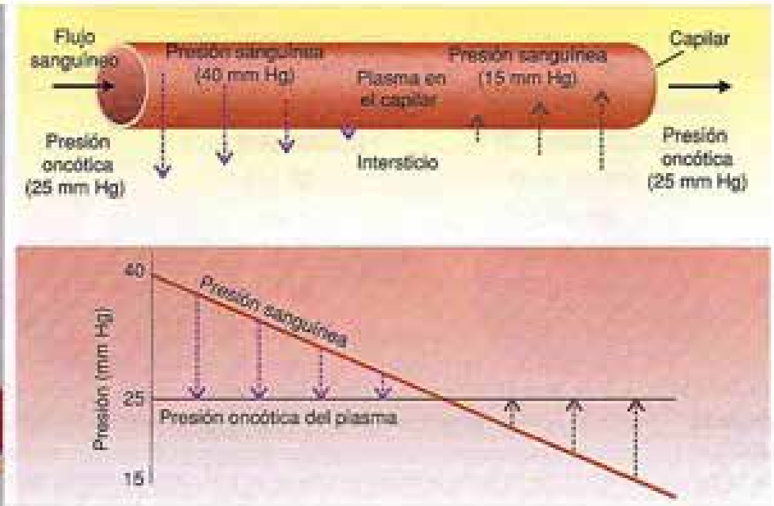


Fig. 36-14. INTERCAMBIO DE LÍQUIDO A NIVEL CAPILAR. *En los capilares, el balance entre la presión sanguínea y la presión oncótica genera un pasaje de líquido desde el plasma hasta el intersticio y viceversa. En el gráfico, las flechas en línea de puntos indican la diferencia entre ambas presiones. La pared del capilar es selectivamente permeable y la presión sanguínea hace salir el líquido plasmático de los capilares por filtración. Las proteínas plasmáticas de alto peso molecular, retenidas en el capilar, generan una presión osmótica (oncótica) virtualmente constante a lo largo de todo el capilar. La presión sanguínea disminuye a lo largo del tubo y, cuando su valor es menor que el de la presión oncótica, se invierte el flujo del líquido plasmático, que comienza a reingresar desde el intersticio hacia la luz del capilar. En la mayoría de los capilares se intercambia un 2% del plasma circulante.*

guíneos se contraen, lo cual eleva la presión sanguínea hasta su valor normal. A la inversa, cuando la presión se eleva, la actividad del corazón disminuye y los vasos sanguíneos se dilatan y, en consecuencia, disminuye la presión alterada.

Los capilares y la difusión de sustancias

Los capilares son el principal sitio de intercambio de sustancias entre la sangre y los tejidos debido a que tienen paredes extremadamente delgadas, constituidas por una sola capa de células, que forman el **endotelio**. La luz de los capilares también es muy pequeña: en los más finos es apenas del tamaño suficiente para que los glóbulos rojos retorcidos y plegados puedan desplazarse en su interior. La densidad de los capilares es muy elevada. Así, no hay célula en el cuerpo humano que esté a más de 130 micrómetros de un capilar, una distancia lo suficientemente pequeña para la difusión eficiente del O_2, el CO_2, iones, hormonas y otras sustancias disueltas de bajo peso molecular que se intercambian libremente por difusión (véase cap. 3, La difusión a través de una membrana: una consecuencia del movimiento al azar) entre el plasma y los tejidos circundantes. Si bien el flujo sanguíneo es constante a lo largo del circuito, su velocidad es mínima en los capilares, lo que permite que la difusión de diferentes sustancias se produzca eficientemente (véase fig. 36-12). El área transversal de un solo capilar es mínima, pero el área transversal conjunta, resultante de la suma de las áreas de los numerosísimos capilares dispuestos en paralelo, es la mayor de todo el sistema circulatorio. Así, el flujo de sangre se enlentece en los capilares.

Además, la presión sanguínea dentro de los capilares produce una salida de líquido plasmático por filtración a través del endotelio hacia los tejidos. A diferencia de otros solutos que atraviesan libremente la pared capilar, las proteínas, debido a su gran tamaño, quedan retenidas en el interior de los vasos y ejercen la denominada *presión oncótica*. La presión oncótica es la presión osmótica creada por proteínas y otras moléculas retenidas en el sistema vascular y genera un movimiento de líquido desde los tejidos hacia el interior de los capilares, es decir, en sentido opuesto al movimiento generado por la presión sanguínea. En la primera mitad del capilar, la presión sanguínea es superior a la oncótica y, en consecuencia, el fluido sale de los capilares a través del endotelio; en la segunda mitad del capilar, la relación se invierte: el líquido retoma del espacio intersticial hacia el capilar (fig. 36-14). Sin las proteínas del plasma, la presión sanguínea en los capilares provocaría una salida de líquido plasmático hacia los tejidos que ninguna fuerza haría reingresar y así se produciría un edema.

Un sistema recolector: el sistema linfático

No todo el líquido plasmático filtrado desde los capilares hacia el espacio intersticial se recupera por efecto de la presión oncótica. En los vertebrados tetrápodos, el excedente de líquido, así como algunas proteínas filtradas, retoman al sistema circulatorio mediante el **sistema linfático** (fig. 36-15). En el sistema linfático, como en el venoso, los vasos que forman la red se agrandan progresivamente. Los vasos más grandes son semejantes a las venas en su estructura: presentan una capa de músculo liso que les permite contraerse y un sistema de válvulas que asegura el tránsito del líquido en un solo sentido. Los vasos más pequeños no tienen pared muscular y se asemejan a los capilares sanguíneos.

Existe una diferencia importante entre este sistema y el sistema venoso: los capilares linfáticos son conductos ciegos, sin salida, que se ubican en el espacio intercelular y no forman parte de un circuito continuo. El líquido intersticial se infiltra en los capilares linfáticos, donde la presión es muy baja, y desde ahí viaja a los conductos linfáticos más grandes que finalmente se vacían en las dos venas subclavias –situadas debajo de las dos clavículas– que a su vez se vacían en la vena cava superior. El líquido que transporta el sistema linfático se conoce como **linfa**. Como se verá en el capítulo 37, la linfa es además el medio por el cual las grasas absorbidas en el tubo digestivo se transportan al torrente sanguíneo.

Algunos vertebrados no mamíferos (como en el caso de muchos anfibios) poseen "corazones linfáticos" capaces de propulsar la linfa. En los mamíferos, la linfa se mueve por la contracción de los vasos linfáticos y por la acción de los músculos del cuerpo.

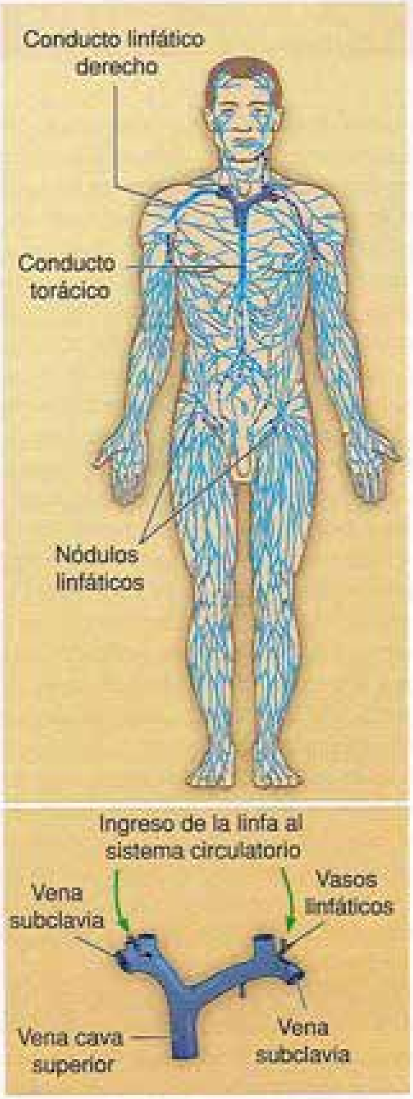


Fig. 36-15. EL SISTEMA LINFÁTICO HUMANO. *El sistema linfático humano está formado por una red de vasos linfáticos y nódulos linfáticos. La linfa reingresa en el torrente sanguíneo mediante el conducto torácico, que se vacía en la vena subclavia izquierda, y mediante el conducto linfático derecho, que se vacía en la vena subclavia derecha. Estas dos venas se vacían en la vena cava superior.*

Galería de imágenes

Recuadro 36-2

Las enfermedades del corazón y de los vasos sanguíneos

C/S

Las enfermedades cardiovasculares incluyen varias afecciones del aparato circulatorio, entre ellas: 1) la *enfermedad isquémica del corazón*, causada por una irrigación insuficiente a un sector del corazón; como consecuencia, las células del área afectada mueren y se produce un infarto; 2) el *accidente cerebrovascular* (ACV), causado por la disminución brusca de la irrigación cerebral como resultado de un trombo, un émbolo o del estallido de un vaso sanguíneo en el cerebro y 3) la *enfermedad hipertensiva*, en la cual la presión arterial, crónicamente elevada, somete a esfuerzo adicional a las paredes arteriales y aumenta las posibilidades de embolia. Estas enfermedades están íntimamente asociadas con factores de riesgo como el tabaquismo, la hipertensión, el exceso de peso, el sedentarismo, el exceso de colesterol en la sangre y la diabetes. El verdadero papel del estrés como factor de riesgo está en discusión. Actualmente, la tendencia a la disminución de las tasas de mortalidad prematura por enfermedades cardiovasculares que se registra en varios países se atribuye, cada vez más, a un mejor conocimiento de estos factores y a las acciones para su prevención y control. Sin embargo, pese a estos datos alentadores, las muertes por enfermedades cardiovasculares aumentaron en todas las sociedades.

Los **nódulos** o **ganglios linfáticos** son masas de tejido esponjoso distribuidas en todo el sistema linfático. Son los sitios de proliferación de los linfocitos –glóbulos blancos especializados que son efectores de la respuesta inmunitaria (véase cap. 40)–. En estos ganglios se eliminan, además, los restos celulares y las partículas extrañas de la linfa antes de que penetren en la sangre. La eliminación de los desechos químicos, sin embargo, requiere el procesamiento de la propia sangre, función que realizan los riñones, como veremos en el capítulo 39 (recuadro 36-2, *Las enfermedades del corazón y de los vasos sanguíneos*).

En síntesis

Evolución y diversidad de los sistemas cardiovasculares

1. Los sistemas cardiovasculares consisten en una red de conductos por los cuales circula un líquido (hemolinfa en los invertebrados; sangre en los vertebrados) y una o varias bombas (corazones) que generan el trabajo necesario para la circulación.
2. Los animales pequeños y sencillos no presentan un sistema vascular diferenciado. Los animales más complejos, como los moluscos y los artrópodos, tienen un sistema circulatorio abierto donde la sangre forma "lagunas" (hemocele). El sistema circulatorio cerrado aparece en los anélidos. Los peces poseen un circuito de circulación simple con un corazón de dos cavidades; los vertebrados de respiración aérea tienen un circuito doble, formado por un circuito sistémico y otro respiratorio, con un corazón de tres o cuatro cavidades.

Un tejido fluido: la sangre

3. Algo más del 50% del volumen de la sangre humana corresponde al plasma; el resto son células (glóbulos rojos, glóbulos blancos y plaquetas) que en conjunto constituyen el hematocrito. El 90% del plasma es agua, el resto son nutrientes, sustancias de desecho, sales y proteínas plasmáticas (albúmina, fibrinógeno y globulinas). Las sales, las proteínas y la hemoglobina mantienen la constancia del pH sanguíneo.
4. En el embrión, las células de la sangre se forman en el hígado y en el bazo; luego del nacimiento se sintetizan en la médula ósea (excepto los linfocitos). Todas las células se originan a partir de células madre. Los glóbulos rojos o eritrocitos carecen de estructuras celulares y contienen casi exclusivamente hemoglobina, pigmento al que se une el oxígeno. Los glóbulos blancos o leucocitos participan en la defensa contra virus, bacterias y partículas extrañas. Las plaquetas son fragmentos de células inusualmente grandes, no contienen núcleos y participan en la coagulación de la sangre y la obturación de roturas en los vasos sanguíneos.
5. En los invertebrados, la coagulación se produce cuando se contraen los músculos de las paredes del cuerpo y una placa de células sanguíneas obtura la zona. En los vertebrados, los vasos de la zona afectada se contraen y el aporte de sangre se reduce, luego se forma un coágulo. En el proceso de coagulación participan las plaquetas y alrededor de quince factores. La hemofilia, trastorno en el que está impedida una coagulación normal, es de origen genético. La forma más común de esta enfermedad se debe a la ausencia del factor VIII de la coagulación.

Una bomba poderosa: el corazón

6. El corazón es un músculo con una enorme fuerza de contracción, que actúa como una verdadera bomba. Cuando se contrae, la cavidad interna se reduce, la presión sanguínea aumenta y la sangre es expulsada. El corazón de los vertebrados está dividido en cámaras: las aurículas y los ventrículos.
7. El corazón humano está separado en dos partes funcionalmente distintas, el "corazón derecho" y el "corazón izquierdo", cada uno provisto de una aurícula y un ventrículo comunicados entre sí. Sus paredes están formadas por tejido muscular cardíaco. La sangre desoxigenada, que proviene de los tejidos corporales, ingresa en la aurícula derecha a través de las venas cavas superior e inferior, luego pasa al ventrículo derecho y es bombeada al circuito pulmonar a través de la arteria pulmonar. La sangre oxigenada, que proviene de los pulmones, ingresa en la aurícula izquierda a través de las venas pulmonares, pasa al ventrículo izquierdo y es bombeada hacia el circuito sistémico a través de la arteria aorta. Ambas aurículas se contraen en forma simultánea y lo mismo ocurre con ambos ventrículos.
8. El corazón de todos los vertebrados posee válvulas que garantizan la circulación unidireccional de la sangre y se abren o se cierran debido a la diferencia de presión entre las cámaras. Durante la contracción o sístole ventricular, se abre la válvula ubicada entre el ventrículo y la arteria aorta (válvula aórtica) y se cierra la correspondiente válvula auriculoventricular (válvula mitral). Durante la relajación o diástole ventricular, la válvula aórtica se cierra y la mitral se abre. Un proceso similar se verifica en el lado derecho del corazón, pero las conexiones vasculares y las válvulas involucradas son diferentes.
9. El latido del corazón de los mamíferos está controlado por una región especializada de la aurícula derecha, el nódulo sinoauricular. Este nódulo está formado por células musculares cardíacas modificadas que producen potenciales de acción espontáneos y rítmicos. Los potenciales se dirigen al resto de las células musculares auriculares y les imponen el ritmo cardíaco. Un segundo marcapasos (el nódulo auriculoventricular) controla la contracción ventricular por mecanismos similares a los mencionados para el nódulo sinoauricular, pero normalmente se encuentra subordinado a este último. La regulación nerviosa del latido cardíaco es ejercida por el sistema nervioso autónomo, que actúa principalmente sobre los nódulos marcapasos.
10. El corazón produce hormonas y enzimas que regulan su propio funcionamiento y el de otros órganos. Algunas de estas sustancias son la angiotensina II (agente vasoconstrictor), el óxido nítrico (neurotransmisor) y el factor natriurético auricular (disminuye el volumen sanguíneo mediante la excreción de agua y sodio).

Los vasos sanguíneos

11. La sangre abandona el corazón por arterias grandes, hasta llegar a arterias ramificadas más pequeñas; luego pasa a las arteriolas y por último a los capilares. Desde allí, continúa su recorrido por las vénulas y luego por venas más grandes hasta regresar al corazón. Las arterias poseen una pared muscular gruesa y elástica, apta para resistir y mantener la presión sanguínea. Las venas poseen una pared más delgada y distensible, que les confiere baja resistencia pero elevada capacidad para actuar como reservorios de sangre. Existen varios sistemas porta, conectados entre sí por venas o arterias, en los que la sangre fluye a lo largo de dos sistemas capilares distintos interconectados por venas o por arterias.

En síntesis *(Cont.)*

Presión sanguínea y perfusión

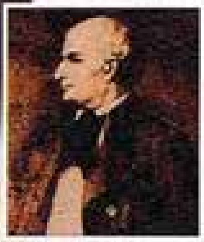
12. La presión sanguínea es una medida de la fuerza por unidad de área que ejerce la sangre sobre las paredes de los vasos sanguíneos. Se genera por la acción de bombeo del corazón y cambia con la frecuencia y la fuerza de contracción cardíacas, la resistencia que oponen los vasos y el volumen de sangre circulante. Es máxima en la aorta y mínima en las grandes venas que llegan al corazón. Cuando el músculo liso de las arteriolas se contrae, su luz y el flujo hacia el lecho capilar disminuyen.
13. Cuando el músculo liso se relaja, la arteriola aumenta su luz (vasodilatación) y el flujo de sangre a los capilares se incrementa. Estos músculos lisos reciben inervación autonómica y son regulados por la adrenalina, la noradrenalina, el óxido nítrico, la angiotensina II y otras sustancias endógenas. La perfusión a distintos tejidos está regulada mediante la constricción y/o la dilatación selectiva de las arteriolas.
14. Las actividades de los nervios que controlan el músculo liso de los vasos sanguíneos, el ritmo cardíaco y la potencia del latido están coordinadas por el centro de regulación cardiovascular, ubicado en el bulbo raquídeo. Este control mantiene en equilibrio la presión sanguínea y el grado de perfusión de los distintos tejidos. Las arterias carótidas, la aorta, las venas cavas y el corazón poseen receptores de presión (barorreceptores) y quimiorreceptores de oxígeno, dióxido de carbono y pH. Toda esta información es enviada al centro de regulación, que la integra y desencadena una respuesta refleja que tiende a normalizar las eventuales alteraciones.
15. Los capilares son el principal sitio de intercambio de sustancias entre la sangre y los tejidos. Tienen paredes muy delgadas, constituidas por una sola capa de células que forman el endotelio. La luz de los capilares también es muy pequeña. La presión sanguínea produce la salida por filtración del líquido plasmático hacia los tejidos. La presión oncótica, ejercida por las proteínas de la sangre y otras moléculas, produce el reingreso de líquido al sistema vascular.

Un sistema recolector: el sistema linfático

16. En los vertebrados tetrápodos, el excedente de líquido y las proteínas filtradas retornan al sistema circulatorio mediante el sistema linfático. Los vasos que forman este sistema se agrandan progresivamente. Los más grandes presentan una capa de músculo liso que les permite contraerse y un sistema de válvulas que asegura el tránsito del líquido en un solo sentido. Los capilares linfáticos son conductos sin salida, que se ubican en el espacio intercelular y no forman parte de un circuito continuo.
17. El líquido que transporta el sistema linfático se llama linfa. Este líquido conduce al torrente sanguíneo las grasas absorbidas en el tubo digestivo. Algunos vertebrados no mamíferos poseen "corazones linfáticos" capaces de propulsar la linfa. En los mamíferos, la linfa se mueve por la contracción de los vasos linfáticos y por la acción de los músculos del cuerpo. Los nódulos o ganglios linfáticos son masas de tejido esponjoso, distribuidas en todo el sistema linfático. En ellos proliferan los linfocitos y se eliminan los restos celulares y las partículas extrañas.

Cuestionario

1. Durante la Primera Guerra Mundial, los cirujanos observaban con frecuencia que los soldados heridos, después de perder cierta cantidad de sangre, se ponían pálidos, tenían escalofríos, perdían el pulso y morían. Esto ocurría aun en los casos en los que la sangre perdida era insuficiente para producir la muerte por falta de oxígeno. Pasaron varios años hasta que se comprendió la causa; entonces se puso en práctica un tratamiento que ha permitido salvar la vida de muchísimas víctimas de guerras y accidentes.
   a. ¿Cuál era la causa de la muerte de los soldados?
   b. ¿En qué forma se resolvió el problema?
2. Cuando una persona de tez clara siente miedo, empalidece.
   a. ¿A qué se debe este efecto?
   b. ¿Presenta alguna ventaja para el organismo?
3. Las personas que sufren una carencia grave de proteínas, especialmente los niños, suelen tener el vientre hinchado. ¿Por qué?
4. Años antes de escribir *Jurassic Park* (1980), Michael Crichton publicó *La amenaza de Andrómeda* (1969). En esta novela, un satélite experimental cayó cerca de un pueblito estadounidense y diseminó un microbio que ingresaba en las personas por las vías respiratorias y se reproducía en el torrente sanguíneo, provocándoles una muerte rápida pero espantosa. Unas horas después de la caída del satélite, los expertos en emergencias sanitarias descubrieron que todos los habitantes del pueblito estaban muertos, excepto un anciano alcohólico al que encontraron en completo estado de ebriedad y un bebé que no paraba de llorar. Estas dos personas tenían algo en común que les salvó la vida. ¿De qué se trata?
5. Sobre la superficie terrestre, la presión venosa de una persona que se encuentra de pie es ligeramente menor que la presión atmosférica en la parte superior del cuerpo, pero aumenta hacia los pies. En los vuelos espaciales, en ausencia de gravedad, la sangre de los astronautas se redistribuye y la presión en la parte superior del cuerpo aumenta. Esto provoca dolores de cabeza, sensación de resfrío e hinchazón de la cara. ¿Cuál será la respuesta del organismo a esta situación?
6. Los antiguos egipcios, griegos y romanos conocían el latido del corazón y le atribuían un papel emocional y espiritual. El examen de cadáveres les hizo pensar que el hígado producía la sangre, que las venas la distribuían por el cuerpo y que las arterias conducían aire. En el siglo II a. C., mientras trabajaba como médico de los gladiadores de Pérgamo, Galeno descubrió que la sangre sale del corazón hacia los pulmones, luego regresa al corazón y vuelve a salir por la arteria aorta. También comprobó que las arterias no llevan aire, sino sangre.
   a. ¿Por qué los antiguos médicos tenían esas creencias?
   b. ¿Qué le permitió a Galeno realizar sus descubrimientos?



La digestión

El canal digestivo representa un tubo que pasa a través de todo el organismo y se comunica con el mundo exterior, como si fuera la superficie externa del cuerpo pero vuelta de adentro hacia afuera y así oculta dentro del organismo. El fisiólogo que penetra con éxito más y más profundamente dentro del canal digestivo se convence de que éste consiste en un número de laboratorios químicos equipados con varios aparatos mecánicos.

IVAN PAVLOV

En el siglo XVIII, un problema muy discutido entre los fisiólogos era si la digestión, es decir, la degradación de los alimentos, constituía un proceso mecánico o químico. Para los naturalistas "mecanicistas", quienes buscaban explicaciones mecánicas para todos los fenómenos del cuerpo humano, la trituración de los alimentos era el proceso más importante de la digestión; por su parte, los que pensaban que los fenómenos químicos prevalecían, insistían en que debía existir algún agente químico responsable de la digestión de los alimentos.

Los fisiólogos sabían que todo ser vivo requiere energía y materia para mantener su estructura y lograr un estado de homeostasis y que, a diferencia de las plantas –que producen su propio alimento–, los animales deben consumirlo del exterior. Sobre esta base, formularon una pregunta que guiaría numerosas investigaciones que resultaron claves para el conocimiento del proceso digestivo: ¿Cómo y dónde se fragmenta el alimento ingerido para dar origen a partículas más simples? Paso a paso, a través de experimentos, a menudo tan sencillos como ingeniosos, fisiólogos de diferentes épocas fueron develando los procesos que sufre el alimento en los animales, desde que ingresa por la boca hasta que es metabolizado por las células del organismo o hasta que, finalmente, abandona el sistema digestivo en la forma de heces.

La evolución de los sistemas digestivos

A medida que los metazoos se fueron diversificando, la selección fue favoreciendo a los organismos que obtenían y procesaban su alimento de manera más eficiente. Como resultado de este proceso, algunos linajes, como es el caso de ciertos invertebrados (fig. 37-1), tienen un sistema digestivo muy simple con una sola abertura; otros presentan especializaciones en distintos tramos del tubo digestivo. Otros linajes adquirieron un sistema altamente replegado que provee una superficie mayor que favorece el intercambio de sustancias. Bajo las distintas presiones de selección relacionadas con la diversidad de las fuentes alimenticias disponibles y con la competencia por el alimento con especies que utilizan recursos similares, el segmento inicial del sistema digestivo –la cavidad oral– sufrió modificaciones morfológicas importantes. En los vertebrados, el sistema diges-

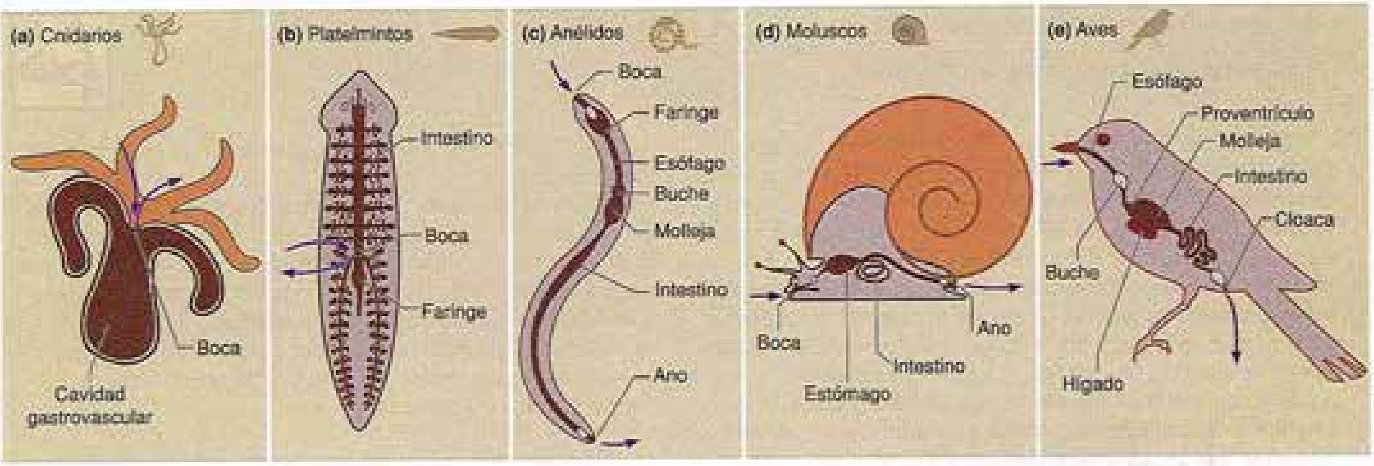


Fig. 37-1. SISTEMAS DIGESTIVOS DE ALGUNOS INVERTEBRADOS Y VERTEBRADOS. ***(a)*** *Los hidras poseen un sistema digestivo simple con una cavidad gastrovascular de una sola abertura, que actúa como boca y ano. Capturan pequeñas presas que inmovilizan mediante filamentos emitidos por células urticantes ubicadas en sus tentáculos y comienzan la digestión en la cavidad gastrovascular, en cuyo interior secretan enzimas. La digestión finaliza intracelularmente.* ***(b)*** *Las planarias también tienen una sola abertura a través de la cual extienden la faringe que libera enzimas directamente sobre el alimento. Luego ingieren el alimento predigerido y continúan la digestión en la cavidad gastrovascular y en el interior de las células que la tapizan. Los desechos salen por la boca.* ***(c)*** *Las lombrices de tierra tienen un sistema digestivo con dos aberturas. El alimento entra por la boca y los desechos salen por el ano.* ***(d)*** *Los moluscos tiene una boca ubicada en la cabeza y un ano que desemboca en la cavidad del manto.* ***(e)*** *Las aves presentan zonas especializadas en distintas funciones a lo largo del tubo digestivo, como el buche, donde se almacena el alimento, el proventrículo, o estómago glandular, que secreta enzimas digestivas, y la molleja, o estómago muscular, que ayuda a triturar el alimento.*

Galería de imágenes

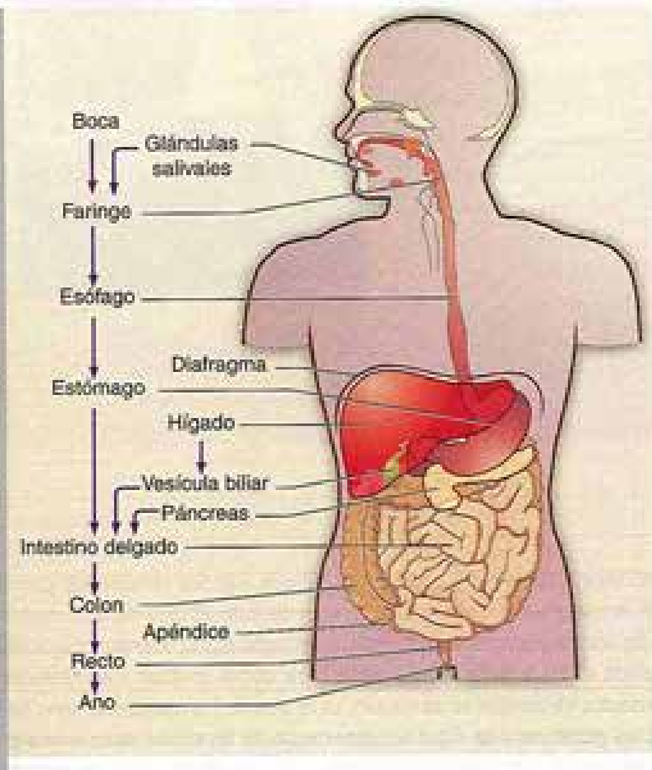


Fig. 37-2. TUBO DIGESTIVO HUMANO: RECORRIDO DEL ALIMENTO. *El alimento ingresa por la boca, recorre la faringe y el esófago hasta llegar al estómago y al intestino delgado donde ocurre la mayor parte de la digestión y la absorción. Los materiales no digeridos ingresan luego en el intestino grueso (colon ascendente, transverso y descendente), se almacenan brevemente en el recto y se eliminan a través del ano. Los órganos accesorios del sistema digestivo son tres pares de glándulas salivales que producen la mayor parte de la saliva (cantidades adicionales son suministradas por glándulas pequeñas, las glándulas bucales, de la membrana mucosa que tapiza la boca), el páncreas, el hígado y la vesícula biliar.*

tivo, dividido en numerosos compartimientos, hace posible una división del trabajo que lleva a una mayor eficiencia en cada una de las etapas del proceso digestivo: captación y digestión del alimento, absorción del alimento digerido y eliminación de desechos (ensayo 37-1, *Las preguntas acerca de la digestión*).

El tubo digestivo de los vertebrados

El sistema digestivo de los vertebrados es básicamente un tubo largo y sinuoso que se extiende desde la boca hasta el ano (fig. 37-2). Para comprender las funciones que se llevan a cabo en cada uno de sus "laboratorios" químicos, mediante sus diversas estructuras, lo recorreremos secuencialmente, tal como lo hace el alimento desde que lo ingerimos. Es interesante recordar, como señalara el fisiólogo ruso Iván P. Pavlov (1849-1936), que la superficie interna del tubo digestivo es una prolongación de la superficie externa del cuerpo y, por esta razón, la cavidad digestiva no forma parte del medio interno de un organismo. Los nutrientes ingresan a éste sólo cuando atraviesan el epitelio que reviste el tubo digestivo.

En cuanto a su estructura tisular, un corte transversal del tubo digestivo permite diferenciar cuatro capas principales (fig. 37-3): 1) la *mucosa*, constituida por un epitelio simple, una membrana basal subyacente, tejido conjuntivo y, en algunas zonas, una delgada capa externa de músculo liso (capa muscular de la mucosa), 2) la *submucosa*, constituida por tejido conjuntivo, glándulas, fibras nerviosas, vasos sanguíneos y linfáticos, 3) la *capa muscular externa*, conformada por dos capas de músculo liso: una interna de orientación radial o circular y otra externa de orientación longitudinal y 4) la *serosa*, una cubierta externa de tejido conjuntivo y epitelio escamoso estratificado. Las contracciones coordinadas de ambas capas de músculo liso externo producen movimientos de mezcla, o bien movimientos ondulatorios, o *peristálticos*, que propulsan el alimento a lo largo del tubo digestivo. En varias zonas,

ENSAYO 37-1

Las preguntas acerca de la digestión

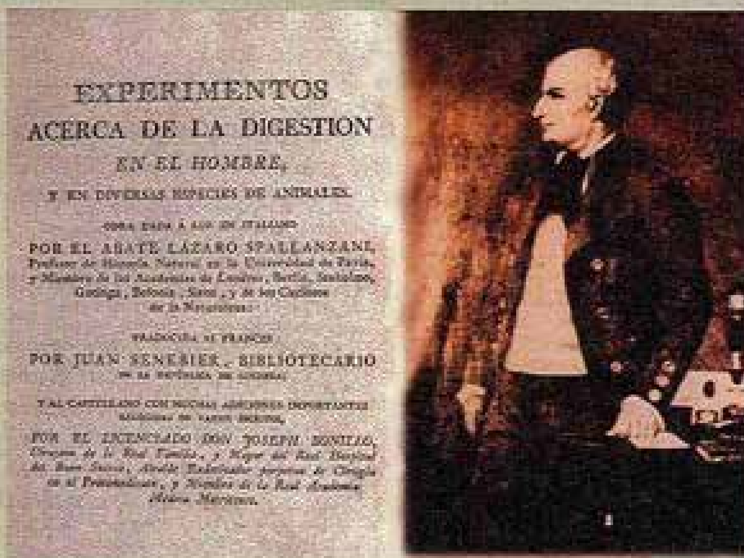
En 1752, el físico francés René-Antoine Ferchault de Réaumur (1683-1757) le hizo ingerir a un halcón cilindros metálicos cubiertos en sus extremos con una tela y con carne en su interior. Cuando el halcón regurgitó los cilindros, Réaumur encontró que la carne estaba parcialmente disuelta: la acción mecánica no era necesaria para comenzar la degradación del alimento. Réaumur luego le hizo tragar al halcón una pequeña esponja. La esponja recuperada contenía jugos gástricos que, aplicados sobre la carne, la disolvieron. Estos resultados no descartaban, sin embargo, que los músculos ejercieran un tipo de acción mecánica complementaria. Las dos posturas, la de la prevalencia de los procesos químicos y la de los mecánicos, coincidían en la idea de que la digestión ocurría sólo en el estómago.

Algunos años más tarde, Lázaro Spallanzani (1729-1799) retomó los experimentos de Réaumur y estudió la digestión en varios animales y sobre su propio cuerpo, provocándose vómitos en ayunas para obtener jugos gástricos. Comprobó que el jugo gástrico es el agente responsable de la transformación de los alimentos. No obstante, Spallanzani no llegó a determinar que estos jugos eran de naturaleza ácida; pensaba que la acidez se debía a un estado patológico.

A principios de la década de 1820, el médico militar estadounidense William Beaumont (1783-1853) tuvo la oportunidad de atender a un hombre herido en una explosión. Beaumont colocó una fístula en el estómago del paciente y así pudo experimentar con los jugos gástricos y observar el funcionamiento del estómago en distintas condiciones. En 1833, Beaumont publicó sus observaciones. Entretanto continuaba el avance en el conocimiento de la digestión, de los órganos en los que ocurre y de las sustancias que participan en el proceso.

Entre los científicos que participaron en estas investigaciones se encontraba Theodor Schwann (1810-1882), quien más tarde intervendría en las investigaciones que permitieron comprender la estructura básica de la célula como unidad biológica. Schwann descubrió la hormona pepsina, que veremos más adelante en este capítulo. Posteriormente, Claude Bernard (1813-1878) demostró que la digestión no se realiza en su totalidad en el estómago.

Iván P. Pavlov realizó una verdadera disección fisiológica de los compartimientos y los órganos digestivos, al analizar las secreciones digestivas por medio de aberturas quirúrgicas crónicas realizadas en el tracto digestivo de un perro. Este procedimiento fue una verdadera innovación y dio comienzo a una era diferente en el estudio de la fisiología. Pavlov demostró el papel que cumple el sistema nervioso en la regulación del proceso digestivo y sentó así las bases de la fisiología moderna de la digestión.



Lázaro Spallanzani y la portada de su libro: Experimentos acerca de la digestión en el hombre, y en diversas especies animales.

Historia de la biología
Anatomía y fisiología · 1865

la capa muscular circular se engruesa y forma bandas anchas, los **esfínteres**, los cuales, al relajarse o contraerse, actúan como válvulas que controlan el paso del alimento de un compartimiento a otro del tubo digestivo.

Procesamiento inicial del alimento: la boca

En la **boca** comienza la *fragmentación* mecánica del alimento. La mayoría de los mamíferos tienen dientes con los que rompen y trituran la comida que ingieren (fig. 37-4). Muchas de las aves actuales, que carecen de dientes, poseen zonas especializadas de almacenamiento en el tubo digestivo (buche o molleja), que contienen partículas de arena y grava. Esta característica contribuye a hacer más eficientes las funciones de ruptura y trituración.

Dentro de la boca se encuentra la **lengua**, una adquisición de los vertebrados. En los mamíferos, la lengua mueve y mezcla el alimento y lo dirige hacia la parte posterior de la boca. Algunos vertebrados, como la lamprea y los mixines, que carecen de mandíbulas, tienen lenguas con "dientes" córneos. Los sapos y las ranas usan su lengua pegajosa, unida sólo a la parte anterior de la boca, como un látigo y así capturan insectos de los que se alimentan. La lengua de los mamíferos tiene papilas gustativas (fig. 37-5) por medio de las cuales estos animales perciben el sabor de los alimentos. Además de proveer este sentido químico, en los seres humanos la lengua se utiliza para articular sonidos durante la comunicación.

Durante la masticación, la saliva, producida principalmente por tres pares de **glándulas salivales**, humedece y lubrica el alimento. La saliva es ligeramente alcalina debido a que contiene bicarbonato de sodio. En muchos mamíferos que mastican su alimento, la saliva también contiene una enzima, la amilasa salival, que digiere inicialmente hidratos de carbono tales como los almidones (cuadro 37-1).

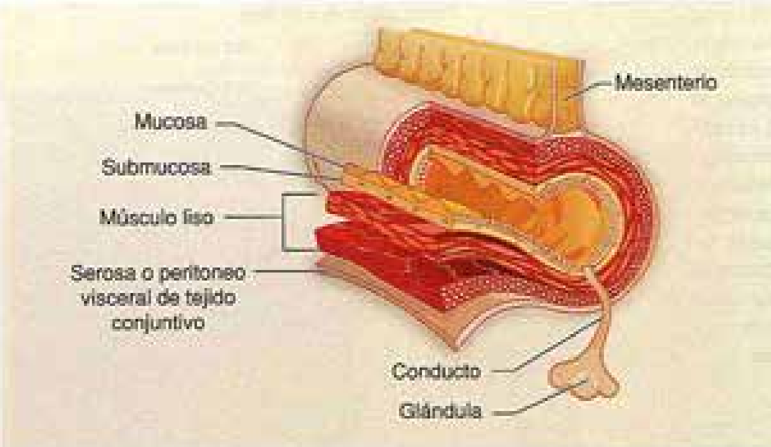


Fig. 37-3. CORTE TRANSVERSAL DEL TUBO DIGESTIVO. *Se diferencian las siguientes capas: 1) mucosa, que comprende un epitelio, membrana basal, tejido conjuntivo y una delgada capa muscular (muscularis mucosae), 2) submucosa, que contiene tejido conjuntivo, glándulas, vasos sanguíneos y nervios, 3) musculatura lisa externa (circular y longitudinal) y 4) la serosa (también conocida como peritoneo visceral), que cubre las superficies externas de los órganos de la cavidad abdominal. Un mesenterio es un pliegue de peritoneo que conecta el tubo digestivo con la pared abdominal.*

Cuadro 37-1. *Principales enzimas digestivas*

Enzima y sitios de acción	Fuente	pH al que actúa	Sustrato	Producto
Boca				
Amilasa salival	Glándulas salivales	6.9	Almidones	Maltosa y oligosacáridos
Estómago				
Pepsina	Mucosa estomacal	2	Proteínas	Polipéptidos
Intestino delgado				
Amilasa pancreática	Páncreas	7.1	Almidones	Polisacáridos y disacáridos
Lipasa	Páncreas	8	Grasas	Ácidos grasos y glicerol
Tripsina	Páncreas	8	Polipéptidos y enzimas pancreáticas	Dipéptidos, enzimas pancreáticas activas
Quimiotripsina	Páncreas	8	Polipéptidos	Dipéptidos
Carboxipeptidasa	Páncreas	8	Polipéptidos	Dipéptidos y aminoácidos
Desoxirribonucleasa	Páncreas	8	DNA	Nucleótidos
Ribonucleasa	Páncreas	8	RNA	Nucleótidos
Enterocinasa duodenal	Intestino delgado	6.9	Tripsinógeno	Tripsina activa
Aminopeptidasa	Intestino delgado	8	Polipéptidos	Aminoácidos
Dipeptidasa	Intestino delgado	8	Dipéptidos	Aminoácidos
Maltasa	Intestino delgado	8	Maltosa	Glucosa
Lactasa*	Intestino delgado	8	Lactosa	Glucosa y galactosa
Sacarasa	Intestino delgado	8	Sacarosa	Glucosa y fructosa
Fosfatasas	Intestino delgado	8	Nucleótidos	Fosfatos y nucleósidos

* Frecuentemente ausente en los adultos, en especial en los de origen africano.

En los seres humanos, la primera etapa de la digestión tiene lugar en la boca, a partir de la secreción de saliva. Este proceso es controlado por el sistema nervioso autónomo (véase cap. 31, Los subsistemas somático y autónomo: control voluntario e involuntario) y puede ser iniciado por la mera presencia de alimento en la boca e, incluso, como demostrara Pavlov en sus experimentos sobre aprendizaje asociativo (véase cap. 43, Aprendizaje por asociación), por el simple olfato o vista del alimento. El miedo inhibe la salivación y, en ocasiones de gran

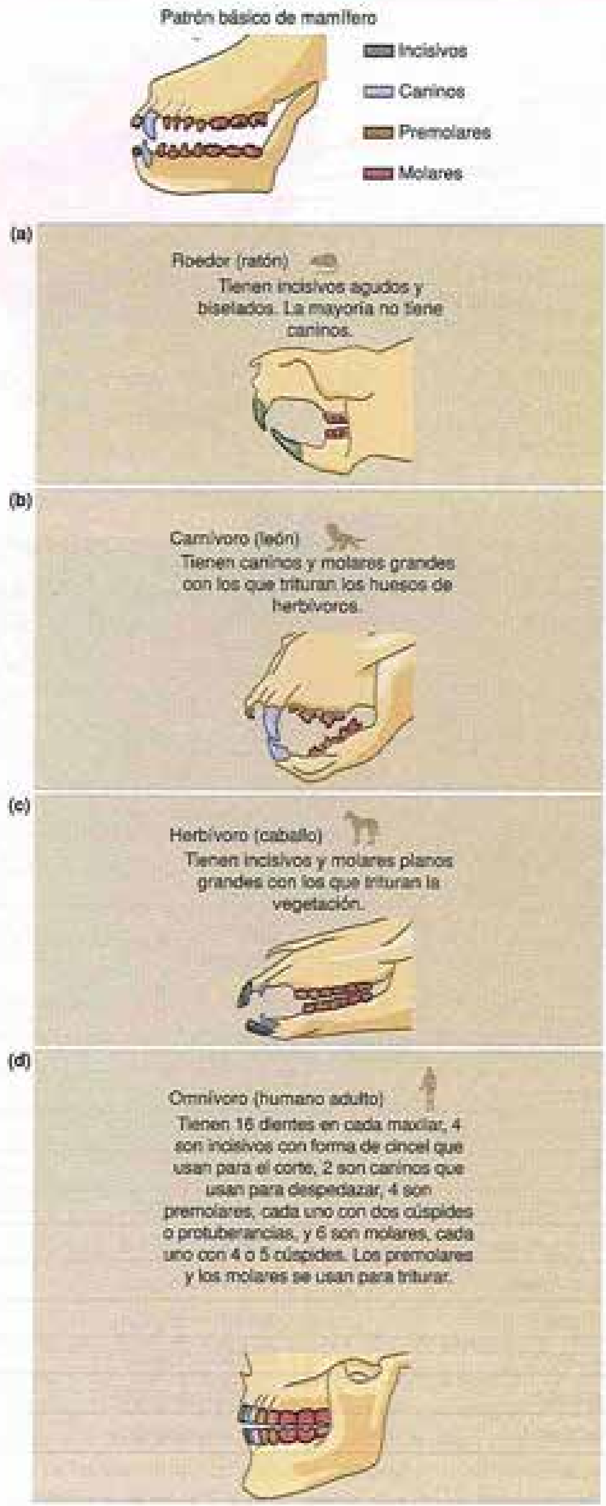


Fig. 37-4. DENTICIÓN DE DIFERENTES MAMÍFEROS. *En las mandíbulas de los mamíferos pueden reconocerse dos cuadrantes en la mandíbula superior y dos en la inferior. El plan de dentición básico de un mamífero incluye, en cada cuadrante, dos incisivos, un canino ("colmillo"), dos a cuatro premolares y dos a tres molares. Como se ejemplifica en la figura, distintos tipos de mamíferos como los roedores* ***(a)****, los carnívoros* ***(b)****, los herbívoros* ***(c)*** *y los omnívoros* ***(d)*** *presentan modificaciones de este patrón básico que reflejan sus hábitos alimentarios. La dentición de los humanos es relativamente no especializada, lo que se corresponde con su dieta omnívora. Los niños tienen 20 dientes que se van perdiendo y son reemplazados por un segundo conjunto de 32 dientes a medida que los maxilares aumentan de tamaño. Otras modificaciones en la dentición son más extremas. En los elefantes, los llamados "colmillos" son, en realidad, incisivos modificados que se utilizan en el ataque y la defensa, para arrancar plantas o romper ramas, mientras que los colmillos de la mayoría de otros mamíferos, como las morsas, son caninos modificados.*

peligro o estrés, la boca puede secarse tanto que es difícil hablar. En promedio, los humanos producimos entre 1 y 1,5 litros de saliva cada 24 horas.

Deglución: la faringe y el esófago

El alimento parcialmente digerido abandona la boca en la forma de bolo alimenticio y pasa a la faringe y luego al esófago por un mecanismo denominado *deglución* (fig. 37-6). La deglución comienza como una acción voluntaria, pero en los seres humanos, después de que el alimento abandona la boca, el proceso continúa de modo involuntario como resultado de la actividad de un grupo de receptores sensoriales ubicados cerca de la abertura de la faringe. Estos receptores producen la apertura del *esfínter esofágico superior* y el inicio de una onda peristáltica en el esófago. A diferencia de la parte superior del esófago, formada por músculo estriado, la parte inferior está compuesta por músculo liso. Tanto los líquidos como los sólidos son impulsados a lo largo del esófago por movimientos peristálticos controlados por redes de neuronas ubicadas por debajo de las capas musculares del tubo digestivo, que a su vez se encuentran inervadas por el sistema nervioso autónomo. El proceso es tan eficiente que podemos tragar agua incluso cuando estamos cabeza abajo. El esófago tiene una capa de mucus que ayuda al pasaje del alimento y protege al epitelio del esófago de la abrasión mecánica.

La **faringe** es un órgano compartido entre el sistema digestivo y el respiratorio, pero el **esófago**, el segmento contiguo, es un tubo muscular exclusivo del sistema digestivo. El esófago atraviesa el diafragma muscular que separa las cavidades torácica y abdominal y se abre en el **estómago**. La mayor parte el sistema digestivo se aloja en la cavidad abdominal. Esta cavidad está completamente tapizada por el peritoneo, una capa delgada de tejido conjuntivo y epitelio (serosa), que protege los órganos abdominales.

Almacenamiento y licuación: el estómago

El alimento circula por el esófago y luego de atravesar el segundo esfínter del tubo digestivo, el *esfínter esofágico inferior* (o **cardias**) –situado entre el esófago y el estómago–, llega al **estómago**, una cavidad rodeada de una pared muscular fuertemente replegada, de capacidad variable. El estómago humano distendido puede contener entre 2 y 4 litros de alimento.

La mucosa estomacal es una capa relativamente gruesa, cuyos repliegues forman pequeños sacos o criptas gástricas tapizados en su parte superior por células secretoras de moco (fig. 37-7). En la parte inferior de las criptas se ubican células glandulares que liberan protones (H^+) e iones cloruro (Cl^-) que forman ácido clorhídrico (HCl), y pepsinógeno, una molécula precursora de la enzima pepsina. Estas secreciones, junto con el agua en la cual se disuelven, constituyen el *jugo gástrico*. El HCl destruye a la mayoría de los microorganismos presentes en el alimento, desnaturaliza algunas proteínas y disgrega los componentes fibrosos, pero tiene una función adicional fundamental: inicia la conversión del precursor pepsinógeno en la enzima activa pepsina. La pep-

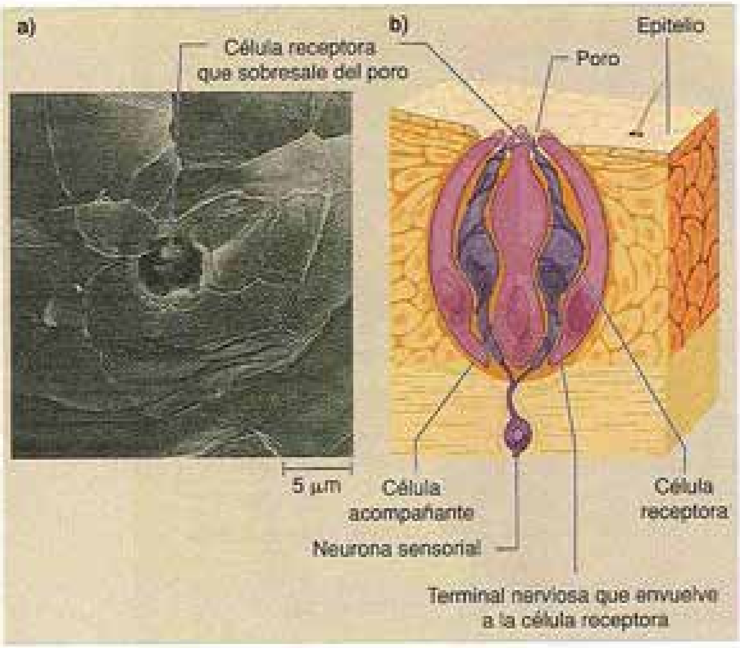


Fig. 37-5. PAPILA GUSTATIVA HUMANA. ***(a)*** *Corte transversal de un poro externo de una papila gustativa humana de la superficie de la lengua en una microfotografía electrónica de barrido. Las células receptoras sensoriales de la papila gustativa se encuentran dentro del poro. Otras papilas gustativas se encuentran en el paladar y en la faringe.* ***(b)*** *Corte longitudinal de una papila gustativa. Como vimos en el capítulo 32, diferentes células receptoras responden a las diversas moléculas responsables de los diferentes sabores. Estas células desempeñan una función crítica al permitir que un animal perciba sabores desagradables en alimentos que muchas veces son tóxicos.*

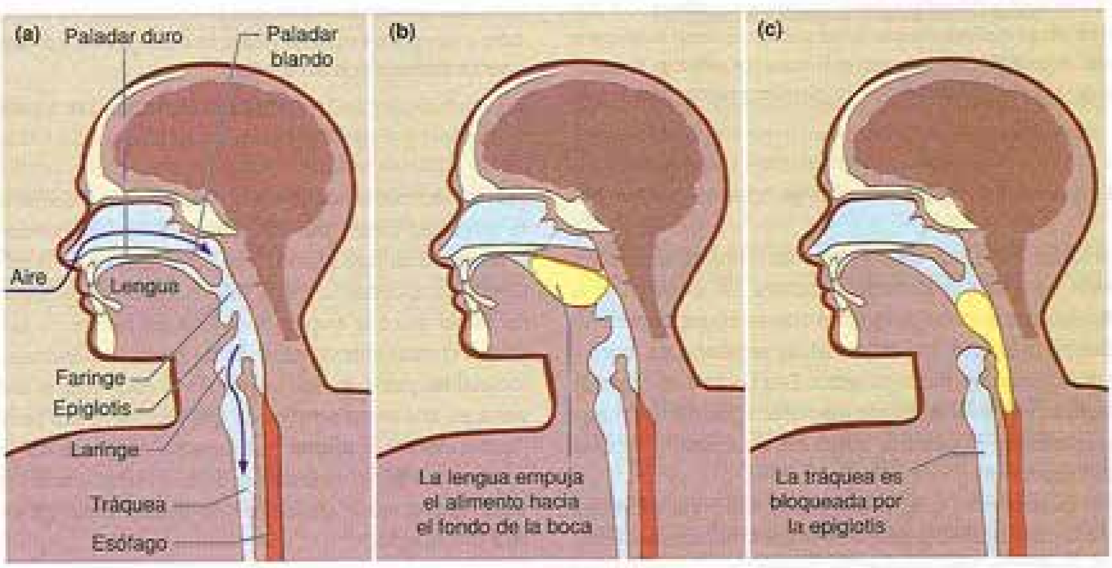


Fig. 37-6. LA DEGLUCIÓN. ***(a)*** *En los mamíferos, los sistemas digestivo y respiratorio (del que sólo se ve la tráquea) están separados, lo cual evita que la comida ingrese en los pulmones. La faringe es común a los sistemas respiratorio y digestivo y conecta la tráquea con el esófago.* ***(b)*** *Previo a la deglución, la lengua empuja la masa de alimento hacia la parte posterior de la boca, donde un grupo de nervios inicia el reflejo que moverá el alimento hacia la faringe. El bolo desplaza el paladar blando hacia arriba y desciende. Las cuerdas vocales cierran la laringe. La epiglotis se retrae y bloquea la entrada de la tráquea.* ***(c)*** *De la faringe, la masa de alimento pasa al esófago.*

sina (véase cuadro 37-1) cataliza la hidrólisis de las proteínas en péptidos más pequeños y actúa sobre otras moléculas de pepsinógeno para formar aún más pepsina.

El HCl acidifica el jugo gástrico, cuyos niveles de pH varían normalmente entre 1,5 y 2,5, una acidez muy superior a la de cualquier otro líquido corporal. En condiciones normales, el epitelio estomacal está protegido de la autodigestión mediante el moco secretado por las células superficiales de las criptas (véase fig. 37-7). Este moco (o *mucus*) es rico en bicarbonato, que neutraliza la acidez, y su velocidad de secreción aumenta con una ingesta mayor de alimento. Muchas veces, sin embargo, esta protección no es suficiente y el jugo gástrico digiere la pared estomacal, en la que provoca llagas o úlceras que pueden llegar a perforarla, así como la de otros órganos. La sensación de ardor que se siente al vomitar es causada por la acidez del jugo gástrico que ac-

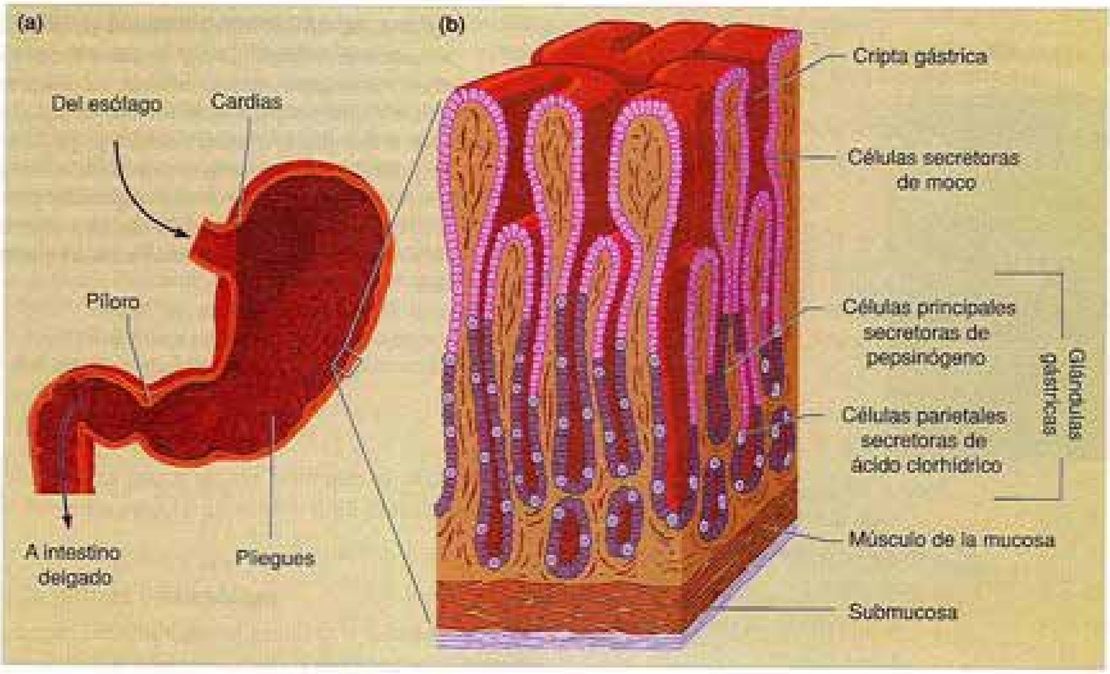


Fig. 37-7. EL ESTÓMAGO, UNA BOLSA MUSCULAR. (a) *El estómago remueve el alimento junto con los jugos gástricos y lo convierte en una masa semilíquida que pasa a través del esfínter pilórico mediante movimientos peristálticos. La mezcla finalmente se vacía en el intestino delgado.* ***(b)*** *Corte transversal de la mucosa del estómago. En las porciones inferiores de las criptas gástricas se abren las glándulas gástricas, cuyas paredes contienen las células parietales, que producen ácido clorhídrico ($H^+ + Cl^-$), y las células principales, que producen pepsinógeno. El moco secretado por otras células del epitelio cubre la superficie del estómago y tapiza las criptas gástricas y de este modo protege la superficie estomacal de la autodigestión.*

túa sobre la mucosa del esófago o la faringe, que no poseen protección.

Históricamente, las úlceras fueron atribuidas a una hipersecreción de HCl causada por estrés o alimentos irritantes. Sin embargo, más tarde se comprobó que la causa de muchas úlceras es una bacteria llamada *Helicobacter pylori* que infecta las células secretoras de moco y provoca una disminución del moco protector. Esta bacteria es capaz de sobrevivir y reproducirse en el ambiente altamente ácido del estómago. Las úlceras causadas por *H. pylori* se tratan como cualquier infección, con antibióticos específicos.

Son pocas las sustancias que pueden absorberse en el estómago, ya que el epitelio estomacal no posee los múltiples mecanismos específicos para el transporte transepitelial de numerosas sustancias, los cuales, en cambio, se encuentran en el intestino. Sin embargo, en el estómago se absorben cierta cantidad de agua, iones, algunos ácidos grasos, medicamentos (como la aspirina) y el alcohol, que pueden atravesar sus paredes y pasar al torrente sanguíneo.

El estómago se encuentra bajo el control del sistema nervioso autónomo, tanto de la rama simpática que inhibe la digestión, como de la rama parasimpática, que la estimula. La visualización y el olor del alimento, así como su presencia en la boca, resultan los principales estímulos para que el sistema parasimpático promueva una importante secreción de agua y HCl, junto con un aumento en la motilidad del estómago. El miedo y la ira constituyen estímulos que, por medio del sistema simpático, disminuyen estas respuestas.

Las secreciones y la motilidad del estómago se encuentran también bajo el control del sistema endocrino. Cuando un alimento rico en proteínas y lípidos llega al estómago, células endocrinas de la mucosa gástrica secretan la hormona estomacal *gastrina*, que se libera al torrente sanguíneo (véase cap. 34, cuadro 34-3). Esta hormona incrementa la secreción de jugo gástrico y las contracciones de la pared estomacal. Ciertos compuestos, como la cafeína, estimulan la liberación de gastrina. Es por ello que a veces nos sienta tan bien tomar un café después de una comida importante, mientras que a las personas con acidez estomacal les prohíben esta bebida. En el estómago, el alimento se convierte en una masa semilíquida que se mueve por peristalsis a través de otro esfínter, el **píloro**, que separa al estómago del intestino delgado. El estómago se vacía alrededor de 4 horas después de la ingestión, según la proporción de lípidos y fibras que contenga el alimento que esté procesando.

Digestión y absorción: el intestino delgado

La masa de alimento ingresa luego en el **intestino delgado**. Allí se completa la digestión de los hidratos de carbono y proteínas, que comenzó en la boca y el estómago, y se inicia la digestión de las grasas. El intestino delgado es un tubo largo y muy plegado, con una gran superficie de contacto con el alimento: presenta pliegues circulares en la capa submucosa, vellosidades en la capa mucosa y diminutas proyecciones citoplasmáticas –microvellosidades– en la superficie de las células epiteliales. Esta estructura hace que la superficie de epitelio intestinal en contacto con el alimento esté enormemente aumentada (fig. 37-8).

Si extendiéramos por completo el intestino delgado de un adulto humano, mediría unos 6 metros de longitud. El área total de su superficie es de alrededor de 300 m², equivalente al tamaño de una cancha de tenis.

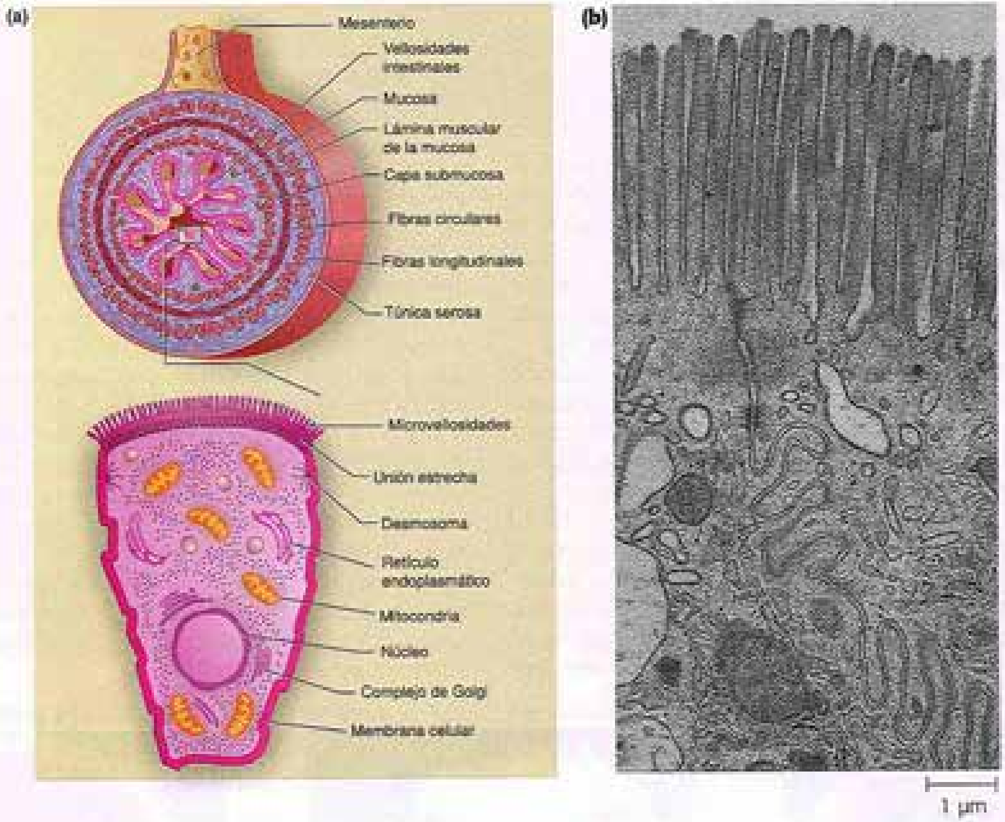


Fig. 37-8. LA PARED DEL INTESTINO DELGADO. (a) *Corte transversal del intestino delgado, a distintas escalas. Puede observarse un patrón similar en la simetría de las vellosidades intestinales y de las microvellosidades (microvilli) de cada célula epitelial. En conjunto, todos estos repliegues aumentan enormemente la superficie para la digestión y la absorción. Las microvellosidades de las células epiteliales contienen enzimas digestivas que actúan en la última etapa de la digestión intestinal. Las moléculas simples absorbidas a través del epitelio ingresan en los capilares sanguíneos que se encuentran en las vellosidades. Los monosacáridos y aminoácidos se absorben mediante cotransporte con sodio. Las moléculas lipídicas, una vez absorbidas y reprocesadas por las células epiteliales, ingresan en el sistema linfático.* ***(b)*** *Microvellosidades de la superficie de dos células epiteliales intestinales contiguas. Nótese la unión estrecha en la superficie donde las dos células se encuentran y, ligeramente por debajo, un desmosoma (véase cap. 30, cuadro 30-1). Aunque no se ve en esta microfotografía, las células epiteliales intestinales contienen numerosas mitocondrias. Su abundancia indica que las células tienen altos requerimientos energéticos, probablemente debido a procesos de transporte activo.*

El intestino delgado se divide en:

- El **duodeno**, donde ocurre la mayor parte de la digestión.
- El **yeyuno** e **íleon**, donde tiene lugar la absorción.

El proceso digestivo del intestino ocurre en las criptas intestinales, donde células secretoras liberan moco, agua y varias enzimas que continúan con la digestión (véase cuadro 37-1). El moco lubrica el contenido intestinal, el agua lo hidrata y las diferentes enzimas continúan con la digestión del alimento que llega al intestino. En el duodeno, el alimento recibe, además, las secreciones exocrinas del páncreas y del hígado, dos órganos con papeles preponderantes en la digestión. Todas estas secreciones contienen una gran cantidad de enzimas y bicarbonato, que neutraliza la acidez del alimento procedente del estómago.

Por otra parte, la membrana plasmática de las microvellosidades intestinales contiene enzimas que catalizan los últimos pasos de la digestión intestinal: *disacaridasas –maltasa, sacarasa y lactasa–*, que degradan los disacáridos en monosacáridos (glucosa, galactosa o fructosa)–, *aminopeptidasas*, que liberan el aminoácido terminal de los polipéptidos (aminoácido aminoterminal), y *fosfatasa alcalina*, que degrada algunos compuestos fosfatados.

Las moléculas simples que resultan de la digestión de los hidratos de carbono, proteínas, lípidos y otros polímeros orgánicos son absorbidas a través de las membranas de las vellosidades. Los monosacáridos glucosa y galactosa, así como la mayor parte de los aminoácidos, son absorbidos en un proceso de transporte en el que también interviene el sodio (transporte activo secundario); la fructosa atraviesa el epitelio intestinal por difusión facilitada, mientras que varios aminoácidos y péptidos pequeños son absorbidos por otros mecanismos de transporte (véase cap. 3, Intercambios asistidos: proteínas transportadoras de membrana). Estos nutrientes ingresan en el torrente sanguíneo por los capilares sistémicos y se distribuyen a través del sistema circulatorio a todas las células del cuerpo. Las grasas, hidrolizadas a ácidos grasos y glicerol y resintetizadas a nuevas grasas en las mismas células intestinales (véase cap. 5, fig. 5-14), son empaquetadas en partículas llamadas *quilomicrones*, que ingresan en el sistema linfático (recuadro 37-1, *El transporte del colesterol*).

Principales glándulas anexas: páncreas e hígado

El páncreas (fig. 37-9), que aporta la mayor parte de la secreción neutralizante, secreta además agua, iones y diversas enzimas inactivas, que luego son activadas. Se diferencia en dos porciones: **páncreas exocrino** y **endocrino**.

Recuadro 37-1

El transporte de colesterol

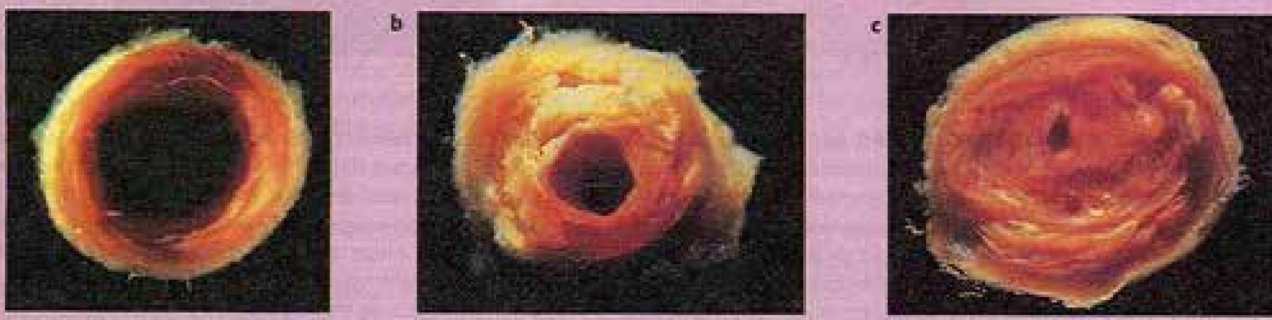
El órgano central en la regulación del colesterol es el hígado, que no sólo lo sintetiza en cantidades necesarias a partir de ácidos grasos saturados, sino que degrada el exceso de colesterol circulante en la sangre que puede ser el resultado de una dieta rica en leche, queso, carne y yemas de huevo. El colesterol es insoluble en agua y es transportado a través del torrente sanguíneo por lipoproteínas que tienen un interior constituido por colesterol y otros lípidos y están recubiertas por una "envoltura" proteica, soluble en agua.

Las lipoproteínas se caracterizan en función de su densidad: los *quilomicrones* son las de densidad menor. Las restantes lipoproteínas tienen una densidad creciente que se debe a un contenido menor de triglicéridos (véase Apéndice 2) y colesterol (la densidad está inversamente relacionada con el contenido de lípidos) y a diferencias en la composición y la abundancia de las proteínas que las forman.

A los quilomicrones le siguen, en orden de densidad creciente, las lipoproteínas de muy baja densidad (VLDL, del inglés *very low density lipoprotein*), las lipoproteínas de baja densidad (LDL, del inglés *low density lipoprotein*) y las lipoproteínas de alta densidad (HDL, del inglés *high density lipoprotein*). Las lipoproteínas se modifican al interactuar con otras lipoproteínas, al ceder o ganar colesterol, ácidos grasos y proteínas, interconvirtiéndose unas en otras.

Las LDL funcionan como los "camiones de reparto" del sistema: llevan el colesterol de la dieta y el recién sintetizado a varios destinos como el hígado y los órganos sintetizadores de hormonas. Las HDL funcionan como "camiones de basura": llevan el exceso de colesterol al hígado para su degradación y excreción. Las LDL intervienen en la deposición de placas de colesterol en las paredes arteriales; las HDL, por el contrario, reducen la deposición de colesterol en las arterias.

El intercambio de sustancias que se produce entre los quilomicrones y las HDL termina vaciando al quilomicrón casi por completo de triglicéridos y lo transforma en un quilomicrón residual que es captado por el hígado. Los ácidos grasos que abandonan los quilomicrones son utilizados como fuente de energía por tejidos como el músculo o depositados en los adipocitos del tejido graso. En el proceso de intercambio también se forman moléculas de LDL que son captadas por los hepatocitos mediante un mecanismo de endocitosis mediada por receptor (véase cap. 3, Intercambios a través de vesículas).



En un tipo de enfermedad cardíaca, la aterosclerosis, el colesterol y otras sustancias grasas se acumulan en las paredes de las arterias coronarias que irrigan al músculo cardíaco. Esta acumulación genera crecimiento anormal y producción de tejidos fibrosos por parte de las células de las paredes. ***(a)*** *Arteria coronaria normal.* ***(b)*** *Corte transversal de una arteria coronaria en la cual se ha desarrollado una aterosclerosis moderada. Se han formado depósitos de grasa y el espacio que queda para el flujo de sangre ha disminuido significativamente.* ***(c)*** *Arteria coronaria en la cual los depósitos se han hecho tan grandes, que sólo queda abierto un canal muy estrecho. Este canal estrecho puede ser completamente bloqueado por un coágulo sanguíneo. El resultado es un ataque cardíaco y la muerte del músculo cardíaco irrigado por la arteria afectada.*

- El páncreas exocrino secreta agua, algunos iones y la *amilasa pancreática* que degrada el almidón, además de otras enzimas que degradan grasas y proteínas como la *tripsina*.
- El páncreas endocrino es una glándula productora de hormonas. Los ramilletes de células pancreáticas, o islotes de Langerhans, secretan las hormonas peptídicas insulina, glucagón, polipéptido pancreático y somatostatina, que son liberadas al torrente sanguíneo. Estas hormonas participan en la regulación de los niveles de glucosa en la sangre y, a su vez, modulan la actividad del páncreas exocrino. Ambos componentes glandulares se hallan bajo control del sistema nervioso autónomo y de otros factores, como los niveles sanguíneos de glucosa y hormonas intestinales.

La otra glándula accesoria importante es el **hígado**, que funciona como una central de transformaciones químicas (fig. 37-10). El hígado sintetiza la *bilis*, que contiene agua, iones, como bicarbonato, sodio y calcio, y ácidos biliares, sintetizados a partir de colesterol, que contribuyen a la digestión de las grasas. La bilis circula a través de conductos que la llevan a la **vesícula biliar**, donde se acumula (fig. 37-11). Las sales de ácidos biliares actúan como detergentes al emulsionar las grasas en el intestino y fragmentarlas en muy pequeñas gotas (micelas). Esto aumenta la superficie en la que se produce el ataque enzimático por parte de las lipasas que degradan los lípidos.

Control endocrino y nervioso de la función intestinal

En el intestino delgado actúan numerosas enzimas (véase cuadro 37-1) cuya actividad es óptima a un pH que varía entre 7 y 8 y que se desnaturalizarían por el pH ácido de los jugos gástricos que entran en el intestino. Por este motivo, la neutralización de la acidez en el duodeno es esencial. La actividad digestiva del intestino también está coordinada y regulada por hormonas provenientes del duodeno, como la *secretina*, que ante la llegada del jugo gástrico estimula la secreción de líquidos alcalinos por parte del páncreas y el hígado. El duodeno también produce otra hormona, la *colecistocinina*, en respuesta a la presencia de grasas y aminoácidos presentes en los alimentos. Esta hormona estimula la liberación de enzimas pancreáticas y el vaciamiento de la

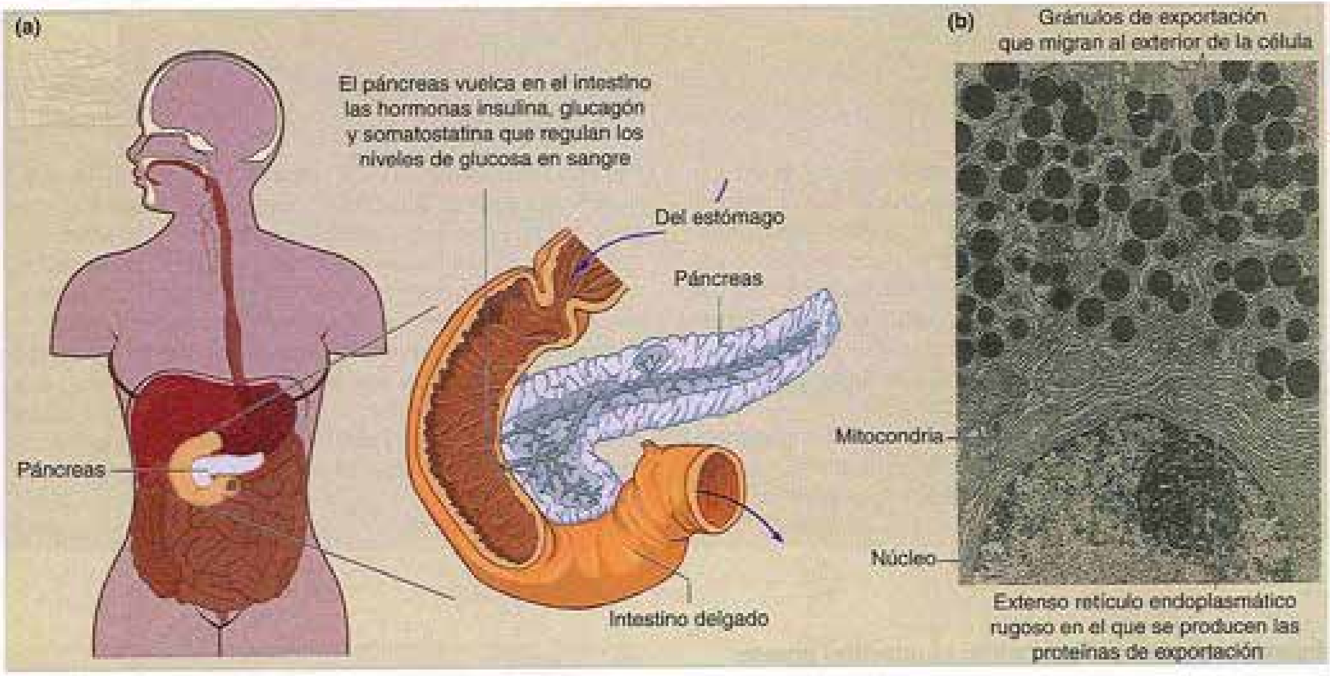


Fig. 37-9. EL PÁNCREAS EN EL SISTEMA DIGESTIVO HUMANO. (a) *El páncreas es una glándula anexa que produce enzimas digestivas y una secreción rica en bicarbonato.* ***(b)*** *Porción de una célula pancreática que produce enzimas digestivas. Otros tipos de células pancreáticas sintetizan las hormonas insulina, glucagón y somatostatina, que desempeñan papeles centrales en la regulación de la glucosa sanguínea.*

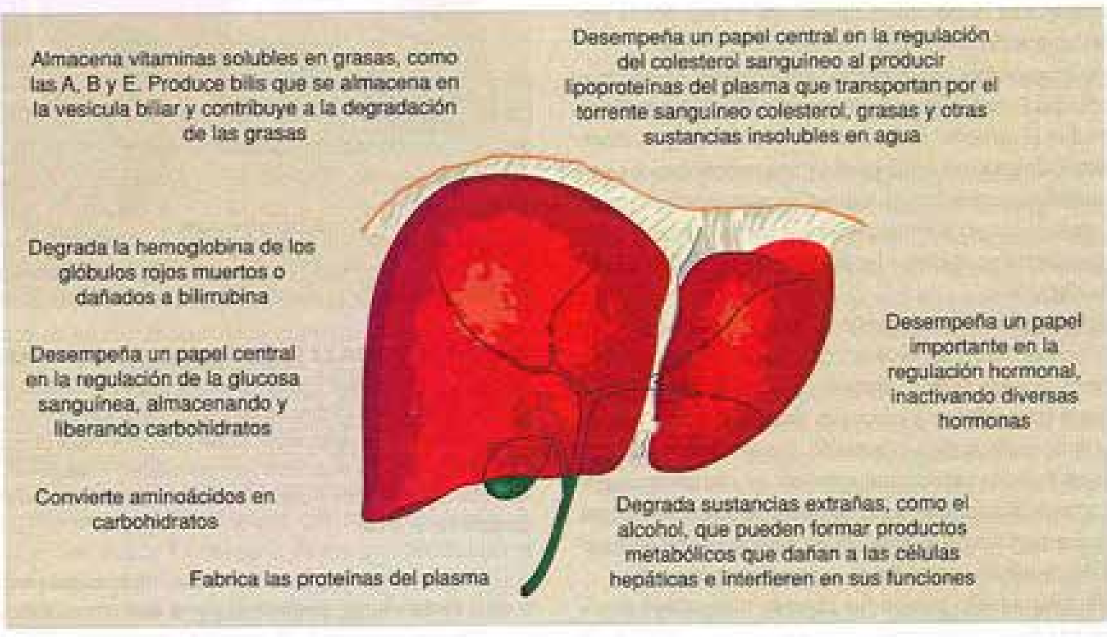


Fig. 37-10. FUNCIONES DEL HÍGADO.

vesícula biliar. El duodeno secreta también el *péptido inhibidor gástrico*, que inhibe la motilidad gástrica y la secreción de gastrina.

El intestino, al igual que el estómago, se encuentra regulado por el sistema nervioso autónomo. El sistema parasimpático promueve las secreciones intestinales, del hígado y del páncreas y aumenta la motilidad intestinal, lo que permite la mezcla y la propulsión del alimento. El sistema simpático inhibe o disminuye estas dos respuestas. El sistema nervioso central coordina la función intestinal a partir de estímulos provenientes del mismo tracto gastrointestinal, de la información sensorial (vista, olfato) y del contexto fisiológico (nivel de actividad, estrés, etc.); el resultado de esta integración nerviosa es comunicada al sistema digestivo mediante el sistema nervioso autónomo. Por otra parte, reflejos locales se integran en los plexos nerviosos de las paredes del tubo digestivo y ayudan a controlar la motilidad y las secreciones del tubo digestivo.

Recuadro 37-2

El cólera

La mortalidad por diarrea infantil, la causa principal de muerte de los niños en muchos países pobres, es el resultado de la pérdida de agua provocada por procesos infecciosos que afectan al sistema digestivo. Una de las causas frecuentes de diarrea es el cólera, una infección intestinal aguda causada por la bacteria *Vibrio cholerae*. Esta enfermedad se puede contraer por la ingestión de agua o alimentos contaminados con la bacteria que, a su vez, la adquirieron por contaminación con las heces de una persona infectada. La enfermedad puede diseminarse rápidamente en áreas con tratamientos inadecuados del agua potable.

La infección por lo común es benigna o asintomática, pero en ciertos casos puede llegar a ser muy grave. Los síntomas son diarrea acuosa profusa, vómitos y entumecimiento de las piernas. La pérdida rápida de líquidos corporales lleva a la deshidratación y a la postración. Sin tratamiento adecuado, puede llevar a la muerte en cuestión de horas. Aunque el cólera puede poner en riesgo la vida, se evita y se trata fácilmente mediante la restitución inmediata de los líquidos y las sales perdidos con soluciones rehidratantes. Los casos graves requieren esta reposición por vía intravenosa. Con la rehidratación rápida de los pacientes con cólera, la mortalidad es menor del 1%.

La prevención del cólera requiere medidas simples pero muy importantes: lavarse las manos con jabón antes de preparar la comida y después de ir al baño; lavar cuidadosamente los vegetales y las frutas con agua potable y si la potabilidad del agua es dudosa, hervirla o agregarle dos gotas de lavandina (solución de hipoclorito de sodio) concentrada (25g/l) por cada litro de agua.

Absorción ulterior y eliminación: el intestino grueso

La absorción de agua, sodio y otros minerales ocurre primariamente en el intestino delgado y continúa en el **intestino grueso** (colon ascendente, transverso y descendente). En el curso de la digestión ingresan en el estómago y en el intestino delgado aproximadamente 7 litros de agua por día. Este líquido proviene del alimento y de la bebida que ingerimos. Cuando la absorción de agua y minerales se interrumpe en el intestino grueso, como ocurre durante una diarrea, puede producirse una deshidratación grave (recuadro 37-2, *El cólera*).

El intestino grueso aloja una población considerable de bacterias simbióticas, incluidas *E. coli* y especies de *Lactobacillus*. Estos microorganismos degradan el alimento que escapó de la digestión y la absorción en el intestino delgado y a partir de él sintetizan aminoácidos y vitaminas. Los humanos aprovechamos algunas de esas vitaminas, como la vitamina K, que no podemos sintetizar. Sin embargo, la mayor parte de las vitaminas que no producimos las obtenemos de distintos componentes de la dieta.

En el intestino grueso hay un pequeño saco ciego, el **apéndice**. Este órgano es un posible "recuerdo" evolutivo de nuestros antecesores herbívoros y no tiene ninguna función digestiva conocida. Sin embargo, el apéndice se puede irritar, inflamar e infectar, es decir, ocasionar la apendicitis. Si supura como resultado de la inflamación, puede eliminar su contenido bacteriano en la cavidad abdominal y producir así una infección grave, conocida como peritonitis, que si no se trata puede resultar mortal. Aunque el apéndice humano no participa en la digestión, es uno de los sitios de interacción de células implicadas en la respuesta inmunitaria.

Finalmente, todo aquello que no fue digerido o absorbido se elimina como *materia fecal*. Como mencionamos, el material que circula por el tubo digestivo y que no es absorbido a través de las células intestinales, nunca ingresa verdaderamente en el organismo. Por lo tanto, existe una clara diferencia entre los procesos de los que resulta la materia fecal y aquellos que generan los productos de excreción que, como veremos en el capítulo 39, provienen del metabolismo celular.

La masa de materia fecal está compuesta por agua, bacterias (sobre todo células muertas) y fibras de celulosa, junto con otras sustancias indigeribles y es lubricada con moco secretado por el epitelio de la mucosa del intestino grueso. Estos desechos se almacenan brevemente en el **recto** y luego se eliminan por el **ano** como heces. Los pigmentos biliares, resultado de la descomposición de la hemoglobina, son responsables del característico color de las heces.

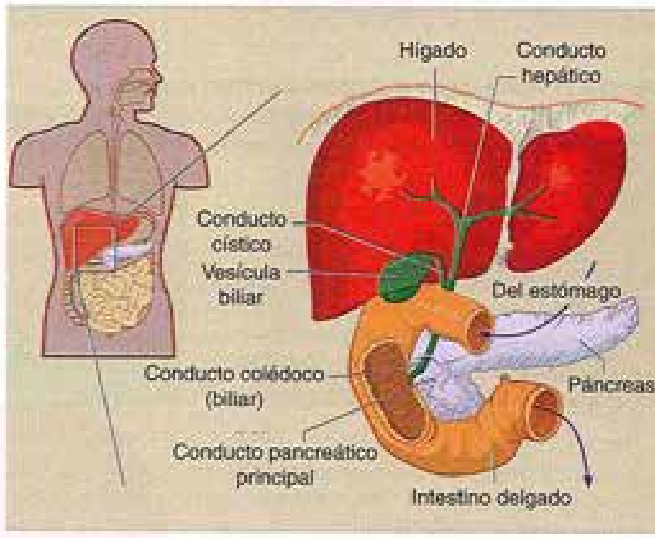


Figura interactiva

Fig. 37-11. EL HÍGADO, LA VESÍCULA BILIAR Y EL PÁNCREAS. *Los conductos del hígado, la vesícula biliar y el páncreas se fusionan en un conducto biliar común poco antes de alcanzar el intestino delgado, donde vacían sus contenidos a través de un pequeño esfínter. En la última porción de este conducto se alojan generalmente los cálculos biliares, formados en su mayor parte por colesterol y sales biliares. Estos cálculos se forman cuando se altera el delicado equilibrio en las concentraciones relativas de los componentes de la bilis.*

La regulación de la glucosa sanguínea

La digestión suministra a cada célula del cuerpo moléculas orgánicas que sirven como fuente de energía y materia prima. Aunque los ver-

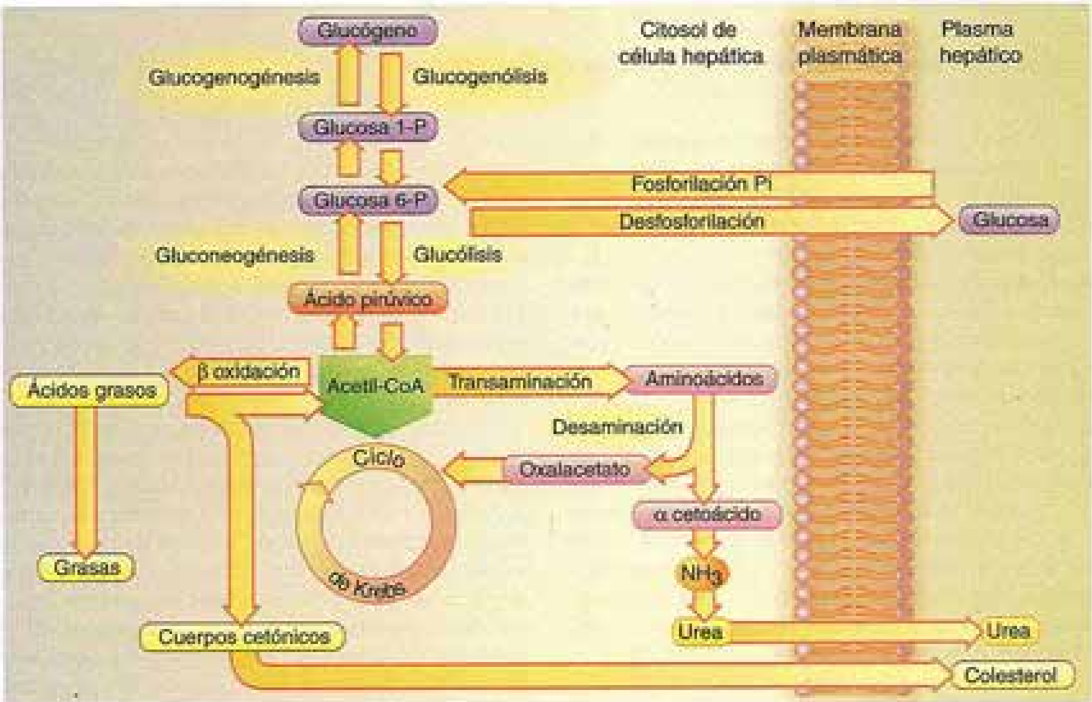


Fig. 37-12. METABOLISMO HEPÁTICO. *Principales vías metabólicas de los hidratos de carbono, los lípidos y las proteínas.*

tebrados rara vez comen en forma permanente, la concentración de glucosa en sangre permanece extraordinariamente constante. Además del páncreas, el hígado, a través de una serie de vías metabólicas que se esquematizan en la figura 37-12, es decisivo para mantener constantes los niveles de azúcar (fig. 37-12)

La glucosa y otros monosacáridos ingresan por absorción desde el tracto intestinal en la circulación sanguínea y llegan al hígado a través del sistema porta hepático (véase cap. 36, Los vasos sanguíneos). Una vez en el hígado, el exceso de glucosa se convierte en glucógeno por medio del proceso de la **glucogenogénesis** y es almacenado como tal en los hepatocitos. Sin embargo, cuando hay glucógeno en exceso, los monosacáridos que llegan al hígado son metabolizados por otra vía, la de la **glucólisis** (véase cap. 5), que origina, entre otros productos, acetil-CoA. La acetil-CoA puede entonces convertirse en glicerol y ácidos grasos y, posteriormente, formar grasas que son almacenadas en los hepatocitos, o bien puede formar parte de los aminoácidos por el proceso de **transaminación** (véase cap. 5, fig. 5-14). El hígado también degrada los aminoácidos en exceso y los convierte en piruvato y luego en glucosa por medio de la **gluconeogénesis**. El nitrógeno de los aminoácidos se excreta en forma de urea por los riñones y la glucosa se almacena como glucógeno. Cuando es necesario, el glucógeno se degrada y libera glucosa, proceso denominado **glucogenólisis**.

La absorción o la liberación de glucosa por parte del hígado está determinada principalmente por hormonas que, de esta manera, mantienen constante la concentración de glucosa en sangre (glucemia). Entre las hormonas que intervienen en este proceso se encuentran la insulina, el glucagón y la somatostatina –todas ellas producidas por el páncreas–, la adrenalina –secretada por la médula suprarrenal–, el cortisol –secretado por la corteza suprarrenal– y la hormona del crecimiento –secretada por la hipófisis– (véase cap. 34).

- La insulina promueve la absorción de glucosa por la mayoría de las células del organismo y disminuye, así, la concentración de la glucosa sanguínea. El principal estímulo para la secreción de insulina es el aumento de la glucemia. La insulina es la única hormona *hipoglucemiante* que se encuentra en los vertebrados y, por esta razón, su déficit origina una delicada enfermedad, la *diabetes mellitus*.
- El glucagón promueve tanto la glucogenólisis como la gluconeogénesis. De esta manera, la glucemia se mantiene estable aun luego de varias horas de ocurrida una ingesta de alimento. La hipoglucemia resulta el estímulo dominante para la secreción de glucagón.
- La somatostatina tiene una variedad de efectos inhibidores que colectivamente ayudan a regular la tasa a la cual la glucosa, y otros nutrientes, son absorbidos desde el tubo digestivo.
- La adrenalina, el cortisol y la hormona del crecimiento son hormonas *hiperglucemiantes*, al igual que el glucagón (véase cap. 34). Sin embargo, a diferencia de éste, actúan en distintas situaciones. Así, la adrenalina actúa en cuadros de estrés agudos y su secreción es estimulada por el sistema simpático. El cortisol, por el contrario, es secretado en situaciones de estrés crónico. Tiene efectos lipolíticos (en el tejido adiposo) y proteolíticos (en el músculo), los que permiten la utilización de ácidos grasos libres y aminoácidos para la gluconeogénesis hepática. La hormona del crecimiento, por su parte, garantiza una provisión adecuada de glucosa para muchos procesos anabólicos.

ENSAYO 37-2

Por falta y por exceso: problemas nutricionales que persisten

Una de las mayores paradojas de los tiempos modernos es que mientras que los países desarrollados se enfrentan con el creciente problema nutricional de la obesidad, en los países pobres cientos de millones de personas se encuentran en estado de desnutrición y mueren, literalmente, de hambre.

En muchas regiones del planeta, el hambre es una condición constante. Durante el ayuno, el cuerpo indefectiblemente comienza a digerirse a sí mismo; la grasa se moviliza, se degrada a glicerol y ácidos grasos, y se libera en el torrente sanguíneo. Después de un día sin ingerir alimento, las reservas de almidón y azúcar del cuerpo se acaban y se comienza a extraer energía de las grasas y, luego, de las proteínas musculares. Gradualmente, la sensación de hambre disminuye y el metabolismo se enlentece –la presión sanguínea cae y el pulso se hace también más lento, disminuyendo el consumo de energía–. A medida que se consumen las proteínas, la piel se seca y el pelo se cae. Los aminoácidos provenientes de las proteínas degradadas se usan para mantener las funciones de órganos vitales como el cerebro, el corazón y los pulmones. Cuando la degradación de proteínas alcanza los anticuerpos, el sistema inmunitario comienza a desmantelarse y se producen infecciones.

El hambre crónica es la expresión más extrema de la pobreza. A pesar de la implementación de programas de ayuda de organismos gubernamentales y no gubernamentales, es una realidad cotidiana para millones de seres humanos, principalmente mujeres y niños. Es un holocausto silencioso que cada día mata a gran parte de la población mundial.

Aunque es una noción probablemente incomprensible para los que sufren hambre, el exceso de alimento también es causa de enfermedad. Cuando se ingieren más calorías de las que se pueden almacenar como glucógeno, el exceso se acumula en forma de grasa en los adipocitos. La obesidad incrementa el riesgo de enfermedad coronaria, diabetes y cáncer. Además de un exceso de calorías, muchas dietas contienen sustancias que ponen en riesgo la salud. En general, se consume una cantidad de sal varias veces mayor que la requerida por nuestros cuerpos, lo cual aumenta el riesgo de hipertensión (presión arterial alta). Otro factor de riesgo es la grasa animal, como la que se encuentra en la carne vacuna y de cerdo. Las dietas ricas en grasa animal pueden provocar niveles altos de colesterol en la sangre, lo que también conduce a la aterosclerosis, uno de varios tipos de arteriosclerosis, que se caracteriza por el engrosamiento y el endurecimiento de las paredes arteriales (véase recuadro 37-1, *El transporte del colesterol*).

La dieta recomendada por los organismos internacionales que intentan resolver los problemas nutricionales consiste en 45-60% de cereales, el 7-14% de vegetales y frutas (distribuidos en 4 a 5 porciones diarias), y el resto de carnes, en particular pescado, aves y otros animales de granja, en detrimento de las carnes rojas.

Dietas tradicionales como las autóctonas de América latina y las de algunas zonas mediterráneas, suplementadas con una proporción mayor de carnes, se ajustarían a las recomendaciones citadas. Lamentablemente, la cultura de las ciudades con sus costumbres y modas importadas lleva a uniformar el consumo de alimentos según el modelo estadounidense-europeo, que a los perfiles de enfermedades endémicas de cada región incorpora otras enfermedades vinculadas con estas dietas.

Muchas personas, en un intento de evitar el aumento de peso o de deshacerse de kilos de más, siguen dietas para adelgazar. La mayoría consisten en reducir la cantidad de calorías que se ingieren a diario. En muchas ocasiones, los mecanismos homeostáticos del cuerpo responden de manera diferente de la buscada y despiertan sensaciones de hambre muy fuertes que obligan a abandonar la dieta y a comer mucho más que antes de comenzar, lo cual conduce, finalmente, a incrementar más el peso. Esto, aparentemente, no sucede si la dieta elegida no es extrema y se acompaña con un buen ejercicio físico. Se puede, entonces, bajar de peso dentro de un contexto de diálogo con el propio cuerpo y siendo conscientes de las respuestas homeostáticas naturales.

El deseo extremo de perder un exceso de peso (exceso subjetivo o real) deriva muchas veces en elecciones peligrosas. La *anorexia nerviosa*, un trastorno alimentario en el que se tiene una falsa percepción del cuerpo, afecta a muchos adolescentes. Las personas anoréxicas creen que están excedidas de peso, cuando en realidad su peso es estándar o incluso inferior. Como consecuencia, apenas comen y así su peso se reduce aún más. Muchas se provocan vómitos, ingieren laxantes y diuréticos o realizan un ejercicio físico intenso. Los casos graves suelen requerir hospitalización y alimentación intravenosa que puede prevenir la muerte súbita por falla cardíaca debido al desequilibrio mineral que provoca este comportamiento.

Otro trastorno alimentario muy común entre los adolescentes es la *bulimia*. Las personas afectadas habitualmente ingieren cantidades enormes de comida y luego se desprenden del exceso de kilocalorías por medio de vómitos, laxantes y ejercicio físico intenso. La acidez del vómito muchas veces causa úlceras en la garganta y afecta los dientes en forma irreversible.

Tanto en la anorexia como la bulimia –ambas enfermedades con fuertes componentes emocionales–, el comportamiento compulsivo hacia el alimento provoca la pérdida de la conexión entre el acto de alimentarse y la sensación de hambre. El tratamiento exitoso de estas enfermedades involucra no sólo un tratamiento médico para restablecer las condiciones nutricionales normales del cuerpo, sino también apoyo psicológico.

Algunos requerimientos nutricionales

Debido a la actividad del hígado, que convierte distintos tipos de moléculas en glucosa, y dado que la mayoría de los tejidos pueden usar ácidos grasos como combustible alternativo, los requerimientos energéticos del cuerpo se pueden satisfacer con una combinación de carbohidratos, proteínas o grasas. Los carbohidratos y las proteínas suministran aproximadamente el mismo número de calorías por gramo de peso seco, en tanto que las grasas aportan alrededor del doble. Tanto el exceso como la falta de alimentos causan desequilibrios graves (ensayo 37-2, *Por falta y por exceso: problemas nutricionales que persisten*).

Recuadro 37-3

Los antioxidantes

La antioxidantes como la vitamina C, el betacaroteno, la vitamina E y el selenio –un mineral esencial– son capaces de neutralizar la acción oxidante de una molécula inestable –un radical libre– sin perder su propia estabilidad electroquímica. Un radical libre se caracteriza por tener un electrón desapareado. Estas moléculas inestables recorren nuestro cuerpo y recuperan su estabilidad electroquímica captando un electrón. Esto las hace muy peligrosas porque en ese proceso "atacan" a moléculas estables. Una vez que el radical libre ha "capturado" un electrón y, así, ha apareado su electrón libre, la molécula que lo perdió se convierte, a su vez, en un radical libre. Así se inicia un ciclo destructivo para las células. Los antioxidantes ofrecen a los radicales libres sus propios electrones, con lo que se evita que las células resulten dañadas.

El exceso de radicales libres se produce mayormente por contaminantes que penetran en nuestro cuerpo. Las partículas de polvo o el humo del tabaco, los herbicidas y los pesticidas o ciertas grasas, entre otros, generan radicales libres cuando los ingerimos o los inhalamos, que pueden afectar las membranas celulares y alterar el DNA, con lo que se facilita el camino para el desarrollo de enfermedades. La acción de los radicales libres está ligada al cáncer y al envejecimiento, así como al daño causado en las arterias por el colesterol "oxidado", lo cual está asociado con enfermedades cardiovasculares.

Además de las calorías, las células del cuerpo necesitan veinte tipos diferentes de aminoácidos para sintetizar proteínas. Cuando falta cualquiera de los aminoácidos necesarios para la síntesis de una proteína particular, esta síntesis no se produce y los otros aminoácidos son convertidos en carbohidratos, que a su vez son oxidados o almacenados. Los vertebrados no pueden sintetizar los veinte tipos de aminoácidos. Los humanos podemos sintetizar sólo doce, a partir de un esqueleto simple de carbono o de otros aminoácidos. Los ocho restantes deben obtenerse de la dieta y se conocen como *aminoácidos esenciales*. Las plantas son la fuente última de aminoácidos esenciales, pero es difícil (aunque no imposible) obtener cantidades suficientes con una dieta completamente vegetariana, sobre todo porque las proteínas vegetales son relativamente deficientes en lisina y triptófano. Sin embargo, mediante una buena combinación, indicada por un especialista, de legumbres, granos y cereales, una persona vegetariana puede obtener los aminoácidos que necesita.

Los mamíferos también requieren, pero no pueden sintetizar, ciertos ácidos grasos poliinsaturados necesarios para la síntesis de grasas y de un grupo de hormonas de acción local conocidas como prostaglandinas (véase cap. 34, Hormonas de acción local: prostaglandinas). Estos ácidos grasos esenciales pueden obtenerlos comiendo plantas o insectos (o comiendo otros animales que se han alimentado de plantas o de insectos).

Las vitaminas son un grupo adicional de moléculas requeridas por las células vivas que las células animales no pueden sintetizar. Muchas funcionan como coenzimas (véase cap. 4, Cofactores en la acción enzimática) y por lo general se requieren en cantidades pequeñas. En el cuadro 37-2 se describen las principales vitaminas. Deficiencias vitamínicas graves, como las que pueden ocurrir en regiones donde la desnutrición es crónica, pueden tener consecuencias tremendas. Aunque los complementos vitamínicos son vitales en casos de desnutrición grave, la ingestión de cantidades excesivas, por encima de las necesarias para una dieta bien balanceada, no tiene un efecto beneficioso. Algunas, como las vitaminas A, D y K, solubles en grasas –que pueden acumularse en los tejidos corporales–, son tóxicas en dosis elevadas (recuadro 37-3, *Los antioxidantes*).

El organismo tiene, además, un requerimiento dietético de varias sustancias inorgánicas, o minerales. Incluyen el calcio y el fósforo, componentes de los huesos, el yodo de la hormona tiroidea, el hierro de la hemoglobina y los citocromos, el sodio, el cloro y el potasio importantes para el balance iónico, el magnesio para el funcionamiento normal del músculo, el flúor, componente de los dientes, el cobre, el cinc y el selenio para diversas funciones. La mayoría de estos elementos están presentes en la dieta común o en el agua corriente. Sin embargo, al igual que las vitaminas, estos minerales deben suplementarse a la dieta cuando la ingestión es insuficiente, o cuando el individuo no es capaz de asimilarlos normalmente.

A lo largo de este capítulo hemos seguido el recorrido del alimento, deteniéndonos en los procesos clave de digestión y absorción. En el siguiente capítulo analizaremos las diferentes estrategias metabólicas de los animales que les permiten mantenerse activos.

Cuadro 37-2. *Vitaminas*

Designación (letra y nombre) y solubilidad	Fuentes principales	Función	Síntomas de la deficiencia
A (retinol) Liposoluble	Yema de huevo, vegetales amarillos o verdes (zanahoria y brócoli), frutas, hígado, manteca, leche fortificada. Se forma por escisión de la molécula de la provitamina betacaroteno	Formación de pigmentos visuales; mantenimiento de la estructura epitelial normal. En el hueso, promueve la formación de colágeno III y IV	Retardo del crecimiento, fragilidad y fractura de huesos largos; ceguera nocturna, piel seca, resquebrajada
B_1 (tiamina) Hidrosoluble	Cerebro, hígado, riñón, corazón, carne de cerdo, granos enteros, levadura	Formación de las coenzimas importantes en el ciclo de Krebs	Beriberi (trastorno neurológico), neuritis, insuficiencia cardíaca. Deficiencia común en alcohólicos
B_2 (riboflavina) Hidrosoluble	Leche, huevos, hígado, granos enteros, hortalizas	Formación de coenzimas (forma parte del transportador de electrones FAD)	Fotofobia, fisuras en la piel, dermatitis
B_3 (niacina o ácido nicotínico) Hidrosoluble	Granos enteros, hígado y otras carnes, levaduras, leche, huevo, hortalizas, queso	Formación de coenzimas (forma parte de los transportadores de electrones NAD, NADP y CoA)	Pelagra (fatiga, dermatitis, diarrea), lesiones de la piel, trastornos digestivos
B_5 (ácido pantoténico) Hidrosoluble	Presente en la mayoría de los alimentos	Forma parte de la CoA	Trastornos neuromotrices y cardiovasculares, malestar gastrointestinal, náuseas
B_6 (piridoxina) Hidrosoluble	Granos enteros, hígado, riñón, pescado, levaduras, leguminosas	Formación de coenzimas (un derivado participa en el metabolismo de los aminoácidos y de los ácidos grasos)	Dermatitis, trastornos nerviosos, convulsiones
B_{12} (cianocobalamina) Hidrosoluble	Hígado, riñón, cerebro, huevos, productos lácteos	Maduración de los glóbulos rojos, coenzima del metabolismo de los aminoácidos	Anemia, glóbulos rojos mal formados
Vitamina H (Biotina) Hidrosoluble	Yema de huevo, hígado, chocolate. Sintetizada por bacterias intestinales	Vinculada con la síntesis de ácido graso, fijación del CO_2 y metabolismo de los aminoácidos	Dermatitis escamosa, dolores musculares, debilidad
Ácido fólico Hidrosoluble	Hígado, vegetales de hoja verde oscuro. Sintetizada por bacterias intestinales	Coenzima para la síntesis de ácidos nucleicos y la formación de glóbulos rojos	Problemas en la maduración de los glóbulos rojos, anemia
C (ácido ascórbico) Hidrosoluble	Cítricos y otras frutas, tomates, hortalizas de hojas verdes, papas	Necesaria para la síntesis de la sustancia fundamental (matriz extracelular del tejido conjuntivo), colágeno y dentina	Escorbuto (problemas de cicatrización y reparación ósea), problemas en la formación de fibras de tejido conectivo, debilidad, pérdida de peso
D (calciferol) Liposoluble	Aceite de pescado, hígado, leche fortificada y otros productos lácteos. Se forma por la acción de la luz solar sobre un compuesto derivado del colesterol	Favorece la absorción de Ca^{2+} del intestino, interviene en la formación de los huesos y los dientes	Raquitismo (formación defectuosa de los huesos), deformidades óseas
E (tocoferol) Liposoluble	Hortalizas de hojas verdes, germen de trigo, semillas, aceites de cereales	Antioxidante; mantiene la resistencia de los glóbulos rojos a la hemólisis, cofactor en la cadena de transporte de electrones	Fragilidad aumentada en los glóbulos rojos; aumento del catabolismo de los ácidos grasos insaturados y consecuente deficiencia en las membranas celulares
K (naftoquinona) Liposoluble	Vegetales de hoja	Interviene en la síntesis de los factores de coagulación hepáticos	Coagulación sanguínea deficiente

En síntesis

La evolución de los sistemas digestivos

1. Algunos invertebrados tienen un sistema digestivo muy simple, con una sola abertura; otros presentan especializaciones en distintos tramos del tubo digestivo. En los vertebrados, el sistema digestivo está dividido en numerosos compartimientos. Esto permite una división del trabajo que optimiza la eficiencia en cada etapa: captación y digestión del alimento, absorción y eliminación de los desechos.

El tubo digestivo de los vertebrados

2. El sistema digestivo de los vertebrados es un tubo largo y sinuoso que se extiende desde la boca hasta el ano. La cavidad digestiva no forma parte del medio interno de un organismo, porque es una prolongación de la superficie externa del cuerpo.
3. En un corte transversal del tubo digestivo se pueden diferenciar cuatro capas principales: la mucosa, la submucosa, la capa muscular externa y la serosa. La capa muscular externa está formada por dos capas de músculo liso, cuyas contracciones coordinadas producen los movimientos peristálticos. En varias zonas, la capa muscular se engruesa y forma válvulas que controlan el paso del alimento de un compartimiento a otro del tubo digestivo (esfínteres).
4. La fragmentación mecánica del alimento comienza en la boca. En muchas de las aves, esta función se lleva a cabo en buches de almacenamiento que contienen arena y grava. La mayoría de los mamíferos tienen dientes y una lengua que mueve y mezcla el alimento y lo dirige hacia la parte posterior de la boca. Las secreciones de las glándulas salivales humedecen y lubrican el alimento; en algunos casos contienen una enzima que digiere los hidratos de carbono (amilasa).
5. El alimento parcialmente digerido abandona la boca en la forma de bolo alimenticio, pasa a la faringe y luego al esófago (deglución). Los líquidos y los sólidos son impulsados a lo largo del esófago por movimientos peristálticos controlados por el sistema nervioso autónomo. La faringe es un órgano compartido entre los sistemas digestivo y respiratorio. El esófago atraviesa el diafragma y se abre en el estómago. La mayor parte el sistema digestivo se aloja en la cavidad abdominal, que está recubierta por el peritoneo.
6. Luego de atravesar el esfínter esofágico inferior, el alimento llega al estómago, cavidad rodeada por una pared muscular fuertemente replegada. La mucosa estomacal, relativamente gruesa, secreta ácido clorhídrico y pepsinógeno (que junto con el agua constituyen el jugo gástrico). El ácido clorhídrico destruye a la mayoría de los microorganismos, disgrega los componentes fibrosos e inicia la conversión del pepsinógeno en pepsina, una enzima que hidroliza proteínas. El moco secretado por el mismo estómago lo protege de la acidez. El estómago puede absorber agua, iones, alcohol y algunos medicamentos; en su interior, el alimento se convierte en una masa semilíquida que se mueve por peristalsis a través de otro esfínter (píloro), que constituye el límite con el intestino delgado. El funcionamiento del estómago se encuentra bajo el control de los sistemas nervioso autónomo y endocrino.
7. En el intestino delgado se completa la digestión de los hidratos de carbono y las proteínas y se inicia la de las grasas. El intestino delgado es un tubo largo y muy plegado. La presencia de pliegues en la submucosa, vellosidades en la mucosa y microvellosidades en las células epiteliales le proporcionan una gran superficie de contacto con el alimento. Se divide en tres regiones: el duodeno, donde ocurre la mayor parte de la digestión, y el yeyuno y el íleon, donde tiene lugar la absorción. Las células secretoras liberan moco, que lubrica el contenido intestinal, agua que lo hidrata y enzimas que continúan la digestión. El duodeno recibe las secreciones del páncreas y del hígado. Los últimos pasos de la digestión son catalizados por enzimas secretadas por las microvellosidades.
8. Las moléculas simples que resultan de la digestión de los hidratos de carbono, proteínas, lípidos y otros polímeros orgánicos son absorbidas a través de las paredes de las vellosidades. Los monosacáridos glucosa y galactosa, y la mayor parte de los aminoácidos, son absorbidos mediante transporte activo. La fructosa atraviesa el epitelio intestinal por difusión facilitada. Varios aminoácidos y péptidos pequeños son absorbidos por otros mecanismos de transporte. Estos nutrientes ingresan en los capilares sistémicos y la sangre los distribuye por todo el cuerpo. Las grasas, hidrolizadas a ácidos grasos y glicerol y resintetizadas, son empaquetadas en quilomicrones que ingresan en el sistema linfático.
9. Las principales glándulas anexas son el páncreas y el hígado. El páncreas aporta la mayor parte de la secreción neutralizante. Secreta agua, algunos iones, amilasa y otras enzimas que degradan grasas y proteínas. El hígado sintetiza la bilis, que contiene agua, iones y ácidos biliares que contribuyen a la digestión de las grasas. La bilis circula a través de conductos que la conducen a la vesícula biliar, donde se acumula y se vuelca en el duodeno. Las sales de los ácidos biliares emulsionan las grasas en el intestino.
10. La neutralización de la acidez de los jugos gástricos que llegan al duodeno es esencial, porque las enzimas que actúan en el intestino presentan una actividad óptima a valores de pH comprendidos entre 7 y 8. La actividad digestiva del intestino también está coordinada y regulada por hormonas provenientes del duodeno. Al llegar el jugo gástrico, la secretina estimula la secreción de líquidos alcalinos en el páncreas y el hígado. Ante la presencia de grasas y aminoácidos, la colecistocinina estimula la liberación de enzimas pancreáticas y el vaciamiento de la vesícula biliar. El péptido inhibidor gástrico inhibe la motilidad gástrica y la secreción de gastrina. El intestino se encuentra regulado por el sistema nervioso autónomo.
11. El intestino grueso continúa con la absorción de agua, sodio y otros minerales. Aloja bacterias simbióticas que degradan el alimento aún no digerido y sintetizan aminoácidos y vitaminas que el organismo humano aprovecha. El apéndice es un pequeño saco ciego que no tiene ninguna función digestiva conocida aun-

En síntesis *(Cont.)*

que sí inmunitaria. Todo aquello que no fue digerido o absorbido se elimina como materia fecal (compuesta por agua, bacterias, fibras de celulosa y otras sustancias indigeribles). Estos desechos se almacenan brevemente en el recto y luego se eliminan por el ano.

La regulación de la glucosa sanguínea

12. En los vertebrados, la concentración de glucosa en la sangre permanece constante gracias a las actividades del páncreas y el hígado. En el hígado, la glucogenogénesis convierte el exceso de monosacáridos en glucógeno, que se almacena en los hepatocitos. Si hay exceso de glucógeno, los monosacáridos son metabolizados por la vía de la glucólisis, que origina acetil-CoA y otros productos. La acetil-CoA se puede convertir en glicerol y ácidos grasos, y formar grasas que son almacenadas en los hepatocitos, o puede ser incorporada a los aminoácidos a través de la transaminación. El hígado degrada los aminoácidos en exceso y los convierte en piruvato y luego en glucosa por medio de la gluconeogénesis. El nitrógeno de los aminoácidos se excreta en forma de urea a través de los riñones. Cuando el cuerpo requiere glucosa, la obtiene a partir del glucógeno, mediante la glucogenólisis.
13. La absorción o la liberación de glucosa por parte del hígado está determinada principalmente por hormonas que mantienen constante la glucemia: insulina, glucagón y somatostatina (producidas por el páncreas), adrenalina (médula suprarrenal), cortisol (corteza suprarrenal) y hormona del crecimiento (hipófisis).

Algunos requerimientos nutricionales

14. Los requerimientos energéticos del cuerpo se pueden satisfacer por una combinación de carbohidratos, proteínas o grasas. La síntesis de proteínas requiere veinte tipos diferentes de aminoácidos. El organismo humano puede sintetizar sólo doce; los ocho restantes, llamados aminoácidos esenciales, los obtiene de la dieta. Para la síntesis de grasa y prostaglandinas, los mamíferos necesitan ciertos ácidos grasos polinsaturados que no pueden sintetizar y también deben obtenerse de la dieta.
15. El organismo tiene, además, un requerimiento dietético de varias sustancias inorgánicas: calcio y fósforo (componentes de los huesos), yodo (hormona tiroidea), hierro (hemoglobina y citocromos), sodio, cloro y potasio (balance iónico), magnesio (músculo), flúor (dientes), cobre, cinc y selenio.

Cuestionario

1. En su cuento *Una chica con todo* (1957), Theodore Sturgeon describe un virus extraterrestre que se reproduce en los primates y les confiere la capacidad de expulsar las vísceras a través de la boca. Se trata de un mecanismo de defensa disparado por el miedo (el individuo sobrevive porque el virus le permite regenerar los órganos expulsados). En determinado momento, uno de los protagonistas, infectado por el virus, vomita sus vísceras sobre uno de sus compañeros. La escena es presenciada por una tercera persona, Katherine, que de inmediato intenta ayudar a la víctima. Katherine "se abalanzó con las manos desnudas sobre esa cosa. El contacto de una fracción de segundo, aun bajo la intensa lluvia, fue suficiente para que su piel se achicharrara y se consumiera. La sensación debe de haber sido como introducir las manos en aceite hirviendo". ¿Por qué le pasó esto a Katherine?
2. En 1922, William Beaumont, que se desempeñaba como cirujano en el fuerte Mackinac (Michigan), inició una serie de experimentos que permitieron comprender por primera vez los procesos digestivos que ocurren en el estómago humano. Beaumont tenía un paciente de 19 años, el canadiense William St. Martin, que había recibido un balazo en el vientre. El proyectil atravesó la pared del abdomen del joven y le produjo una perforación en el estómago que nunca se cerró por completo. Beaumont comprendió que se le presentaba una oportunidad sin precedentes y le pidió autorización a St. Martin para hacer algunas pruebas en su estómago (en los ochos años siguientes hizo más de 200 experimentos). Entonces le insertó un tubo a través de la perforación estomacal, con el propósito de sacar muestras del contenido en distintas situaciones. Algunos experimentos consistían en observar la composición de los jugos gástricos ante la ingestión de diferentes alimentos. En otros casos, sacaba muestras de los alimentos para observar el proceso de digestión.
   Complete el siguiente cuadro, indicando en la tercera columna los procesos digestivos que habría observado Beaumont si hubiera tenido acceso a las diferentes regiones del tubo digestivo de St. Martin. Suponga que las muestras fueron tomadas después de que el canadiense comiera un emparedado de carne, lechuga y tomate.

Lugar	Enzima u otra sustancia	Acción
Boca	Amilasa salival	
Estómago	HCl	
Estómago	Pepsina	
Intestino delgado	Bilis	
Intestino delgado	Amilasas	
Intestino delgado	Lipasas	
Intestino delgado	Proteinasas	

Cuestionario *(Cont.)*

3. La mayoría de las enzimas que digieren proteínas son secretadas en una forma inactiva y luego son activadas por enzimas especiales secretadas en el tubo digestivo. Explique la ventaja adaptativa de este proceso en dos pasos.
4. Hace aproximadamente un siglo, Iván Pavlov estudió los reflejos condicionados en su perro Bécar. Pavlov sabía que si le mostraba comida, las glándulas salivales de Bécar secretaban saliva, pero si hacía sonar una campanilla en ausencia de comida, no había salivación. Entonces expuso a Bécar a los dos estímulos (le mostraba comida y al mismo tiempo hacía sonar una campanilla). Después de repetir esto varias veces, llegó un momento en que Bécar salivaba ante el sonido de la campanilla sin que le mostraran comida. ¿Qué demostró este experimento?
5. La cirrosis hepática y otras afecciones del hígado producen cuatro síntomas principales: ictericia (una coloración amarillenta de los ojos y la piel), pérdida de sangre no controlada, sensibilidad incrementada a las drogas e inflamación de distintas partes del cuerpo (piernas, cavidad abdominal). Explique cada uno de estos síntomas desde el punto de vista de la función hepática.

Sección 6 / Situación problemática
El camino de los alimentos



Tasa metabólica y regulación térmica

Donde hay vida, hay calor.

LEONARDO DA VINCI

Como vimos en el capítulo 4, en todos los seres vivos se producen transformaciones energéticas por medio de las cuales los organismos obtienen energía útil para todas sus funciones vitales. La fuente primaria de energía para los animales –así como para otros grupos de organismos– está representada por el alimento asimilado. Esta fuente de energía potencial (contenida principalmente en los enlaces carbono-carbono de los compuestos orgánicos presentes en el alimento) puede ser reconvertida en el mismo tipo de energía contenida en los enlaces químicos de otros compuestos en los procesos metabólicos. La energía potencial de los alimentos también es transformada en gran medida en energía cinética involucrada en el movimiento de estructuras subcelulares, de órganos internos como el corazón y de la locomoción de todo el organismo. La energía contenida en el alimento puede además utilizarse directamente y liberar energía calórica de manera controlada y eficiente. En el presente capítulo analizaremos diferentes mecanismos metabólicos que les permiten a los animales mantenerse activos.

La tasa metabólica

Medición de la producción metabólica de calor

Cada organismo utiliza y transforma la energía a una velocidad característica. La velocidad a la cual un organismo utiliza energía se denomina **tasa metabólica**.

Como vimos, cada vez que se emplea una cantidad de energía, inevitablemente una fracción de ella se disipa como calor. La tasa metabólica puede entonces estimarse como la tasa de liberación de calor de un organismo. A este respecto, existen dos métodos básicos para estimar la tasa metabólica. El primero de ellos es el método de *calorimetría directa*, que consiste en medir la liberación de calor de un organismo por medio de un calorímetro (véase cap., 4 fig. 4-9). Este dispositivo permite absorber y medir el calor liberado por un animal durante cierto tiempo. Si bien este método es preciso y directo, habitualmente conlleva complicaciones experimentales que lo hacen poco práctico. El otro método es el de *calorimetría indirecta*, que comprende diversos tipos de procedimientos. El más utilizado es la medición de la tasa de consumo de O_2, ya que la oxidación de los com-

Cuadro 38-1. *Producción de calor durante la oxidación de hidratos de carbono, lípidos y proteínas*

Los volúmenes de gases se expresan en condiciones estándares de presión y temperatura (0 °C y 760 mm Hg)

Compuesto orgánico	Calorías por mg oxidado	Calorías por cm^3 de O_2 consumido	Calorías por cm^3 de CO_2 producido
Hidratos de carbono	4,1	5,05	5,05
Lípidos	9,3	4,74	6,67
Proteínas (oxidación a urea)	4,2	4,46	5,57

puestos orgánicos presentes en el alimento constituye el primer paso para transformar la energía potencial del alimento en los otros tipos de energía; por lo tanto, la velocidad (o tasa) a la cual es utilizado el O_2 por las células es proporcional al calor finalmente liberado por el organismo. En el cuadro 38-1 puede verse que la liberación de calor por cm^3 de oxígeno consumido es similar para los principales compuestos orgánicos presentes en el alimento (hidratos de carbono, lípidos y proteínas). Así, la medición de la tasa de consumo de O_2 es mejor indicador de la tasa metabólica que la tasa de liberación de CO_2, porque la producción de calor expresada por cm^3 de CO_2 producido es más variable que la producción de calor estimada mediante el consumo de O_2, según el tipo de compuesto orgánico que se haya metabolizado.

Sin embargo, el método de consumo de O_2 tiene una limitación importante, pues no permite medir las transformaciones energéticas que ocurren por vías anaeróbicas (véase cap. 5, En ausencia de oxígeno). Si bien en la mayoría de los casos el grado de anaerobiosis es despreciable frente a la magnitud de los procesos aeróbicos, hay excepciones importantes, como es el caso de los organismos que habitan en el fondo de cuerpos de agua, que viven sujetos a niveles reducidos de oxígeno (hipoxia).

En el cuadro 38-1 puede observarse también que los lípidos poseen el mayor rendimiento calórico por gramo de compuesto orgánico oxidado. Este hecho explica por qué las grasas constituyen la principal reserva energética de la mayor parte de las especies animales, en especial de las que requieren una economía importante de peso corporal para el movimiento y la locomoción, como por ejemplo las aves voladoras. Sin embargo, en ciertos grupos de animales que no necesitan economizar peso, como los moluscos bivalvos que son sésiles, el principal combustible de reserva puede ser otro. En este caso es el glucógeno, que se almacena en el hígado y que puede ser utilizado rápidamente degradándose a glucosa, el compuesto que, por vía sanguínea, abastecerá a todos los tejidos.

Tasa metabólica y temperatura

Como vimos en el capítulo 4, tanto las reacciones de degradación (catabólicas) como de síntesis (anabólicas) están catalizadas por enzimas. Uno de los principales factores que determinan la velocidad a la cual ocurren las reacciones enzimáticas es la temperatura. La tasa metabólica, que involucra un amplio espectro de reacciones catalizadas enzimáticamente, depende en consecuencia de la temperatura: se acelera a temperaturas elevadas y disminuye a medida que desciende (fig. 38-1).

Para cada proteína –incluida cada enzima– existe un intervalo de temperaturas relativamente estrecho dentro del cual se mantiene la conformación tridimensional que es óptima para su funcionamiento. Por encima del límite superior de este intervalo, la proteína comienza a perder su conformación, proceso conocido como desnaturalización (véase cap. 4, Otros reguladores de la actividad enzimática). Una vez que ocurre la desnaturalización, las enzimas –y otras proteínas cuya función depende de que conserven una conformación específica– se inactivan. Las temperaturas bajas también pueden hacer que los procesos fisiológicos se detengan. El agua ligeramente salada, que es el constituyente principal de los tejidos vivos, se congela a aproximadamente −1 °C. La concentración de las moléculas que no quedan inmovilizadas en los cristales de hielo aumenta y, en consecuencia, se interrumpen por completo las interacciones normales entre ellas. Frente a estas limitaciones dadas por los procesos bioquímicos, la mayoría de los animales ven restringidos sus hábitats a ambientes en los cuales la temperatura varía desde apenas por debajo del punto de congelación hasta 45 °C a 50 °C.

Estrategias frente a los cambios de temperatura ambiente

Los animales hacen frente a los cambios de temperatura ambiente, dentro del rango tolerable de temperaturas, mediante dos estrategias principales. En una de éstas, la temperatura corporal varía en la medida en que varíe la temperatura ambiente. El grupo de animales que cumple con esta condición comprende la gran mayoría de los invertebrados, los peces, los anfibios y los reptiles. Desde una perspectiva histórica, en un primer momento estos animales se denominaron *poiquilotermos* (del griego *poikilos*, que significa "cambiante"). Sin embargo, varios de los grupos animales denominados poiquilotermos presentan una temperatura corporal relativamente constante, debido a que viven en hábitats térmicamente estables, como el fondo de los océanos. Por ello, luego se consideró que, para caracterizar mejor a este conjunto de animales, se debía utilizar el término *ectotermos*, ya que de esta manera se hacía referencia a los animales cuya temperatura corporal puede aumentar exclusivamente debido a una fuente externa de calor (por ejemplo, exponiéndose al sol). Sin embargo, como todo organismo, estos animales desarrollan una producción metabólica de calor, si bien ésta suele ser relativamente reducida a las temperaturas ambientes a las que suelen estar expuestos. Estos problemas muestran la causa por la cual en la actualidad estas posibles clasificaciones se encuentran en re-

visión por parte de varios autores. En un sentido más amplio, podríamos decir que estos animales son **termoconformadores**, ya que no presentan mecanismos compensatorios especiales que regulen su temperatura corporal frente a los cambios ambientales y exhiben en general un aislamiento térmico reducido que facilita el intercambio de calor con el ambiente.

Otro grupo de organismos mantienen una temperatura corporal relativamente constante frente a los cambios de temperatura ambiente, que se regula mediante mecanismos endógenos. La primera denominación utilizada para designar a este grupo de animales fue la de *homeotermos* (del griego *hómoios*, que significa constante), que se refería estrictamente a aves y mamíferos. A posteriori, varios autores prefirieron emplear el término *endotermos* para caracterizar a los animales cuya producción interna de calor les permite mantener una temperatura corporal diferente de la ambiental. Esta categoría incluye a las aves y los mamíferos, pero también a otros animales vertebrados e invertebrados que regulan en forma parcial su temperatura corporal mediante la producción de calor metabólico. En este capítulo emplearemos el término **termorreguladores** para referirnos a aquellos animales que regulan total o parcialmente su temperatura corporal. Diferenciaremos, no obstante, dos categorías de termorreguladores. Por un lado, llamaremos **termorreguladores homeotermos** a los animales que en todo momento mantienen una temperatura regulada y constante en todo su núcleo corporal. Tal es el caso de las aves y los mamíferos. Por otro lado, llamaremos **termorreguladores heterotermos** a aquellos animales que ya sea en alguna región específica de su cuerpo (*heterotermos regionales*) o bien durante un lapso acotado de tiempo (*heterotermos temporales*) pueden regular una temperatura corporal diferente de la ambiental. Un ejemplo de heterotermia regional es el de los atunes, que recorren grandes distancias con una natación sostenida gracias al aumento local de temperatura en sus músculos. Un ejemplo de heterotermia temporal es el de ciertos insectos que aumentan su temperatura corporal antes de emprender el vuelo en un ambiente frío; este aumento se produce por la contracción simultánea de músculos antagónicos. Por último, en el caso particular de los mamíferos hibernantes, la temperatura corporal se sigue regulando durante la permanencia en hibernación, si bien a un nivel más bajo. Además, tanto la entrada como la salida de este estado de hibernación son procesos finamente regulados que se llevan a cabo dentro de límites bien definidos, por lo cual estos animales claramente mantienen su condición de termorreguladores (recuadro 38-1, *La vida en suspensión*).

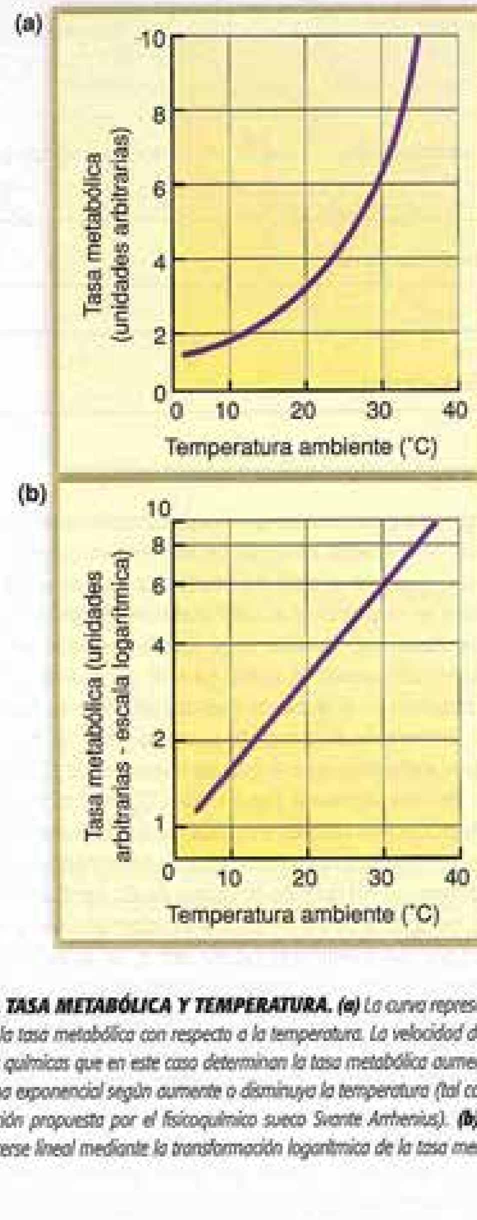


Fig. 38-1. TASA METABÓLICA Y TEMPERATURA. ***(a)*** *La curva representa la dependencia de la tasa metabólica con respecto a la temperatura. La velocidad del conjunto de reacciones químicas que en este caso determinan la tasa metabólica aumenta o disminuye en forma exponencial según aumente o disminuya la temperatura (tal como lo predice una ecuación propuesta por el fisicoquímico sueco Svante Arrhenius).* ***(b)*** *Esta relación puede hacerse lineal mediante la transformación logarítmica de la tasa metabólica.*

Los animales termoconformadores

Adaptaciones a temperaturas extremas

Muchos animales termoconformadores, tanto acuáticos como terrestres, pueden sobrevivir y funcionar normalmente en ambientes con temperaturas bajas. Mientras que algunos animales simplemente evitan el frío por medio de la migración o la búsqueda de microclimas más cálidos, otros se enfrentan a temperaturas congelantes. Los termoconformadores acuáticos pueden vivir sin congelarse en aguas cuya temperatura varía entre 0 °C y −2 °C. Los termoconformadores terrestres, en cambio, son particularmente susceptibles al congelamiento porque la temperatura del aire en ciertas áreas del planeta puede descender hasta −50 °C.

Cuando un tejido se congela, la formación y el crecimiento de cristales de hielo, con el consiguiente aumento de volumen, rompe las células. Varios artrópodos polares poseen mecanismos que previenen el congelamiento de sus tejidos. Además, algunos invertebrados y muy pocos vertebrados son capaces de tolerar el congelamiento de una fracción significativa de su agua corporal. En los insectos se llega a congelar más del 90% del agua corporal, en los moluscos alcanza el 50% a 80% y en algunos anfibios y reptiles, entre el 35% y el 50%. En todos los casos sólo se congela el líquido extracelular, debido a la presencia de sustancias que actúan como núcleos de cristalización. La formación de cristales de hielo aumenta la concentración osmótica en el medio extracelular, lo cual a su vez produce la salida de agua de las células y el consiguiente aumento de la osmolaridad intracelular, que disminuye el punto de congelamiento (o fusión) del interior celular (véase cap. 3, recuadro 3-2).

Otra sustancia que disminuye el punto de congelamiento, al mismo tiempo que protege a los tejidos de los posibles daños de la congelación, es el glicerol, que se ha encontrado en muchos insectos. Existen otros anticongelantes muy eficientes, como es el caso de una glu-

Recuadro 38-1

La vida en suspensión

La hibernación (del latín *hiber*, "invierno") es un proceso que llevan a cabo varias especies de animales termorreguladores homeotermos; de esta manera, cuando las reservas de alimento son escasas, se reduce el gasto energético. Los hibernantes son principalmente mamíferos pequeños: unos pocos insectívoros, hámsters, ardillas, algunas zarigüeyas sudamericanas y algunos murciélagos. Contrariamente a la creencia popular, los osos no hibernan, sino que permanecen en un sueño invernal, durante el cual su temperatura corporal desciende unos pocos grados y es frecuente que periódicamente se despierten. Varias especies de aves llevan a cabo un proceso que en esencia es igual a la hibernación, pero en una escala de tiempo diaria; este proceso se conoce como torpor y es característico de aves pequeñas como los colibríes. Los termorreguladores homeotermos pequeños poseen una tasa metabólica por gramo de peso corporal bastante mayor que la de los termorreguladores homeotermos grandes, por lo cual la necesidad de ahorrar energía es crucial para ellos.

Los animales termorreguladores homeotermos que hibernan continúan regulando su temperatura corporal a valores más bajos que los habituales. Cuando estos animales entran en hibernación, de inmediato se establece una nueva temperatura de referencia en el termostato hipotalámico, lo que implicará una reducción de la tasa metabólica basal. Durante la hibernación, el animal ajusta constantemente su aislamiento térmico, con lo cual mantiene constante su temperatura corporal. Cuando la temperatura ambiente desciende demasiado, aumenta el grado de termogénesis. Durante la hibernación ocurren otros cambios: el latido cardíaco se hace más lento y muchas enzimas se inactivan y así se reducen diversos procesos metabólicos. Aparentemente, incluso el envejecimiento se detiene; en comparación, los animales hibernantes viven más que los no hibernantes de tamaño similar. Sin embargo, a pesar de estos profundos cambios fisiológicos, los hibernantes no dejan de percibir el ambiente externo. Varios estímulos ambientales pueden despertar al animal de la hibernación; entre ellos, el aumento de la temperatura ambiente es el estímulo que normalmente desencadena la salida de la hibernación. Esta última fase del proceso de hibernación se encuentra asimismo finamente regulada: de inmediato se producen el restablecimiento de la temperatura de referencia normal y el consiguiente aumento de tasa metabólica; la sangre entonces es bombeada masivamente hacia el núcleo corporal, lo cual produce un rápido calentamiento del animal.



En los murciélagos, como en los demás animales hibernantes, son muy importantes los depósitos de grasa parda, un tejido que tiene una gran capacidad de producir calor. Si bien este tejido se activa toda vez que se realiza termogénesis (o producción de temperatura) no tiritante, es especialmente importante para que el animal pueda calentarse rápido a la salida de la hibernación. Obsérvese la profusa irrigación que posee este tejido, lo cual permite distribuir el calor producido al resto de los tejidos por medio del sistema circulatorio.

coproteína que les permite a ciertos peces antárticos nadar en aguas marinas con temperaturas cercanas a los −2 °C; esta glucoproteína evitaría el congelamiento del pez al interferir la formación de la red de cristales de hielo dentro del animal.

Las temperaturas frías no tan extremas pueden representar también una limitación para la vida de los animales cuya temperatura corporal varía con la del ambiente. En los animales terrestres existe la alternativa de elegir microambientes que les permita alcanzar una temperatura corporal adecuada para mantenerse activos, ya sea en el interior de una cueva o mediante la exposición relativamente prolongada a los rayos solares. En especies de peces e invertebrados acuáticos, la situación es diferente. Así, un descenso importante de la temperatura durante el invierno, que no llegue a producir congelamiento, puede sin embargo provocar un descenso significativo de la tasa metabólica de esas especies. Ese descenso de la tasa metabólica llevaría a que los animales se mantengan inactivos durante la estación fría, al no poder contar con la energía necesaria para llevar a cabo todos sus procesos vitales. Sin embargo, varias especies tienen la posibilidad de realizar una *compensación metabólica*, que consiste en aumentar la tasa metabólica, inicialmente disminuida, luego de transcurrido cierto tiempo de aclimatación a una temperatura más fría. Un mecanismo muy común mediante el cual se produce esta compensación es el aumento de la velocidad de síntesis de las enzimas involucradas en el metabolismo energético. De esta manera, transcurrido el tiempo necesario de aclima-

tación, los termoconformadores acuáticos sujetos a una temperatura invernal adquieren una tasa metabólica similar a la que tenían durante la estación más cálida y de este modo se mantienen activos durante todo el año (fig. 38-2).

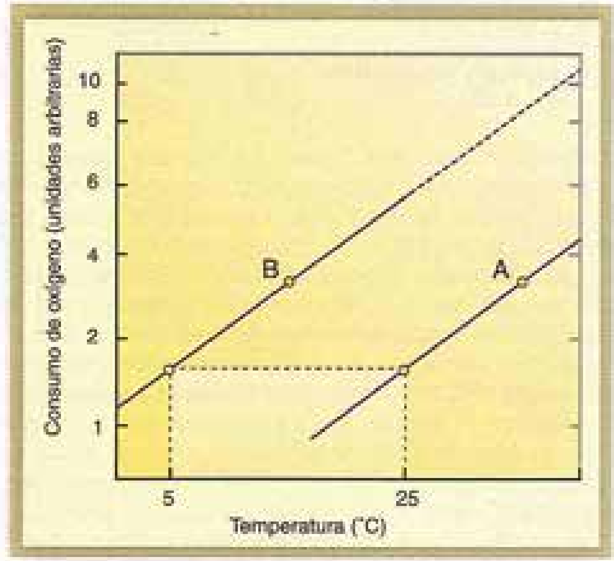


Fig. 38-2. COMPENSACIÓN METABÓLICA EN TERMOCONFORMADORES. *La curva A muestra la respuesta metabólica (consumo de O_2) de un animal aclimatado a 25 °C, una temperatura que puede corresponder al promedio de temperatura del verano en climas templados. Cuando llega el invierno, muchas especies son capaces de realizar una compensación y su respuesta metabólica se desplaza según indica la curva B. Suponiendo que la temperatura promedio del invierno es de 5 °C, la compensación efectuada permite que la tasa metabólica de un animal aclimatado a 25 °C en el verano sea similar a la tasa metabólica de un animal aclimatado a 5 °C durante el invierno. Esta adaptación permite que los animales termoconformadores puedan mantenerse activos durante la estación fría del año.*

La regulación de la temperatura corporal

El equilibrio térmico

Los animales que regulan su temperatura corporal, manteniéndola constante frente a los cambios ambientales, deben inevitablemente establecer un equilibrio térmico entre la cantidad de calor generado internamente (*calor metabólico*) y la cantidad de calor que se disipa del organismo hacia el ambiente. Esta disipación de calor hacia el ambiente puede ocurrir tanto por conducción térmica, que requiere el contacto físico con el medio circundante (agua o aire), como por radiación térmica, que se refiere a la emisión de calor en forma de ondas electromagnéticas. La capacidad de un organismo para disipar calor en forma pasiva, ya sea por conducción como por radiación, se define con el término *conductancia térmica*. Esta conductancia puede variar por ajustes compensatorios que ocurren en el organismo (que regulan por ejemplo, el espesor del pelaje y la cantidad de sangre que circula hacia la periferia del cuerpo). La diferencia entre la temperatura corporal y la temperatura ambiente (es decir, el *gradiente térmico*) también influye en el intercambio de calor con el medio y varía de acuerdo con los valores de la temperatura ambiente.

Otro mecanismo que contribuye a disipar calor es la *evaporación*, que consiste en un proceso de enfriamiento mediante la evaporación de agua en la superficie corporal del organismo. Cada gramo de agua que se evapora absorbe de la piel unas 585 calorías, que es el calor necesario para pasar de la fase líquida a la gaseosa (vapor de agua). El agua que se evapora es provista en la mayoría de los casos por el proceso de *sudoración*; el jadeo en los perros y otros animales homeotermos es otra vía alternativa que disipa calor por evaporación desde las vías respiratorias.

El hipotálamo: termostato de los mamíferos

Hace más de 200 años, el médico inglés Charles Blagden (1748-1820), secretario de la Sociedad Real de Londres, entró en una habitación que había sido calentada a una temperatura de 126 °C y llevó consigo a algunos amigos, un pequeño perro en una cesta y un trozo de carne. El grupo permaneció allí 45 minutos. El doctor Blagden y sus dos amigos salieron sin verse afectados. Lo mismo le ocurrió al perro (la canasta había evitado que sus patas se quemaran por el calor del piso), pero el trozo de carne estaba cocido. Como lo ilustra este episodio, la capacidad de un animal vivo de regular la temperatura interna de su cuerpo es un factor crítico para su supervivencia.

En los animales termorreguladores homeotermos, la temperatura corporal se mantiene por un sistema de regulación automático, un termostato fisiológico situado en el hipotálamo, en la base del cerebro (véase cap. 33, fig. 33-3). A continuación describiremos los componentes más importantes de este sistema de regulación, basándonos, principalmente, en el termostato de un mamífero. En las aves, el control térmico parece ser más complejo y aún no se ha caracterizado por completo.

El termostato fisiológico recibe e integra la información procedente de los termorreceptores (receptores de frío y de calor) ampliamente distribuidos en el interior del cuerpo, incluido el propio hipotálamo (véase cap. 32, Canales de entrada de información: los receptores y las vías sensoriales).

Cuando se produce un cambio de la temperatura corporal, los termorreceptores envían impulsos nerviosos al hipotálamo. Allí, la información recibida es comparada con el valor de referencia prefijado en el termostato y, sobre la base de esta comparación, éste inicia las respuestas apropiadas. A diferencia del termostato de una estufa, que controla un único mecanismo de apertura y cierre, el termostato hipotalámico dispone de una variedad de respuestas complejas que se esquematizan en la figura 38-3 y se describen a continuación (fig. 38-3) (recuadro 38-2, *Sistemas de integración y control*).

Los receptores cutáneos de calor y de frío constituyen una fuente importante de información sobre los cambios de temperatura ambiente. Sin embargo, la información sobre la temperatura sanguínea que registran los receptores del propio hipotálamo se impone a la información proveniente de los receptores periféricos y así se asegura que la temperatura del núcleo corporal permanezca constante.

El aumento de la temperatura corporal, o fiebre, no se debe a un mal funcionamiento del termostato hipotalámico sino que, por el contrario, se debe a un reajuste del valor de referencia. El reajuste del termostato se inicia en presencia de sustancias llamadas pirógenos (que producen fiebre). Se ha comprobado que la temperatura alta mejora la respuesta inmunitaria, que reduce el crecimiento de patógenos. Sin

Recuadro 38-2

Sistemas de integración y control

Los sistemas de integración y control se regulan por medio de *circuitos de retroalimentación*, que registran la información proveniente del ambiente o del medio interno de un organismo. Un circuito de retroalimentación "negativo" se refiere a que la retroalimentación reduce o revierte la diferencia detectada por el sistema; es "positivo" cuando se produce un mecanismo de amplificación. En los seres vivos, los circuitos de retroalimentación negativa son los más comunes.

Un circuito de retroalimentación consta de una entrada, una referencia contra la que se compara la información que ingresa al sistema, y una salida. Cuando la información de entrada es distinta de la referencia, se activa un sistema que la minimiza o la amplifica. Un ejemplo simple de un sistema de retroalimentación negativa es el termostato que regula un calefactor. Cuando la temperatura del ambiente detectada (información de entrada) se eleva por encima del valor de temperatura preestablecido por el termostato (valor de referencia), la diferencia generada indica que se apague el calefactor (salida) y así la temperatura del ambiente comienza a descender. Cuando alcanza valores por debajo del nivel de referencia, se genera de nuevo una diferencia y el calefactor se vuelve a encender. En los organismos también funcionan sistemas de retroalimentación positiva que amplifican las diferencias detectadas. Un ejemplo es el de la regulación del ciclo menstrual (véase cap. 41, Regulación hormonal en las hembras: el ciclo menstrual). En realidad, los sistemas no se "apagan o encienden" por completo, como en el caso del calefactor. Raras veces están completamente activados o desactivados y el control homeostático es modulado mucho más finamente. Sin embargo, el principio es el mismo: una desviación de la condición "preestablecida" estimula una respuesta que reduce la desviación.

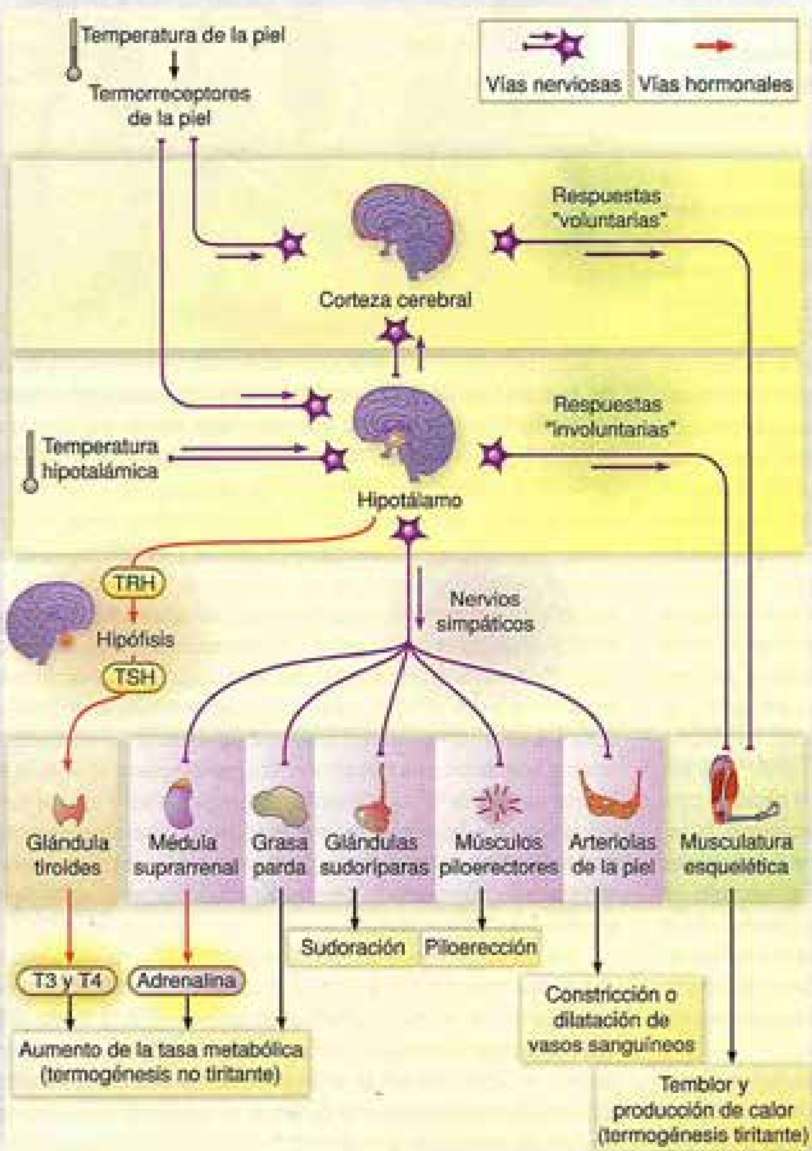


Fig. 38-5. REGULACIÓN DE LA TEMPERATURA EN LOS MAMÍFEROS. *La temperatura corporal en los mamíferos está regulada por los sistemas nervioso y endocrino. El centro regulador de la temperatura está en el hipotálamo, que recibe la información de los termorreceptores situados en la piel y en ciertas estructuras internas, como el mismo hipotálamo. En este esquema, las líneas violeta representan vías nerviosas y las flechas rojas indican vías hormonales. Las fibras nerviosas simpáticas comunican a ciertos efectores muchas de las respuestas que se elaboran en el hipotálamo tendientes a controlar la temperatura: vasoconstricción periférica, erección del pelaje, termogénesis no tiritante o sudoración. La termogénesis tiritante está mediada por motoneuronas que pueden tener además control voluntario. En el ser humano, la ruta hormonal desempeña un papel secundario (en otros animales, sin embargo, es la vía principal en la regulación de la temperatura). La hormona liberadora de la tirotrofina –TRH– es segregada por el hipotálamo y estimula a la hipófisis a fabricar la hormona estimulante del tiroides –TSH–. Esta hormona estimula al tiroides, que sintetiza así las hormonas triyodotironina (T3) y tiroxina (T4). Estas hormonas tiroideas estimulan el metabolismo energético celular al actuar directamente sobre los mitocondrias.*

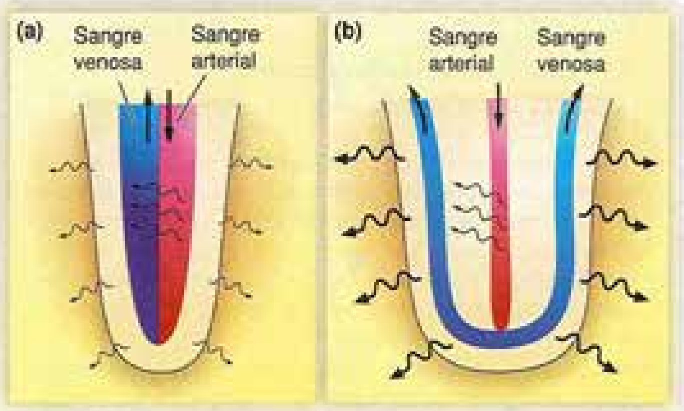


Fig. 38-4. MECANISMOS EN CONTRACORRIENTE. *Las extremidades de muchos termorreguladores homeotermos poseen un patrón de circulación sanguínea que reduce la pérdida de calor.* ***(a)*** *Las arterias (en rojo) que llevan sangre al extremo de una aleta, van cediendo gradualmente calor a las venas (en azul) que retornan la sangre hacia el núcleo corporal. De esta manera, la pérdida de calor desde la sangre se minimiza.* ***(b)*** *Si el retorno venoso ocurriese por la periferia, se disiparía mucho más calor. De hecho, en algunos animales como los delfines el retorno venoso de la sangre puede producirse por la vía indicada en (a), con lo que se conserva calor, o bien por la vía indicada en (b), con lo que se disipa el calor metabólico producido luego de una natación intensa.*

embargo, por encima de 42 °C, el organismo puede sufrir un shock térmico fatal si no se toman medidas adecuadas en el momento oportuno. Al comenzar la fiebre, un individuo típicamente siente frío y con frecuencia tiene escalofríos. Ello se debe a que, aunque la temperatura del cuerpo se esté elevando, aún es inferior a la nueva temperatura fijada en el termostato.

Regulación térmica en el frío

A medida que un animal termorregulador homeotermo se enfrenta a temperaturas cada vez más frías, se establece un aumento del gradiente térmico y se produce en consecuencia una disipación mayor del calor corporal, debido a lo cual, en una primera instancia, la temperatura del cuerpo disminuye. Si bien esta disminución es muy leve (décimas de grado), es suficiente para desencadenar una serie de respuestas compensatorias que tienden a restablecer la temperatura corporal en el valor de referencia hipotalámico. En consecuencia, se producen cambios en la circulación sanguínea y en la piloerección (erección del pelaje en mamíferos conocido como "pelos de punta"), respuestas mediadas por el sistema nervioso simpático (véase cap. 31, Sistema nervioso autónomo: simpático y parasimpático). Así, estos mecanismos reducen la conductancia térmica.

La constricción de los vasos sanguíneos próximos a la superficie de la piel reduce de manera significativa la pérdida de calor desde la superficie corporal. De hecho, la sangre es el principal elemento que conduce y homogeneiza el calor en el núcleo corporal. Por otra parte, las extremidades de muchas especies de termorreguladores homeotermos, en especial las de los que habitan en ambientes muy fríos, poseen una irrigación sanguínea en *contracorriente*, muy eficiente para conservar el calor en esas partes del cuerpo. En este mecanismo, las arterias y las venas que irrigan las patas, las aletas u otras extremidades se encuentran muy próximas entre sí y ubicadas en el núcleo de la extremidad. De este modo, el calor transportado por la sangre arterial que circula hacia el extremo de una aleta, por ejemplo, va siendo cedido en gran medida a la sangre que retorna por las venas hacia el núcleo corporal y de esta manera se recupera gran parte del calor que de otra forma se disiparía hacia el ambiente (fig. 38-4).

La piloerección es otra respuesta pasiva que permite conservar calor. Al ser estimulados los músculos piloerectores, el pelaje adquiere mayor grosor y atrapa en consecuencia una cantidad mayor de aire, que es el que actúa como aislante térmico, dada su baja conductividad térmica. En las aves tiene lugar un proceso equivalente en relación con el plumaje. Numerosas especies de termorreguladores homeotermos presentan además cambios estacionales del pelaje o del plumaje, que aumentan el aislamiento térmico (es decir, reducen la conductancia) durante la estación más fría del año. La capa de grasa subcutánea también es un aislante térmico importante que puede sufrir variaciones estacionales. Esta capa de grasa tiene especial importancia en mamíferos marinos de climas fríos, como las focas, ya que cuando están en el agua el pelaje pierde todo el aire que había atrapado y por lo tanto deja de ser útil como aislante térmico.



Fig. 38-5. MECANISMOS COMPORTAMENTALES DE REGULACIÓN TÉRMICA. *En el frío, muchos animales pequeños, como estas crías de pingüino, se agrupan para evitar la pérdida de calor. El agrupamiento disminuye la relación efectiva superficie/volumen y, por lo tanto, la pérdida de calor del cuerpo.*

Las respuestas comportamentales constituyen una alternativa muchas veces importante que permite la conservación eficiente del calor. Así, es común encontrar agrupamientos de crías de aves, como pingüinos que habitan en climas polares (fig. 38-5). Al ser menor la relación superficie/volumen en el conjunto de crías, en comparación con esta relación considerada para cada cría por separado, se reduce la disipación de calor hacia el ambiente.

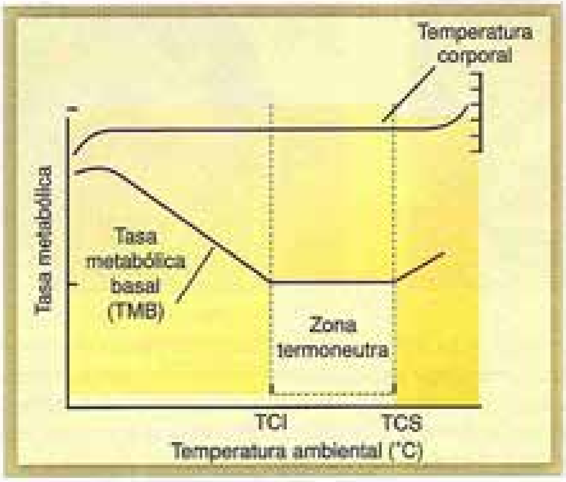


Fig. 38-6. TASA METABÓLICA DE LOS TERMORREGULADORES HOMEOTERMOS. *A diferencia de la tasa metabólica de los animales termoconformadores observada en la figura 38-2, la tasa metabólica de los animales termorreguladores homeotermos varía según las tres fases indicadas en este gráfico. A temperaturas ambientales relativamente moderadas, la tasa metabólica se mantiene constante (tasa metabólica basal, TMB) y sólo se producen cambios pasivos en la conductancia térmica (vasoconstricción o vasodilatación, piloerección). Esto permite que se mantenga el equilibrio térmico y, por lo tanto, la temperatura corporal. Ese intervalo de temperatura ambiente se conoce como zona termoneutra. Por debajo de cierta temperatura crítica inferior (TCI), la conductancia se encuentra reducida a un mínimo y el animal debe necesariamente aumentar la tasa metabólica (por termogénesis tiritante o no tiritante) con lo cual se mantiene el equilibrio térmico. Por encima de una temperatura crítica superior (TCS), la conductancia ya no puede aumentarse más y, para mantener constante la temperatura corporal, el animal debe utilizar métodos activos de disipación de calor (sudoración o jadeo) que requieren un gasto energético adicional.*

Cuando la disminución de la temperatura corporal se hace un poco más pronunciada por efecto de las temperaturas bajas, además de reducirse la conductancia térmica hasta un mínimo mediante vasoconstricción periférica y piloerección, se ponen en juego respuestas activas tendientes a aumentar la producción de calor del organismo (fig. 38-6). Este aumento se produce por la contracción de músculos esqueléticos antagónicos que no realizan trabajo efectivo, sino que liberan calor (*termogénesis tiritante*, que produce la típica respuesta de tiritar), o bien mediante el aumento de la tasa metabólica en otros tejidos, en especial aquellos con elevada capacidad de producir calor (*termogénesis no tiritante*). Un ejemplo de este tipo de tejido es la grasa parda, que se encuentra inervada por el sistema simpático. Por otra parte, una secreción mayor de ciertas hormonas, principalmente las hormonas tiroideas, produce un aumento de la tasa metabólica en numerosos tejidos (véase fig. 38-3). Esta mayor secreción hormonal es una respuesta que también elabora el hipotálamo como centro integrador de la regulación térmica (véase recuadro 38-1).

Regulación térmica frente al calor

A medida que la temperatura ambiente se acerca a la temperatura corporal, se produce un flujo mayor de sangre hacia la superficie del organismo, lo que permite aumentar la conductancia térmica y favorecer la disipación pasiva de calor hacia el ambiente. Los mamíferos que viven en climas cálidos tienen áreas superficiales expuestas de mayor tamaño que los animales que viven en el frío, debido a lo cual disipan calor de un modo más eficiente (fig. 38-7).

Sin embargo, a temperaturas mayores que la temperatura corporal, el gradiente térmico se hace negativo y se produce un ingreso de calor en el organismo por conducción y radiación, que se suma al calor metabólico. La evaporación se convierte entonces en el único mecanismo que disipa calor del organismo. Los caballos y los seres humanos transpiran por toda la superficie de sus cuerpos. Los perros y algunos otros animales jadean, de modo que el aire pasa rápidamente sobre sus lenguas húmedas y grandes y evapora la saliva (fig. 38-8). Los gatos se lamen a medida que la temperatura aumenta y la evaporación de la saliva enfría su superficie corporal. Para los animales que disipan calor por evaporación, la regulación a temperaturas altas necesariamente implica una pérdida de agua. Esto, a su vez, estimula la sed y la conservación de agua por los riñones.

Algunas especies de termorreguladores homeotermos poseen adaptaciones que les permiten sobrevivir en climas de calor extremo. Tal es el caso del camello. En primer lugar, debido a las características de sus nefronas, este animal es capaz de absorber gran parte del agua y excretar una orina mucho más concentrada. Además, también puede perder más agua, proporcionalmente, que un ser humano. Si una persona pierde el 10% del peso corporal como agua, comienza a delirar y se vuelve sorda e insensible al dolor. Si la pérdida llega al 12%, el individuo es incapaz de tragar y no puede recuperarse sin ayuda. Los camellos pueden tolerar la pérdida de más del 25% de su peso en agua y pueden resistir sin beber durante toda una semana en los meses de verano y hasta tres semanas en invierno. Probablemente, el hecho más importante es que el camello puede tolerar una fluctuación de hasta 6 °C en su temperatura interna. Esta tolerancia significa que puede dejar que su temperatura se eleve durante las horas de luz y que descienda durante la noche. El camello comienza el día con una temperatura por debajo de su temperatura media. Se estima que debido a esta capacidad de "almacenar calor" en su organismo, el camello ahorra hasta 5 litros de agua por día, que de otra manera perdería por sudoración (fig. 38-9).

La estrategia de almacenar calor que tienen los camellos sería prácticamente inviable para un animal de pequeño tamaño, debido a que por su mayor relación superficie/volumen, este último se sobrecalentaría en exceso al ingresar calor desde el ambiente. De hecho, la mayoría de los pequeños mamíferos del desierto tienen hábitos nocturnos, con lo que evitan las temperaturas elevadas.

Tasa metabólica y tamaño corporal

Como se muestra en la figura 38-10, los mamíferos de pequeño tamaño poseen una tasa metabólica específica (por gramo de peso corporal) significativamente mayor que los de mayor tamaño (fig. 38-10). En efecto, un gramo de ratón consume O_2 a una velocidad más de 10 veces mayor que un gramo de elefante. Esta relación entre tasa metabólica específica y tamaño corporal puede extenderse también a los otros grupos de animales. El significado de esta diferencia es un interrogante que muchos fisiólogos aún están intentando dilucidar. Las investigaciones realizadas hasta el momento indican que existirían varios factores involucrados, entre los que pueden contarse las relaciones de superficie y volumen relativo de diversos órganos, así como varios factores de escala relacionados con la geometría de los sistemas de distri-

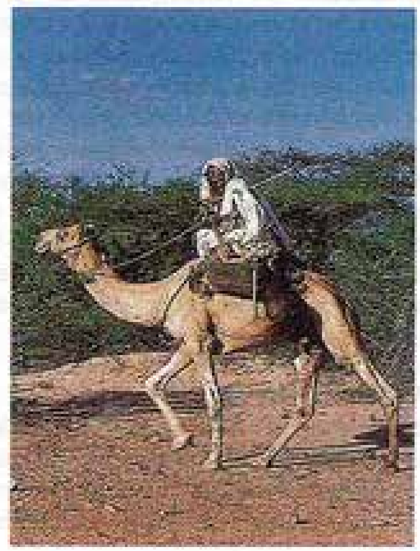


Fig. 38-7. ADAPTACIONES MORFOLÓGICAS AL CLIMA. *En los termorreguladores homeotermos, el tamaño de las extremidades y otras áreas expuestas del cuerpo es indicativo, muchas veces, del clima donde viven.* ***(a)*** *El zorro fenec (Fennecus zerda) vive en el desierto del Sahara y tiene orejas grandes, ricos en vasos sanguíneos. Cuando la sangre fluye a través de la red de capilares superficiales, el exceso de calor del cuerpo se disipa.* ***(b)*** *El zorro rojo del este de los Estados Unidos, al igual que el zorro de las Pampas de América de Sur, ambos de climas templados, tienen orejas de tamaño intermedio.* ***(c)*** *El zorro ártico (Alopex lagopus) tiene orejas relativamente pequeñas. A veces, en animales de una misma especie que viven en una zona geográfica extensa, pueden hacerse correlaciones similares entre el ambiente y características como el tamaño, el peso y el color, que condicionan el intercambio térmico.*



Fig. 38-8. PÉRDIDA DE CALOR POR EVAPORACIÓN. *Los termorreguladores homeotermos tienen varios mecanismos que les permiten producir evaporación de agua y enfriarse.* ***(a)*** *Los perros disipan el calor jadeando, lo cual implica respiraciones cortas, poco profundas; y la producción de una saliva copiosa. Cuando hace calor, un perro jadea a una velocidad de 300 a 400 veces por minuto, en comparación con la tasa respiratoria de 10 a 40 veces por minuto que tiene en ambientes fríos. El jadeo, a diferencia de la sudoración, no da por resultado la pérdida de sal o de otros iones importantes.* ***(b)*** *Entre los animales que pueden transpirar a través de toda su área superficial se encuentra el hipopótamo. Su sudor, a diferencia del sudor incoloro de los humanos y del caballo, es de color rosa.* ***(c)*** *Los elefantes, que carecen de glándulas sudoríparas, mojan su piel seca y gruesa con lodo o con agua. También descargan calor moviendo sus orejas, que están altamente vascularizadas.*

FIG. 38-9. ADAPTACIONES A LA VIDA EN EL DESIERTO. *Enfrentando el sol, un camello expone a la radiación solar la menor área posible de la superficie de su cuerpo. Su cuerpo está aislado por grasa en la parte superior, lo cual minimiza la ganancia de calor por radiación. Antiguamente se pensaba que las gibas de los camellos eran tanques de almacenamiento de agua, pero en realidad son depósitos de grasa localizados. La giba actúa como un aislante que impide que el calor fluya hacia la parte central del cuerpo. Una distribución uniforme de grasa, que es decididamente útil en los animales del Ártico, no lo sería para los habitantes de los climas cálidos. La parte inferior del cuerpo del camello, que es mucho menos aislante, irradia calor hacia el suelo. Nótense las vestimentas sueltas del camellero. Cuando se usa este atuendo, el sudor se evapora de la superficie de la piel. En cambio, cuando se utilizan vestimentas ajustadas, el sudor se evapora de la superficie de las vestimentas y se pierde gran parte del efecto refrigerante. Los vestidos sueltos, que atrapan aire, también sirven para mantener el calor de los habitantes del desierto durante las noches frías. Otras adaptaciones del camello a la vida en el desierto son las de sus orificios nasales aplanados, que retardan la pérdida de agua, y sus pestañas largas, que les protegen los ojos de la arena.*



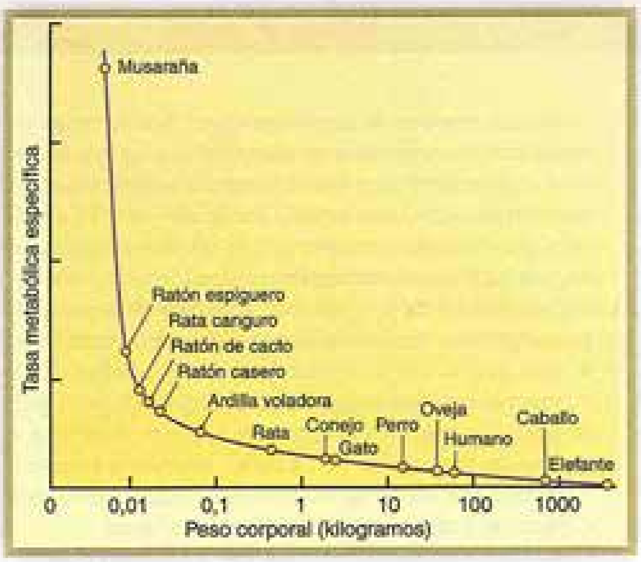


Fig. 38-10. TASA METABÓLICA Y TAMAÑO CORPORAL EXPRESADO EN PESO. *Los mamíferos más pequeños tienen una tasa metabólica por gramo de peso corporal más elevada que la de los mamíferos de mayor tamaño. Esto los obliga a consumir diariamente una cantidad de alimento que, en relación con su peso corporal, es mucho mayor que en el caso de los mamíferos grandes.*

Figura interactiva

bución de nutrientes hacia los distintos tejidos. Al mismo tiempo hay una sugestiva correlación entre la intensidad a la cual los animales transforman la energía y el tiempo de vida; la tendencia general indica que los animales pequeños, que poseen una tasa metabólica específica elevada, viven menos tiempo.

En este capítulo hemos visto que ciertos animales pueden aprovechar el calor generado por su propio metabolismo para mantener una temperatura corporal que les permita un funcionamiento eficiente dentro de un amplio intervalo de temperaturas ambientales. Esta adaptación les ha permitido a muchas especies la colonización de diversos ambientes, incluidos los más fríos del planeta.

En síntesis

La tasa metabólica

1. La tasa metabólica es la velocidad a la que un organismo utiliza la energía disponible. Se estima como la tasa de liberación de calor del organismo, que se obtiene midiendo la liberación de calor (calorimetría directa) o la tasa de consumo de oxígeno (calorimetría indirecta).
2. La tasa metabólica se incrementa cuando aumenta la temperatura y disminuye a medida que la temperatura desciende. Los procesos bioquímicos determinan los hábitats que pueden ocupar los animales. El rango de temperatura en el que pueden vivir abarca desde apenas por debajo del punto de congelación hasta 45-50 °C.
3. Los animales termoconformadores no poseen mecanismos compensatorios para regular su temperatura corporal frente a los cambios ambientales. En general, presentan un aislamiento térmico reducido que facilita el intercambio de calor con el ambiente. La gran mayoría de los invertebrados, los peces, los anfibios y los reptiles pertenecen a este grupo.
4. Los animales termorreguladores presentan mecanismos endógenos que mantienen la temperatura corporal relativamente constante frente a los cambios de temperatura ambiente. Entre estos animales se distinguen dos categorías: los termorreguladores homeotermos y los termorreguladores heterotermos. Los termorreguladores homeotermos mantienen la temperatura regulada y constante en todo su núcleo corporal y en todo momento (aves y mamíferos). Los termorreguladores heterotermos pueden mantener una temperatura corporal diferente de la ambiental en alguna región específica de su cuerpo (heterotermos regionales) o durante cierto lapso de tiempo (heterotermos temporales).

Los animales termoconformadores

5. Algunos invertebrados y unos pocos vertebrados son capaces de tolerar el congelamiento de una fracción significativa de su agua corporal. En todos los casos, sólo se congela el líquido extracelular, debido a la presencia de sustancias que actúan como núcleos de cristalización. Los cristales de hielo aumentan la concentración osmótica del medio extracelular. Esto produce la salida del agua de las células; entonces, aumenta la osmolaridad intracelular y el punto de congelamiento disminuye. Otras sustancias, como el glicerol, también actúan como anticongelantes.
6. Los animales terrestres que viven en regiones frías no extremas pueden elegir microambientes que les permiten alcanzar una temperatura corporal adecuada para mantenerse activos. En especies de peces e invertebrados acuáticos, un descenso importante de la temperatura (por encima del punto de congelamiento) provoca la disminución de la tasa metabólica. Algunos de estos animales realizan una compensación: un aumento de la tasa metabólica les permite mantenerse activos todo el año.

En síntesis *(Cont.)*

La regulación de la temperatura corporal

7. Los animales termorreguladores establecen un equilibrio térmico entre el calor metabólico y la cantidad de calor que disipan. La conductancia térmica, capacidad de disipar calor en forma pasiva, puede ocurrir por conducción o por radiación térmica. La conductancia varía a causa de ciertos ajustes compensatorios que ocurren en el organismo (cambios en el espesor del pelaje, irrigación periférica), frente a los cambios de temperatura ambiente que se producen dentro de cierto intervalo.
8. En los animales termorreguladores homeotermos, un termostato fisiológico situado en el hipotálamo mantiene la temperatura corporal. En los mamíferos, el termostato recibe e integra la información procedente de los termorreceptores distribuidos dentro del cuerpo. Cuando cambia la temperatura, estos receptores envían impulsos nerviosos al hipotálamo, donde la información recibida es comparada con el valor de referencia y se inician las respuestas apropiadas. Los receptores cutáneos de calor y de frío constituyen una fuente importante de información sobre los cambios de temperatura ambiente.
9. El aumento de la temperatura corporal (fiebre) no se debe a un mal funcionamiento del termostato hipotalámico, sino a un reajuste del valor de referencia que se produce en presencia de pirógenos. La temperatura alta mejora la respuesta inmunitaria dirigida contra los agentes patógenos.
10. Cuando un animal termorregulador homeotermo enfrenta temperaturas frías, el gradiente térmico aumenta y se disipa más calor corporal. La disminución de la temperatura corporal desencadena cambios en la circulación sanguínea y en la piloerección. Estos cambios reducen la conductancia térmica y restablecen la temperatura corporal al valor de referencia hipotalámico.
11. Numerosas especies de termorreguladores homeotermos presentan cambios estacionales del plumaje o el pelaje, que aumentan el aislamiento térmico durante la estación más fría del año. La capa de grasa subcutánea también puede sufrir cambios estacionales. Las respuestas comportamentales constituyen otra alternativa a los cambios externos de temperatura.
12. Si la disminución de la temperatura corporal es muy pronunciada, el organismo responde activamente y aumenta la producción de calor. Este aumento puede producirse por la contracción de músculos esqueléticos antagónicos que liberan calor (termogénesis tiritante) o mediante el aumento de la tasa metabólica en otros tejidos (termogénesis no tiritante). Además, una secreción mayor de ciertas hormonas, principalmente tiroideas, produce un aumento de la tasa metabólica en numerosos tejidos.
13. Cuando la temperatura ambiente se acerca a la corporal, aumenta el flujo de sangre hacia la superficie del organismo. Esto permite aumentar la conductancia térmica y favorece la disipación pasiva de calor. Si la temperatura ambiente es mayor que la corporal, el gradiente térmico se hace negativo y al calor metabólico se le suma el calor que ingresa en el organismo.
14. Los animales pequeños poseen una tasa metabólica específica (por gramo de peso corporal) mayor que la de los animales más grandes. Las relaciones de superficie y volumen relativo de diversos órganos y factores de escala, relacionados con la geometría de los sistemas de distribución de nutrientes hacia los tejidos, son algunos de los factores que estarían relacionados con este fenómeno. También hay una correlación entre la intensidad a la cual los animales transforman la energía y el tiempo de vida. Los animales pequeños, cuya tasa metabólica específica es alta, viven menos tiempo.

Cuestionario

1. Benjamin Franklin imaginó que en algún momento sería posible conservar a los muertos en un medio líquido y devolverlos a la vida años después. En 1964, Robert C. W. Ettinger publicó *Perspectivas de inmortalidad*, donde defendía la conservación a baja temperatura de los cuerpos de pacientes clínicamente muertos. Ettinger sostenía que las células afectadas por enfermedades graves podrían ser reparadas cuando se dispusiera de la tecnología adecuada. Al año siguiente, la revista *Nature* informó que tres biólogos japoneses habían enfriado y reanimado cerebros de gato. En 1967, Robert Nelson enfrió en condiciones precarias un cuerpo sin vida. Dos meses antes había fallecido Walt Disney, quien se convirtió en el protagonista de una famosa leyenda urbana. Esta leyenda sostiene que su cuerpo se mantiene conservado dentro de una "cripta criónica" y que está previsto resucitarlo dentro de unos cien años. La verdad es que el cuerpo de Disney no ha sido congelado. Si la leyenda fuera cierta, ¿habría alguna posibilidad de devolverlo a la vida?
2. El punto de fusión de las soluciones acuosas es menor que el del agua pura. ¿Este fenómeno podría constituir la base de la tolerancia de algunos organismos a temperatura inferiores a 0 °C?
3. Algunos insectos y peces son heterotermos regionales o temporales. Muchos insectos alados elevan la temperatura del tórax ejercitando los músculos del vuelo. Durante el vuelo, las polillas del género *Eupsilia* mantienen la temperatura del tó-

Cuestionario *(Cont.)*

rax a 30 °C, aun cuando la temperatura ambiente sea cercana a 0 °C. La presencia de sacos aéreos mantiene al tórax aislado del abdomen y de esta manera, la temperatura alcanzada se conserva. El gran tamaño corporal de algunos peces les permite retener el calor que generan. A esto se le suman la existencia de intercambiadores de calor por contracorriente, localizados en las masas musculares de los costados del cuerpo, y un aumento del metabolismo aeróbico. ¿Qué ventajas le confieren estos mecanismos a los insectos y a los peces?

4. Hace más de 200 años, Charles Blagden, junto con unos amigos, un perro y un trozo de carne cruda, permaneció 45 minutos dentro de una habitación a 126 °C. Al salir, todas las personas y el perro se encontraban bien, pero la carne se había cocido. ¿Por qué a las personas y al perro no les pasó lo mismo que al trozo de carne?
5. Las hojas expuestas a la luz solar en la copa de un roble son de menor tamaño y tienen más lóbulos que las hojas ubicadas en zonas inferiores que permanecen en la sombra. ¿Por qué?



Excreción y equilibrio hídrico

El mar donde en un tiempo estaban inmersos los seres vivientes está ahora encerrado dentro de sus cuerpos.

ITALO CALVINO

Como vimos en el capítulo 1, una de las características de los animales es la homeostasis, es decir, la capacidad de mantener un medio interno relativamente constante, aun cuando exista una enorme variación en muchísimas de las variables ambientales a las cuales se ve sometido cada organismo. El mantenimiento de la homeostasis involucra virtualmente todos los sistemas de órganos y exige la coordinación de las actividades de las numerosas células del cuerpo. En este capítulo examinaremos la homeostasis de solutos y agua (es decir, el control de la osmolaridad), así como la excreción de otros metabolitos, como los productos nitrogenados que resultan del metabolismo de las proteínas.

La excreción: un proceso de depuración del medio interno

Alrededor del 70% del peso del cuerpo de un animal es agua. Unos dos tercios de esta agua se encuentra dentro de las células; el tercio restante se halla en el líquido extracelular que las baña y las nutre. Este líquido extracelular es para las células del cuerpo de un animal como el mar para los organismos unicelulares. El mundo en el que funcionan y prosperan cada una de nuestras células es decididamente diferente del mundo que nos rodea pero, probablemente, no tan distinto del caldo primordial en el que surgió la vida. En el transcurso de la evolución se originaron animales multicelulares que comenzaron a producir su propio líquido extracelular, semejante en composición al agua de mar; también surgieron mecanismos que regulan la composición de ese líquido. Así, el líquido extracelular de los animales está constituido por el líquido intersticial que rodea a las células y por la sangre.

En los vertebrados, aunque el plasma sanguíneo constituye sólo el 7% del total de los líquidos corporales, la regulación de su composición es un factor clave en la homeostasis del medio interno. La sangre abastece a las células de los productos químicos necesarios y las libera de los desechos que producen. Así, la sangre funciona por un lado como un medio eficiente de suministro de sustratos para el metabolismo celular (O_2, glucosa, aminoácidos, etc.) y, por otro, como mecanismo de "limpieza", debido a que los desechos celulares ingresan en el torrente sanguíneo desde donde son eliminados hacia el exterior del organismo. Como se mencionó en el capítulo 37, esta eliminación, denominada **excreción**, es distinta de la eliminación de las heces del tubo intestinal. En esta última,

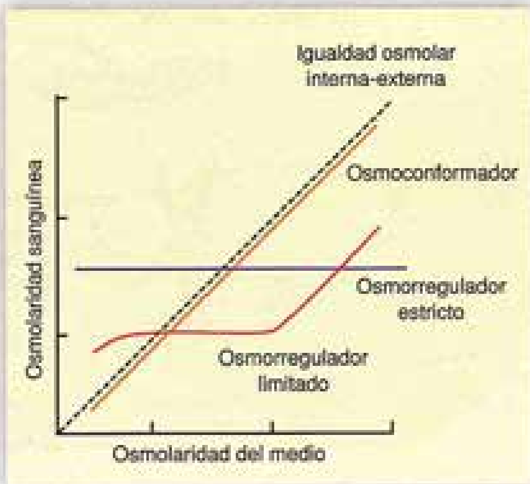


Fig. 39-1. OSMORREGULADORES, OSMOCONFORMADORES. *Los organismos estrictamente osmorreguladores mantienen en todo momento una constancia en osmolaridad sanguínea frente a variaciones en la osmolaridad ambiente, a diferencia de los organismos osmoconformadores, cuya osmolaridad interna es similar a la ambiental. Una categoría intermedia es la de los osmorreguladores limitados o parciales, que regulan su osmolaridad interna sólo en cierto intervalo de variación ambiente de la osmolaridad.*

la mayor parte de lo que evacuamos es material que, como la celulosa, nunca estuvo verdaderamente dentro del cuerpo porque nunca atravesó el epitelio del tubo digestivo (véase cap. 37). En contraste, la excreción de sustancias acarreadas por el torrente sanguíneo es un proceso muy selectivo de control, análisis, selección y rechazo.

Regulación osmótica e iónica: un delicado equilibrio

La *osmolaridad* está determinada por la concentración de solutos osmóticamente activos, es decir, solutos que pueden producir una presión osmótica generada por el movimiento de agua a través de una membrana permeable (véase cap. 3, recuadro 3-2). Entre los solutos osmóticamente activos se encuentran muchos nutrientes orgánicos como la glucosa y los aminoácidos, así como numerosos iones, como Na^+, K^+, H^+, Mg^{2+}, Ca^{2+} y HCO_3^-. Estos iones desempeñan papeles vitales en el mantenimiento de la estructura de las proteínas, de la permeabilidad de la membrana plasmática y del pH sanguíneo, así como en la propagación del impulso nervioso y en la contracción de los músculos.

La osmolaridad de los líquidos corporales es una variable que los organismos regulan eficientemente. Los animales *osmorreguladores* mantienen constante su osmolaridad plasmática frente a los cambios de osmolaridad ambiente (fig. 39-1). Esta regulación facilita la regulación osmótica celular, al estar la sangre en equilibrio con el líquido intersticial que baña a las células. La regulación osmótica adecuada de cualquier célula es clave, por ejemplo, para que el volumen celular se mantenga dentro de los niveles normales y se evite así que la célula se hinche anormalmente de agua o, por el contrario, se deshidrate.

La concentración de cualquier sustancia depende no sólo de su cantidad absoluta, sino también de la cantidad de agua en la cual está disuelta. Así, la regulación del contenido de agua de los líquidos corporales es un aspecto importante de la regulación de la osmolaridad, que varía de un modo amplio según la disponibilidad de agua que tiene cada tipo de organismo. En ciertos ambientes, el agua tiende a perderse con demasiada facilidad y en otros tiende a ingresar en los organismos hasta un punto en el que puede poner en peligro la vida.

Los organismos más primitivos probablemente tenían una composición de sales y minerales muy semejante a la del ambiente en el cual vivían; es posible que organismos y ambiente fueran, además, isosmóticos e isotónicos (véase cap. 3), es decir, tenían la misma concentración y el mismo tipo de solutos disueltos, de modo que el agua no tendía a entrar ni a salir por ósmosis del cuerpo de estos organismos. En algún momento, ciertos organismos se trasladaron al agua dulce (un medio hiposmótico, con una concentración menor de solutos) y debieron afrontar el problema de la tendencia del agua dulce a penetrar en sus cuerpos. Es probable que los organismos que contaban con algún sistema eficiente para poder excretar agua en forma neta se vieron favorecidos y pudieron conquistar este ambiente.

Diversidad de los sistemas excretores: una perspectiva evolutiva

Si bien las vacuolas pulsátiles o contráctiles de los unicelulares ciliados de agua dulce realizan una función reguladora o excretora, en muchos invertebrados y en todos los vertebrados la composición de la sangre, y por lo tanto del medio químico interno, es regulada por órganos excretores. Entre ellos se encuentran los **nefridios**, túbulos comunicados con el exterior del cuerpo a través de poros. Las planarias tienen *protonefridios*, una red de finos túbulos distribuidos a lo largo de todo el cuerpo, mientras los moluscos y los anélidos poseen los *metanefridios*, que se abren en distintos segmentos; los insectos y los arácnidos tienen *túbulos de Malpighi*, que secretan sustancias de desecho hacia la última parte del intestino (fig. 39-2). Los vertebrados se caracterizan por presentar un sistema excretor más complejo, en el cual el **riñón** es el órgano fundamental, que examinaremos con mayor detalle a lo largo de este capítulo.

Si los vertebrados más primitivos –los peces– evolucionaron en el agua dulce, tal como indican las evidencias encontradas, la primera función de los órganos excretores en este grupo de animales habría sido movilizar el agua hacia afuera del cuerpo y conservar en su interior los iones y otros solutos, como la glucosa. En los peces de agua dulce actuales, el riñón trabaja exactamente de esta forma y cumple primariamente funciones de filtrado y de reabsorción de solutos. La orina de estos peces es abundante e hiposmótica, es decir, tiene una concentración de solutos inferior a la de los líquidos corporales. Sin embargo, algunos solutos se pierden de manera inevitable tanto por la orina como por difusión a través de las branquias. Esta pérdida es contrarrestada por la acción de ciertas células branquiales que absorben iones en forma activa desde el agua y los recuperan (fig. 39-3).

Al trasladarse a los mares, los peces se habrían enfrentado con un problema diferente: la posible pérdida de agua hacia el medio ambiente, sobre todo por ósmosis a través de las superficies respiratorias de las branquias. En los ciclóstomos, un grupo de peces primitivos, los líquidos corporales tienen una concentración de sales similar a la de las aguas oceánicas que los rodean y, de esta manera, no hay entrada excesiva de agua. Los líquidos corporales de los peces cartilaginosos, como los tiburones, también son isosmóticos con respecto al agua de mar, pero esto ocurre por una vía distinta. En el curso de la evolución, los tiburones desarrollaron una tolerancia inusual a la urea de modo

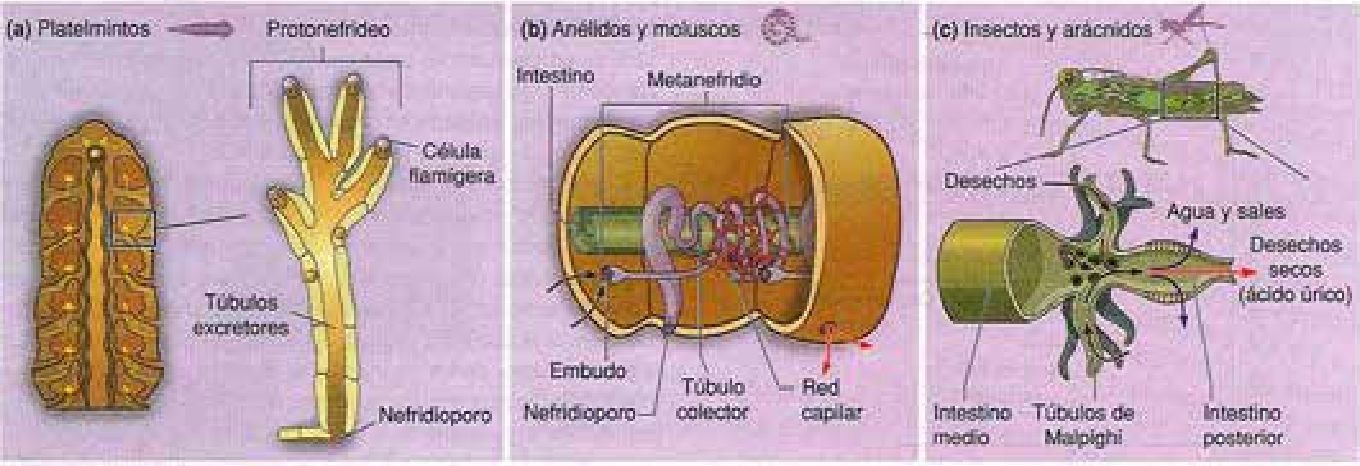


Fig. 39-2. DIVERSIDAD DE SISTEMAS EXCRETORES EN INVERTEBRADOS. ***(a)*** *Las planarias tienen protonefridios, túbulos sin aberturas internas que se abren al exterior. En los extremos de las ramas laterales de la red de protonefridios hay células con mechones de cilios llamadas flamígeras (porque se mueven constantemente como flamas o llamas). Los materiales de desecho atraviesan estas células y son impulsados por los cilios hacia los túbulos excretores, desde donde salen al exterior a través de poros nefridiales o nefridioporos.* ***(b)*** *Los anélidos como la lombriz de tierra, así como los moluscos, tienen metanefridios, túbulos abiertos en sus dos extremos. Cada metanefridio se abre hacia el interior del cuerpo mediante un embudo ciliado y hacia el exterior mediante un nefridioporo. El líquido celómico es llevado hacia el embudo por el batir de los cilios y se excreta al exterior. En los metanefridios se reabsorben agua y otras moléculas e iones y se excretan productos de desecho.* ***(c)*** *Los insectos y los arácnidos tienen túbulos de Malpighi, tubos ciegos, largos y delgados que surgen como evaginaciones del intestino. Se encuentran libres en la cavidad del cuerpo de la cual absorben agua y desechos nitrogenados y los secretan activamente hacia el intestino. Los desechos, ácido úrico o guanina, son excretados junto con las heces por el ano.*



Fig. 39-3. PÉRDIDA Y GANANCIA DE AGUA Y SOLUTOS EN UN PEZ ÓSEO DE AGUA DULCE. *Dado que los líquidos corporales son hiperosmóticos con respecto al medio exterior, el agua tiende a entrar en el cuerpo del pez por ósmosis. El exceso de agua es eliminado del cuerpo mediante la elaboración de una orina abundante y mucho más diluida que los líquidos corporales. Aunque los riñones reabsorben solutos esenciales, algunos se pierden por la orina y otros abandonan el cuerpo por difusión. Estos solutos (principalmente Na^+ y Cl^-) son reabsorbidos por la acción de células branquiales especializadas en la absorción de sales y, en menor grado, son aportados por la dieta.*

que, en lugar de excretarla constantemente, como lo hacen la mayoría de los peces, retienen una concentración elevada de urea en la sangre. Así, la sangre no es hiposmótica con respecto al agua salada, aunque posea una concentración menor de iones (éste es un ejemplo extraordinario de lo que se ha llamado el "oportunismo de la evolución"). El exceso de sales que ingresa desde el ambiente se secreta principalmente por medio de una *glándula rectal*.

Los peces óseos, que poblaron los mares mucho después que los peces cartilaginosos, tienen líquidos corporales hiposmóticos con respecto al medio marino: su concentración de solutos es de sólo cerca de un tercio de la del agua de mar. Estos peces estarían en peligro constante de perder tanta agua que sus células podrían morir deshidratadas. Sin embargo, compensan su pérdida osmótica de agua bebiendo agua de mar. Esto restablece su contenido de agua pero, a la vez, produce un exceso de sales ingeridas que es eliminado por las branquias. Los iones magnesio y sulfato, también presentes en grandes cantidades en el agua de mar, son eliminados de la sangre por los riñones y excretados por la orina. Debido a estos ajustes, los peces óseos marinos pueden beber libremente el agua que los rodea y permanecer hipotónicos con respecto a ella (fig. 39-4).

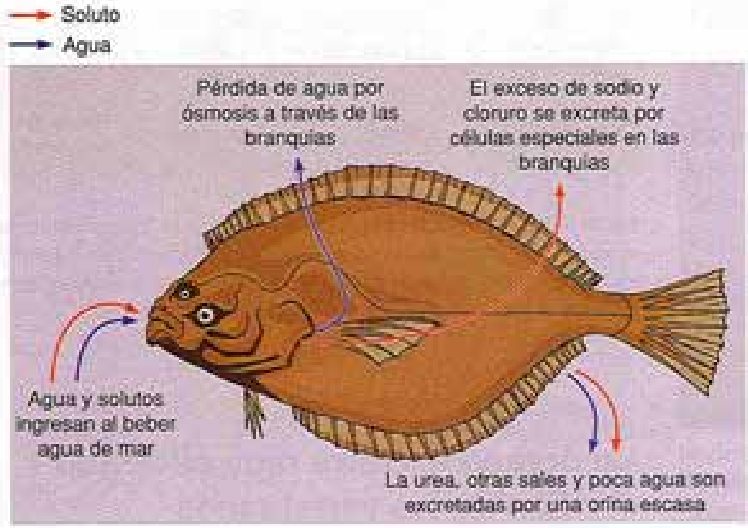


Fig. 39-4. PÉRDIDA Y GANANCIA DE AGUA Y SOLUTOS EN UN PEZ ÓSEO MARINO. *Dado que los líquidos corporales son hiposmóticos con respecto al medio externo, el agua abandona el cuerpo del pez por ósmosis. También se pierde cierta cantidad de agua por la orina, si bien ésta es escasa. El pez mantiene sus niveles de líquidos internos bebiendo agua de mar, que conlleva la ingestión de solutos. Los iones sodio (Na^+) y cloruro (Cl^-) que se encuentran en exceso se eliminan de la sangre y se excretan por acción de células branquiales especializadas, mientras que los iones magnesio y sulfato son eliminados a través de los riñones por la orina.*



Fig. 39-5. LA RATA CANGURO. *Es un habitante del desierto en el sudeste de los Estados Unidos que puede pasar toda su vida sin beber agua. Aun así, la composición de sus líquidos corporales permanece esencialmente constante.*

Los problemas del medio terrestre

Los animales terrestres, dado que no siempre tienen libre acceso al agua dulce o salada, regulan el contenido de agua de otra manera: equilibrando las ganancias y las pérdidas. Ganan agua bebiendo líquidos, comiendo alimentos que contienen agua y también obtienen agua como el producto final de ciertas reacciones metabólicas, como los procesos oxidativos que ocurren en las mitocondrias (véase cap. 5).

Algunos animales altamente adaptados al ambiente terrestre pueden obtener toda el agua que necesitan de su alimento y de la oxidación de las moléculas de nutrientes y, por lo tanto, no requieren líquidos. La rata canguro, por ejemplo (fig. 39-5), puede vivir toda su existencia sin beber agua si come el tipo de alimento adecuado. No es sorprendente que seleccione una dieta de semillas grasas, que producen una gran cantidad de agua al oxidarse. Si se alimentara con semillas ricas en proteínas, como las de soja, cuya oxidación produce una gran cantidad de desechos nitrogenados y una cantidad relativamente pequeña de agua, a menos que hubiera otra fuente de agua disponible, la rata canguro moriría por deshidratación. Al igual que muchos otros animales del desierto, este mamífero es extraordinariamente ahorrativo en el gasto de agua. No tiene glándulas sudoríparas y busca alimento sólo cuando la temperatura del aire circundante es relativamente baja, durante la noche. Sus heces tienen un contenido de agua muy bajo y su orina está altamente concentrada (casi cuatro veces más que la más concentrada de las orinas humanas). Su principal pérdida de agua es a través de la respiración y aun esta pérdida está reducida por la larga nariz del animal, en la que ocurre cierto enfriamiento del aire espirado, con la consiguiente condensación de agua resultante.

Un vertebrado terrestre, como *Homo sapiens*, está en equilibrio hídrico cuando la cantidad total de agua perdida por el aire espirado, la evaporación de la piel, la orina y las heces iguala a la cantidad total de agua obtenida por la ingestión de alimento y líquidos, junto con el aporte de agua de la oxidación de moléculas de alimento (fig. 39-6). La deshidratación (que ocurre cuando la pérdida supera la ganancia de agua) incrementa la concentración de solutos en el líquido extracelular con la consecuente salida de agua de las células. En las membranas mucosas de la cavidad oral, esta deshidratación produce la sensación de sequedad que asociamos con la sed. Por otra parte, algunas anomalías fisiológicas, como la retención de sales que puede ocurrir en enfermedades renales o la pérdida de proteínas plasmáticas como consecuencia de la inanición, llevan a la acumulación de líquidos intersticiales (edema).

Excreción de productos nitrogenados

Los principales productos metabólicos de desecho que las células vierten al torrente sanguíneo son CO_2 y compuestos nitrogenados, en particular amoníaco (NH_3), producidos por la degradación de aminoácidos (fig. 39-7). Como vimos, el CO_2 se difunde a favor del gradiente de potencial químico desde el interior del cuerpo hacia el medio externo, a través de superficies respiratorias como la piel, las branquias o los pulmones (véase cap. 3, La difusión a través de una membrana: una consecuencia del movimiento al azar). En los animales acuáticos relativamente simples, el amoníaco –altamente tóxico, aunque muy soluble– puede ser excretado con facilidad hacia el agua circundante. In-

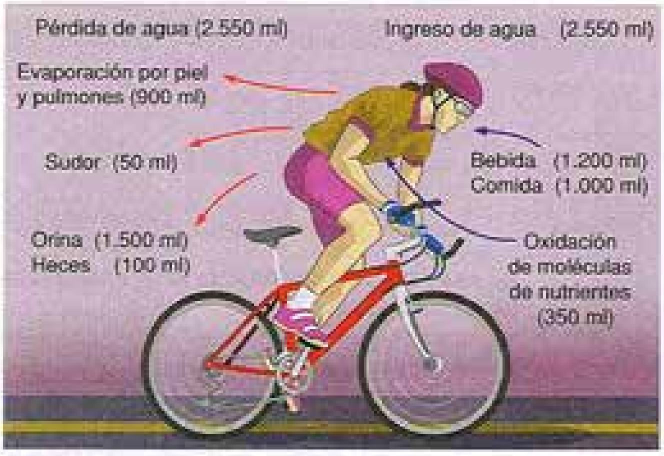


***Fig. 39-6. PÉRDIDA Y GANANCIA DE AGUA Y SOLUTOS EN* HOMO SAPIENS.** *En promedio, una persona incorpora diariamente algo más de dos litros de agua mediante el alimento y la bebida, y produce además cierta cantidad de agua a partir de la oxidación de las moléculas de nutrientes. También pierde agua desde los pulmones en la forma de aire húmedo exhalado, por evaporación en la piel, por eliminación con las heces y por medio de la orina. En un adulto normal, la tasa de excreción de agua en la orina alcanza a 1.500 mililitros diarios. Aunque la cantidad real de orina producida pueda variar entre 500 y 2.300 mililitros diarios, el contenido de líquidos del cuerpo no varía en más del 1%. Es necesaria una mínima de unos 500 mililitros de agua para la salud, pues se requiere esta cantidad de agua para eliminar los productos de desecho potencialmente tóxicos, en particular los residuos nitrogenados.*

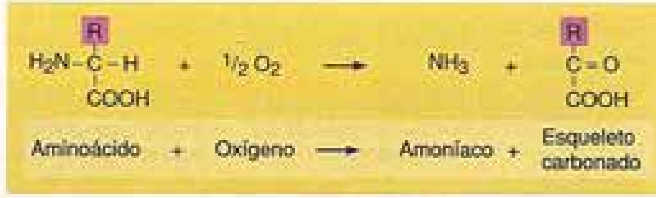


Fig. 39-7. DESECHOS NITROGENADOS. *El primer paso en la degradación de los aminoácidos es la desaminación, es decir, la eliminación del grupo amino. Los productos de reacción son el amoníaco y un esqueleto de carbono que, a su vez, puede ser degradado y así proporcionar energía o bien ser convertido en azúcar o grasa.*

cluso en varios de estos animales, previo a su excreción, el amoníaco se combina con glutamina y de ese modo se reduce su toxicidad.

Todas las aves, los reptiles terrestres y los insectos convierten sus desechos nitrogenados en cristales de **ácido úrico** o sales de ácido úrico, un producto que puede ser excretado con un mínimo de agua. En las aves, el ácido úrico y sus sales se mezclan con desechos no digeridos en la cloaca (una cámara común de salida de los tractos digestivo, urinario y reproductor) y esa mezcla se expulsa como una pasta semisólida, familiar para quienes frecuentan los paseos públicos. Esta sustancia cargada de nitrógeno constituye un rico fertilizante natural; tal es el caso del guano, constituido por el excremento de las aves marinas que se acumula en gran cantidad en las islas donde se reúnen estas aves.

En los mamíferos, el amoníaco resultante del procesamiento de los desechos nitrogenados se convierte rápidamente en el hígado en **urea**, que se difunde al torrente sanguíneo. La urea es un compuesto relativamente no tóxico que luego es llevado a los riñones a través del sistema circulatorio. Sin embargo, a diferencia del ácido úrico, requiere cierta cantidad de agua para disolverse antes de su excreción.

La excreción es un proceso altamente selectivo. Aunque se excrete cerca de la mitad de la urea contenida en la sangre que entra en un riñón de mamífero, se retienen casi todos los aminoácidos. La glucosa no se excreta a menos que esté presente en concentraciones elevadas, como ocurre en la enfermedad llamada *diabetes mellitus* (véase cap. 34, El páncreas endocrino: control hormonal de la glucemia). La presencia de glucosa en la orina es, de hecho, una base para el diagnóstico de esta forma de diabetes y para la evaluación de su tratamiento.

Un órgano excretor muy eficiente: el riñón de los vertebrados

En los vertebrados, la regulación de la composición química de los líquidos corporales es llevada a cabo principalmente por el riñón (fig. 39-8), cuya unidad funcional es la **nefrona**. Cada nefrona está formada por un ramillete de capilares conocido como **glomérulo** y un tubo largo y estrecho –el **túbulo renal**– que se origina en una estructura denominada **cápsula de Bowman**. El túbulo renal está constituido por los **túbulos contorneados proximal** y **distal** que, en los seres humanos y en otros mamíferos, están conectados mediante el **asa de Henle**. El extremo de la nefrona es el **tubo** o **conducto colector recto**. La orina se forma en las nefronas y pasa de los conductos colectores a la pelvis renal. Desde este embudo recolector, la orina gotea en forma continua a través del uréter en la vejiga, que la almacena hasta que es expulsada del cuerpo a través de la uretra.

Filtración glomerular

La sangre entra en cada riñón mediante la arteria renal, que se ramifica en arterias progresivamente más pequeñas, luego en arteriolas y, por último, en capilares glomerulares. A diferencia de la mayoría de los otros lechos capilares, un glomérulo yace entre dos arteriolas: la de entrada o arteriola aferente y la de salida o arteriola eferente (fig. 39-9). La *tasa de filtración glomerular* es la cantidad de plasma filtrado por unidad de tiempo y depende directamente de la presión sanguínea que se ejerza en los capilares glomerulares. Esta presión se encuentra a su vez regulada por el grado de constricción de ambas arteriolas; esta constricción se encuentra mediada por fibras nerviosas simpáticas, que producen una contracción del músculo liso que rodea a las arteriolas, lo cual lleva a una reducción de su diámetro o vasoconstricción (véase cap. 36, Los vasos sanguíneos). En condiciones normales, la constricción coordinada y regulada de ambas arteriolas estabiliza la presión sanguínea glomerular, lo cual produce una tasa de filtración relativamente constante. Esta presión sanguínea glomerular en condiciones normales es el doble de la presión que existe en los otros capilares. En consecuencia, alrededor de un quinto del plasma sanguíneo que entra en los riñones es forzado a pasar a la luz del túbulo renal a través de dos barreras: la pared de los capilares glomerulares y la pared de la cápsula de Bowman adyacente (fig. 39-10). Sin embargo, ante la necesidad de recuperar presión sanguínea en el sistema circulatorio (por ejemplo, por una hemorragia importante), el sistema simpático produ-

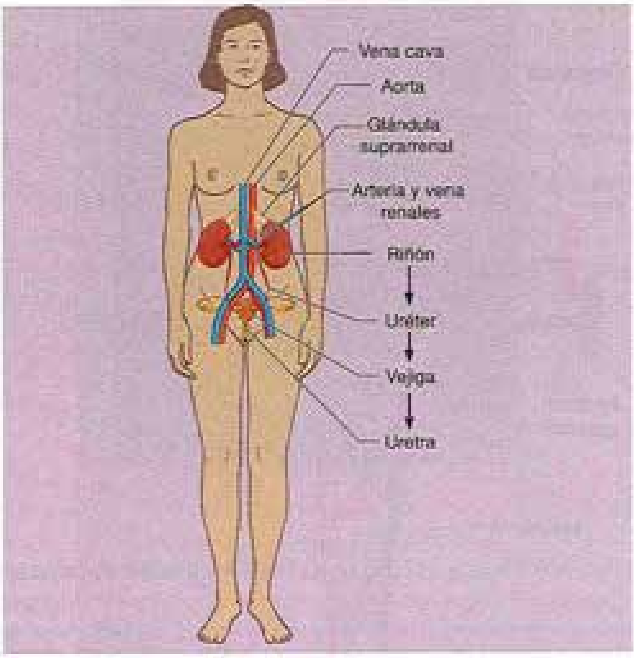


***Fig. 39-8. SISTEMA URINARIO DE* HOMO SAPIENS.** *En los vertebrados terrestres, los líquidos del cuerpo son procesados en los riñones, que en humanos son de color rojo oscuro, con forma de haba, miden unos 10 centímetros de largo y están situados en la región lumbar, detrás del estómago y del hígado. Cada uno de los dos riñones humanos contiene alrededor de un millón de nefronas. Los productos de desecho y el agua –la orina– son conducidos por un par de tubos –los uréteres– hacia la vejiga, donde se acumulan. La orina abandona el cuerpo a través de la uretra. En los mamíferos machos, una porción de la uretra también funciona como un conducto de pasaje para el semen.*

ce una vasoconstricción muy fuerte sobre el conjunto de arteriolas aferentes del riñón que reduce en forma significativa el flujo sanguíneo renal, la presión sanguínea en los glomérulos y, en consecuencia, la tasa de filtración glomerular.

Este proceso de filtración (o *ultrafiltración* en mamíferos) representa el primer paso en el proceso de formación de la orina. Excepto por la ausencia de moléculas grandes, como las proteínas, que no pueden atravesar la pared de los capilares, el filtrado tiene una composición química similar a la del plasma.

Reabsorción y secreción tubular

El filtrado formado en la cápsula de Bowman viaja a lo largo del túbulo renal, en primer lugar por el túbulo contorneado proximal. La pared de este túbulo está constituida por una sola capa de células epiteliales especializadas en el transporte activo (véase cap. 3, Transportes pasivos y activos). Aquí se reabsorbe un 75% del volumen filtrado inicialmente, es decir que la mayor parte del agua y de los solutos que ingresaron en la cápsula de Bowman durante la filtración son reabsorbidos hacia los capilares peritubulares que irrigan el túbulo proximal. La glucosa y la mayor parte de los aminoácidos y de las vitaminas regresan así al torrente sanguíneo. Como la reabsorción de muchos solutos ocurre por transporte activo, el riñón tiene un gran requerimiento energético. Como se puede observar, la excreción renal es muy eficiente, ya que se filtra una cantidad relativamente importante del plasma, con lo que se maximiza la depuración de la sangre; las sustancias orgánicas e inorgánicas que específicamente el organismo necesita conservar son reabsorbidas luego en forma selectiva.

El segundo proceso importante que tiene lugar en los túbulos contorneados es el de secreción activa de sustancias desde la sangre hacia el interior de la nefrona. Este proceso ocurre principalmente en el túbulo distal. Así, ciertas moléculas que permanecen en el plasma después de la filtración son eliminadas de manera selectiva de la sangre que circula por los capilares peritubulares que rodean al túbulo distal y secretadas hacia la preorina que, para entonces, se ha formado dentro del túbulo renal. El hígado cumple un papel central en la degradación de ciertos compuestos producidos por el propio organismo, como hormonas, y eventualmente también en la degradación y desintoxicación de compuestos exógenos (medicamentos como la penicilina). Muchos de los productos resultantes de estas degradaciones se conjugan en el hígado con ciertas moléculas marcadoras, que luego son reconocidas por proteínas transportadoras del túbulo renal. El conjugado es secretado así activamente hacia la luz tubular.

Mecanismo de concentración de la orina

El control de la pérdida de agua mediante la orina es un mecanismo esencial para mantener el equilibrio hídrico del organismo, en particular para la mayoría de los animales terrestres, que no pueden darse el lujo de derrochar agua. Las presiones evolutivas favorecieron, tanto en aves como en mamíferos, la capacidad de excretar orinas hiperosmóticas, es decir, más concentradas que sus líquidos corporales. En los mamíferos, esta capacidad se asocia con una porción en forma de horquilla del túbulo renal: el asa de Henle. Tomando muestras de líquidos en distintas porciones de la nefrona y sus alrededores –incluidas diferentes regiones del asa– y analizando luego los iones y las moléculas de cada muestra, los fisiólogos pudieron determinar de qué manera una estructura de apariencia engañosamente sencilla posibilita esta función.

En el hombre y en otros mamíferos, la formación de una orina más concentrada que el plasma depende de tres propiedades estructurales y funcionales de la nefrona (fig. 39-11):

1. *Los distintos tramos de la pared del asa de Henle y de la pared del conducto colector tienen diferentes permeabilidades para el agua, las sales y la urea.*
2. *Ciertas partes de la pared del asa de Henle poseen proteínas de membrana que transportan activamente iones (sodio y cloro) fuera del túbulo.*
3. *Como veremos, la disposición en contracorriente de las ramas ascendente y descendente del asa de Henle permite el mantenimiento de un gradiente osmótico en la zona más profunda del riñón (o médula renal).*

El gradiente osmótico que se observa en el intersticio de la médula renal (véase fig. 39-11) se forma por el aporte de solutos osmóticamente activos: el sodio y el cloro que son bombeados activamente desde la rama ascendente gruesa del asa de Henle, por un lado, y la urea que se difunde desde el último tramo del conducto colector, por otro. La acumulación de estos solutos en el espacio intersticial atrae agua desde la rama descendente del asa, que es muy permeable al agua. Como

Figura interactiva

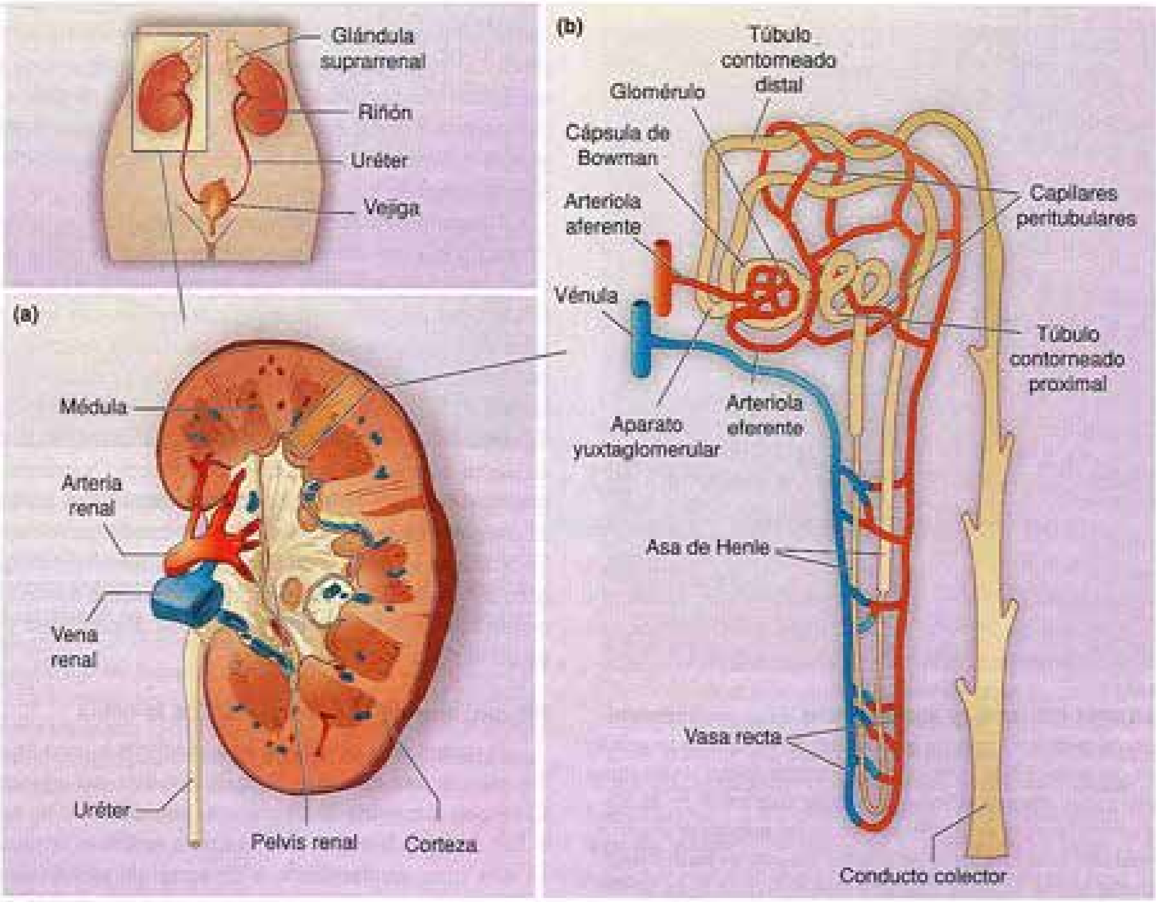


Fig. 39-9. EL RIÑÓN HUMANO. ***(a)*** *Cada riñón tiene una región externa, o corteza, donde se filtran los líquidos del cuerpo, y una región interna, o médula, atravesada por los largos bucles del asa de Henle y por los conductos colectores que llevan la orina. Estos conductos confluyen y se vacían en la pelvis renal, con forma de embudo, que a su vez se vacía en el uréter.* ***(b)*** *La nefrona es la unidad funcional del riñón. La sangre entra en la nefrona por la arteriola aferente que conduce al glomérulo. El líquido, forzado por la presión de la sangre, atraviesa las paredes capilares del glomérulo y entra en la cápsula de Bowman, que se conecta con el largo túbulo renal. Éste tiene tres regiones: el túbulo contorneado proximal, el asa de Henle y el túbulo contorneado distal. A medida que el líquido recorre el túbulo, casi todo el agua, los iones y otras sustancias útiles son reabsorbidos hacia la sangre que circula por los capilares peritubulares. Otras sustancias, como ciertos tóxicos metabolizados en el hígado, son secretados desde los capilares hacia el interior de los túbulos. Los materiales de desecho y parte del agua circulan hasta alcanzar el conducto colector y se excretan en forma de orina.*

consecuencia, se produce un gran aumento de la osmolaridad de la preorina que abandona la rama descendente e ingresa en la ascendente. Este aumento posibilita la difusión pasiva de sodio y cloro hacia el intersticio en la rama ascendente delgada, que luego se continúa con la rama ascendente gruesa donde ocurre el bombeo activo de los mismos iones. Al ingresar en el túbulo colector, la preorina ha reducido su volumen en un 95% con respecto al volumen filtrado inicialmente. Esto hace que en el túbulo colector se concentren ciertas sustancias que hasta ese momento no han abandonado el interior de la nefrona, como la urea. Al existir además una alta permeabilidad a la urea en la última parte del túbulo colector, ésta se difunde pasivamente hacia el intersticio medular y contribuye a formar el gradiente osmótico.

En términos de osmolaridad, sin embargo, la preorina que abandona la rama ascendente gruesa del asa de Henle es hipotónica con respecto al plasma. La concentración de la orina ocurre más adelante, en el túbulo colector. Éste es permeable al agua (permeabilidad que se encuentra regulada por la hormona antidiurética) y, en consecuencia, a medida que la preorina circula por el túbulo colector hacia el interior de la médula renal, el agua es fuertemente atraída hacia el intersticio por el importante gradiente osmótico medular que se ha formado. Los capilares que irrigan la médula renal (conocidos como *vasa recta* y que, al igual que los capilares peritubulares, se disponen a continuación de las arteriolas eferentes, como se muestra en la fig. 39-9b) recolectan el agua que está siendo reabsorbida en el intersticio. Esta capacidad de absorber agua que poseen los *vasa recta* se debe a que la sangre que circula por estos capilares presenta, luego de haber ocurrido la filtración de plasma en los glomérulos, una concentración elevada de proteínas plasmáticas que ejercen una presión osmótica importante.

De esta manera, la orina que finalmente se excreta puede llegar a concentrarse hasta más de 10 veces con respecto al plasma, con el resultado de una importante economía de agua para el organismo. Asas de Henle más largas permiten la formación de un gradiente más importante y, en consecuencia, de una orina más concentrada, como ocurre en los animales del desierto o en los mamíferos marinos.



Fig. 39-10. UN GLOMÉRULO. *El corte de tejido renal que se observa en esta microfotografía electrónica de barrido fue preparado por la técnica de criofractura. Un glomérulo ocupa el centro de la microfotografía, encerrado por la parte superior y los costados por la cápsula de Bowman. El espacio dentro de la cápsula se continúa con la luz del túbulo proximal, cuyo comienzo puede verse en la parte superior derecha.*

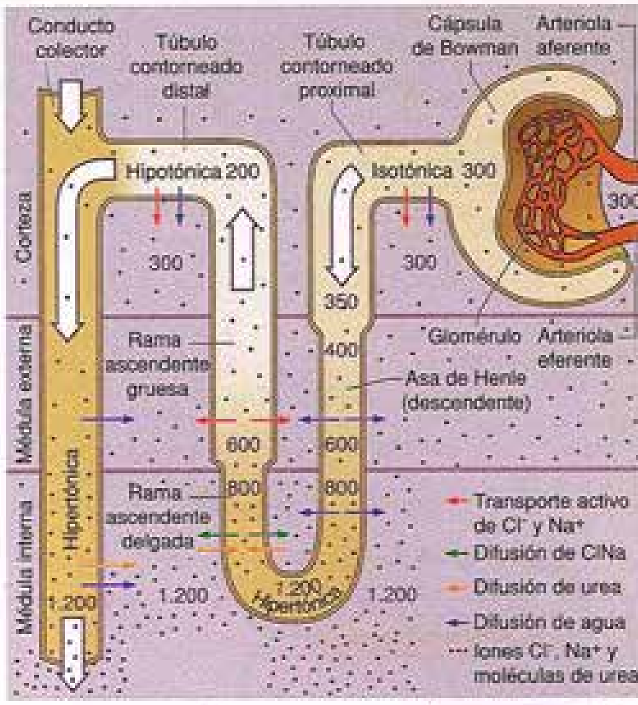


Fig. 39-11. LA FORMACIÓN DE ORINA HIPEROSMÓTICA EN UNA NEFRONA HUMANA. *El líquido que entra en el túbulo contorneado proximal es isosmótico con respecto al plasma sanguíneo. En la pared del túbulo proximal hay bombas que transportan Na^+ activamente hacia afuera del túbulo; los iones Cl^- siguen al Na^+ en forma pasiva. El agua sigue pasivamente al Cl^- y al Na^+. La rama descendente del asa de Henle también es permeable al agua pero relativamente impermeable a los iones. Cuando el filtrado desciende por el asa de Henle, se vuelve cada vez más concentrado a medida que el agua sale por ósmosis a la zona circundante de alta concentración de solutos. Esta alta concentración se genera por la acción de bombas en la rama ascendente gruesa del asa que envían iones Na^+ y Cl^- hacia el intersticio, y por la difusión de la urea desde la porción inferior del conducto colector. Como la pared de la rama ascendente del asa es impermeable al agua, el filtrado se vuelve cada vez menos concentrado a medida que el cloruro de sodio (NaCl) es bombeado hacia afuera. Cuando alcanza el túbulo contorneado distal, el filtrado es ligeramente hiposmótico con respecto al plasma sanguíneo y así permanece a lo largo de todo el túbulo distal. Luego desciende por el conducto colector, atravesando nuevamente la zona concentrada en solutos. Desde este punto en adelante, la concentración de la orina depende de la presencia de hormona antidiurética o ADH. En ausencia de ADH, la pared del conducto colector es impermeable al agua, por lo que no se reabsorbe agua y en consecuencia se excreta una orina más diluida. Si hay ADH presente, las células del conducto colector se vuelven permeables al agua, que se mueve por ósmosis hacia el intersticio medular y así se produce la concentración de la orina. Los capilares en horquilla (o vasa recta) que irrigan la zona medular del riñón (véase fig. 39-9) se llevan el exceso de agua que se acumula en el intersticio medular.*

Control endocrino de la función renal

En los mamíferos, distintas hormonas que actúan sobre la nefrona regulan la composición y el volumen de la orina. Una de ellas es la hormona antidiurética (ADH) que se produce en el hipotálamo y se secreta y se almacena en la neurohipófisis (véase cap. 34, El eje hipotálamo-hipofisario). La ADH actúa sobre las membranas de los conductos colectores de las nefronas por incremento de su permeabilidad al agua de modo que, por difusión, se reabsorbe una cantidad mayor de agua hacia la sangre. La cantidad de ADH secretada depende sobre todo de la concentración de solutos presentes en la sangre y de la presión sanguínea. Los receptores osmóticos que vigilan el contenido de solutos de la sangre están localizados en el hipotálamo. Los receptores de presión que detectan cambios en el volumen sanguíneo se encuentran en las paredes del corazón, en la aorta y en las arterias carótidas (véase cap. 36). Los estímulos que reciben estos receptores se transmiten al hipotálamo. Los factores que incrementan la concentración de solutos en la sangre (como la deshidratación) o que disminuyen la presión sanguínea (como en el caso de una hemorragia) o que producen ambos efectos a la vez estimulan la secreción de ADH y la conservación de agua.

Una segunda hormona, la aldosterona, producida por la corteza suprarrenal, estimula la reabsorción de los iones sodio (Na^+) y la secreción de iones potasio (K^+) en el túbulo distal y parte del conducto colector. La regulación de los niveles de sodio plasmático es fundamental para controlar el volumen de sangre (o volemia), ya que el Na^+ es el principal catión extracelular y compromete una cantidad importante de agua para solubilizarse. La producción de aldosterona está controlada por un complejo circuito de retroalimentación que involucra los niveles de iones Na^+ y K^+ en el torrente sanguíneo, así como la producción de *angiotensinas* que se inicia en los riñones. Ante determinados estímulos, como una presión sanguínea local menor o un descenso de Na^+ plasmático, ciertas células del *aparato yuxtaglomerular* (conformado en cada nefrona por células de la arteriola aferente y células contiguas del túbulo distal) secretan a la sangre una enzima, la *renina* (fig. 39-12). Esta enzima fragmenta un precursor secretado a la sangre por el hígado, el angiotensinógeno, y lo transforma en angiotensina I que, a su vez, se

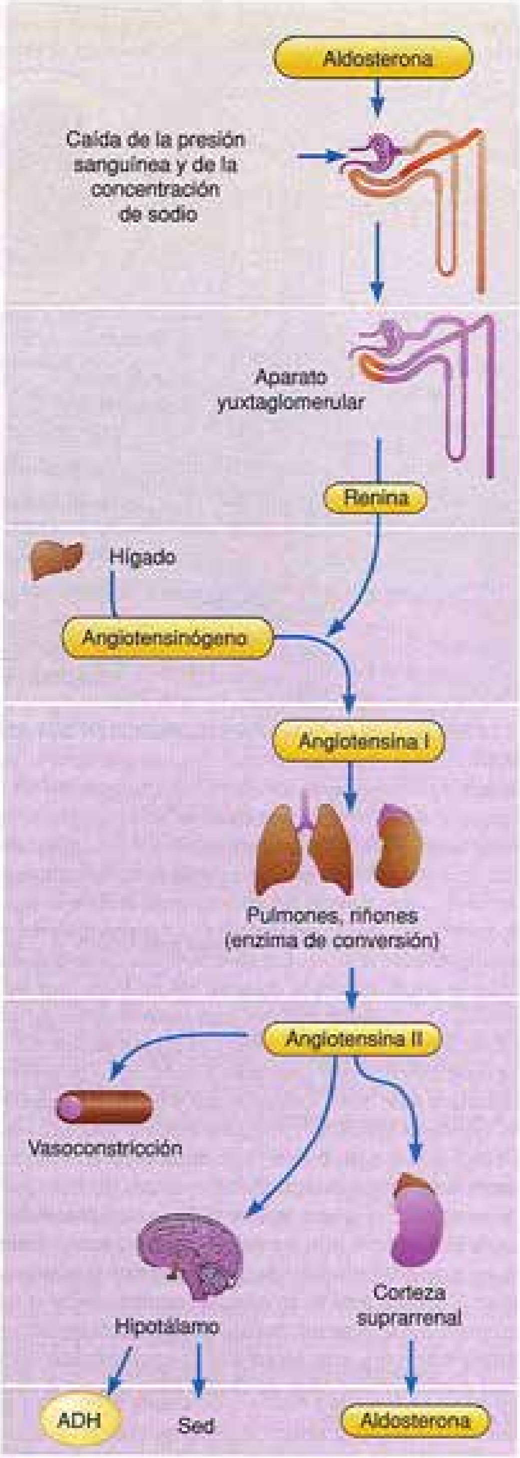


Fig. 39-12. SISTEMA RENINA-ANGIOTENSINA-ALDOSTERONA. *Los estímulos que activan este sistema son la disminución en el aporte de sangre al riñón y la caída consecuente de la presión sanguínea a nivel del glomérulo, la disminución de la concentración plasmática de Na^+ y la estimulación por parte del sistema nervioso simpático. Estos factores provocan la liberación de la enzima renina por parte del aparato yuxtaglomerular. La renina circulante produce la fragmentación del angiotensinógeno (de origen hepático) y produce el péptido angiotensina I. La angiotensina I es convertida, a su vez, en angiotensina II por acción de una enzima de conversión a nivel renal y pulmonar. La angiotensina II es una hormona que actúa como un poderoso vasoconstrictor periférico. Por otra parte, la angiotensina II induce la sensación de sed en el hipotálamo, que promueve conductas que llevan a la ingesta de líquidos. Además, estimula en el hipotálamo la secreción de hormona antidiurética y en la corteza suprarrenal la secreción de aldosterona. La aldosterona estimula la reabsorción de Na^+ y la secreción de K^+ en el túbulo distal. Otro estímulo importante para la secreción de esta hormona es un aumento en la concentración plasmática de potasio, que es detectada directamente a nivel suprarrenal.*

transforma en angiotensina II por una enzima de conversión presente en el endotelio de los capilares pulmonares y renales. La angiotensina II es una hormona activa que produce varios efectos: vasoconstricción arteriolar, estimulación del centro hipotalámico de la sed (que lleva a la ingesta de agua), estimulación de la actividad del sistema simpático y estimulación de la secreción de las hormonas ADH y aldosterona. El conjunto de estos efectos permite recuperar líquido extracelular (principalmente en términos de volemia) y recomponer la presión sanguínea. La volemia se halla a su vez en íntima relación con la presión, ya que a mayor volemia la sangre ejerce mayor presión sobre los vasos sanguíneos.

En la regulación de la función renal intervienen otras hormonas como el factor natriurético auricular (véase cap. 36, El corazón como órgano secretor) que, inhibe la reabsorción de Na^+ del túbulo distal e incrementa, de esta forma, la producción de orina y la eliminación de Na^+, proceso conocido como *natriuresis*. El factor natriurético auricular, hormona secretada por las aurículas del corazón ante un volumen sanguíneo mayor, inhibe además la secreción de aldosterona por parte de la corteza suprarrenal, al intervenir junto con otros factores en el circuito de retroalimentación que controla su producción. La excreción aumentada de Na^+ y la mayor producción de orina llevan en consecuencia a una recomposición del volumen de sangre hacia valores normales. De esta manera, el factor natriurético auricular y el sistema renina-angiotensina actúan en forma antagónica en la regulación tanto del equilibrio hídrico y salino como de la presión sanguínea.

En el cuadro 39-1 se presenta la acción de las hormonas que influyen sobre la función renal.

La complejidad y la interacción de los mecanismos que regulan la excreción es una prueba adicional de la importancia crítica del mantenimiento de un medio químico interno constante.

Cuadro 39-1. *Hormonas que intervienen en la función renal*

Hormona	Origen	Estímulo para su secreción	Efectos
Antidiurética (ADH)	Hipotálamo, es secretada por la neurohipófisis	Aumento de la osmolaridad plasmática. Angiotensina II	Aumenta la permeabilidad de los tubos colectores, lo cual permite que se reabsorba una cantidad mayor de agua
Aldosterona	Corteza suprarrenal	Niveles plasmáticos reducidos de Na^+ y/o aumentados de K^+. Angiotensina II	Aumenta la reabsorción de iones Na^+ y la secreción de iones K^+ en los túbulos distales y parte de los conductos colectores
Angiotensina II	Aparato yuxtaglomerular	Disminución de la presión sanguínea local. Niveles reducidos de Na^+ plasmático	Vasoconstricción Aumento de la actividad simpática Sensación de sed (en el hipotálamo) Estimulación de la secreción de ADH y aldosterona
Factor natriurético auricular	Aurículas del corazón	Aumento del volumen sanguíneo	Inhibe la reabsorción de iones Na^+ en el túbulo distal Inhibe la secreción de aldosterona

En síntesis

La excreción: un proceso de depuración del medio interno

1. Alrededor del 70% del peso del cuerpo de un animal es agua. Unos dos tercios de esta agua se encuentra dentro de las células. El tercio restante es el líquido extracelular.
2. En los vertebrados, el plasma sanguíneo constituye sólo el 7% de los líquidos corporales, pero la regulación de su composición es un factor clave en la homeostasis del medio interno. La sangre abastece los productos que las células necesitan y elimina sus desechos.
3. La osmolaridad de los líquidos corporales está determinada por la concentración de solutos osmóticamente activos (glucosa, aminoácidos y diversos iones). La concentración de cualquier sustancia depende de su cantidad absoluta y de la cantidad de agua en la que está disuelta.
4. Es probable que los organismos más primitivos hayan sido isosmóticos e isotónicos. Cuando se trasladaron al agua dulce, un medio hiposmótico, se encontraron en un medio donde el agua dulce tendía a ingresar en ellos. Es probable que hayan sido favorecidos los organismos que contaban con algún sistema eficiente para realizar una excreción neta de agua.
5. En muchos invertebrados y en todos los vertebrados, la composición de la sangre y del medio interno es regulada por órganos excretores. Los nefridios son túbulos que filtran líquido extracelular y que se comunican con el exterior del cuerpo a través de poros. Las planarias tienen protonefridios distribuidos a lo largo de todo el cuerpo, los moluscos y los anélidos poseen metanefridios que se abren en distintos segmentos y los insectos y los arácnidos tienen túbulos de Malpighi que secretan sustancias de desecho a la última parte del intestino. Los vertebrados presentan un sistema excretor más complejo, provisto de riñones.
6. En los peces de agua dulce actuales, el agua tiende a ingresar en el organismo. El riñón cumple funciones de filtrado, excreta agua y retiene los iones y otros solutos. Producen abundante orina, hiposmótica con respecto a los líquidos corporales.
7. En los peces de agua salada, el agua tiende a salir del organismo. Para compensar la pérdida, los peces óseos beben agua de mar y eliminan el exceso de sodio y cloro por las branquias y el exceso de otros iones a través de la orina. Los líquidos corporales de los ciclóstomos son isosmóticos y no presentan este problema. En los peces cartilaginosos, la sangre no es hiposmótica porque retienen concentraciones inusualmente altas de urea.
8. Los animales terrestres obtienen agua al ingerir líquidos y alimentos y como resultado de las reacciones de oxidación de los alimentos. Los vertebrados terrestres pierden agua a través de la orina, las heces, el aire espirado y la piel (evaporación). Alcanzan el equilibrio hídrico cuando la cantidad total de agua perdida es igual a la cantidad total obtenida.
9. El dióxido de carbono y el amoníaco son los principales productos metabólicos de desecho que las células vierten al torrente sanguíneo. Estas sustancias provienen de la degradación de los aminoácidos. En los animales acuáticos simples, el amoníaco es excretado con facilidad hacia el agua circundante.
10. Las aves, los reptiles terrestres y los insectos convierten sus desechos nitrogenados en cristales de ácido úrico o sales derivadas.

En síntesis *(Cont.)*

La excreción de estas sustancias implica una pérdida mínima de agua. En las aves, el ácido úrico y sus sales se mezclan en la cloaca con desechos no digeridos y forman una pasta semisólida que es expulsada.

11. En los mamíferos, el amoníaco que resulta del procesamiento de los desechos nitrogenados se convierte en urea en el hígado y se difunde al torrente sanguíneo. A diferencia del ácido úrico, su excreción implica cierta pérdida de agua.
12. La excreción es un proceso altamente selectivo. Aunque se excrete cerca de la mitad de la urea contenida en la sangre que entra en un riñón de mamífero, los aminoácidos son retenidos casi en su totalidad. La glucosa no se excreta, a menos que su concentración sea anormalmente alta.

Un órgano excretor muy eficiente: el riñón de los vertebrados

13. En los vertebrados, la regulación de la composición química de los líquidos corporales ocurre principalmente en el riñón. La unidad funcional de este órgano es la nefrona. Cada nefrona está formada por un ramillete de capilares (glomérulo) y un tubo largo y estrecho (el túbulo renal) que se origina en la cápsula de Bowman. El túbulo renal está constituido por los túbulos contorneados proximal y distal que, en los seres humanos y en otros mamíferos, están conectados mediante el asa de Henle. El extremo de la nefrona es el conducto colector recto.
14. La orina se forma en las nefronas y pasa de los conductos colectores a la pelvis renal. Desde este embudo recolector, y a través del uréter, gotea en forma continua en la vejiga, donde permanece hasta que es expulsada a través de la uretra.
15. La sangre entra en cada riñón mediante la arteria renal, que se ramifica en arterias más pequeñas, en arteriolas y en capilares glomerulares. Cada glomérulo yace entre dos arteriolas: la de entrada (arteriola aferente) y la de salida (arteriola eferente).
16. El filtrado que se forma en la cápsula de Bowman tiene una composición química semejante a la del plasma. Este filtrado viaja a lo largo del túbulo contorneado proximal, cuyas paredes absorben un 75% de su volumen inicial. La glucosa y la mayor parte de los aminoácidos y las vitaminas regresan al torrente sanguíneo.
17. En los túbulos contorneados ocurre además una secreción activa de sustancias desde la sangre hacia el interior de la nefrona. De esta manera, ciertas moléculas que permanecen en el plasma después de la filtración son eliminadas en forma selectiva de la sangre. El hígado cumple un papel central en la degradación de ciertos compuestos producidos por el propio organismo y en el metabolismo de compuestos exógenos. Muchos de los productos resultantes de estas degradaciones se conjugan en el hígado con ciertas moléculas marcadoras, que luego son reconocidas por proteínas transportadoras del túbulo renal. Los conjugados son secretados hacia la luz tubular en forma activa.
18. El control de la pérdida de agua mediante la orina es un mecanismo esencial para mantener el equilibrio hídrico del organismo. Las aves y los mamíferos excretan orinas hiperosmóticas. En los mamíferos, esta capacidad se asocia con el asa de Henle y depende de tres propiedades estructurales y funcionales de la nefrona: los distintos tramos de las paredes del asa de Henle y del conducto colector tienen diferentes permeabilidades para el agua, las sales y la urea; ciertas partes de la pared del asa de Henle poseen proteínas de membrana que transportan activamente sodio y cloro fuera del túbulo; la disposición en contracorriente de las ramas ascendente y descendente del asa de Henle permite el mantenimiento de un gradiente osmótico en la zona más profunda del riñón (médula renal).
19. El gradiente osmótico que se observa en el intersticio de la médula renal se forma por el aporte de solutos osmóticamente activos: sodio, cloro y urea. La acumulación de estos solutos en el espacio intersticial atrae agua desde la rama descendente del asa y desde el túbulo colector, donde ocurre la concentración de la orina por encima de los niveles plasmáticos. Los capilares que irrigan la médula renal recolectan el agua que es reabsorbida en el intersticio.
20. La orina puede llegar a concentrarse más de 10 veces con respecto al plasma. Los animales del desierto y los mamíferos marinos poseen asas de Henle más largas, que forman un gradiente más importante y una orina aún más concentrada.
21. En los mamíferos, varias hormonas regulan la composición y el volumen de la orina. La hormona antidiurética (ADH) aumenta la permeabilidad al agua de los conductos colectores. Esto ocasiona una reabsorción mayor de agua hacia la sangre. La aldosterona estimula la reabsorción de iones sodio y la secreción de iones potasio en el túbulo distal y parte del conducto colector. La producción de aldosterona está controlada por un complejo circuito de retroalimentación que involucra los niveles de iones sodio y potasio en la sangre y la producción de angiotensinas en los riñones.
22. En la regulación de la función renal intervienen otras hormonas. El factor natriurético auricular inhibe la reabsorción del ion sodio del túbulo distal e incrementa la natriuresis. Esta hormona es secretada por las aurículas del corazón ante un volumen sanguíneo mayor e inhibe la secreción de aldosterona.

Cuestionario

1. a. Una dieta rica en proteínas requiere una absorción mayor de agua. ¿Por qué?
   b. Es posible perder algo de peso si se disminuye la ingesta de sal aunque no se reduzca la ingesta de calorías. ¿Por qué?
   c. El cuerpo no almacena los aminoácidos que superan los requerimientos corporales, sino que los degrada en el hígado. ¿Qué ventaja y qué desventaja presenta una dieta rica en proteínas?
2. En términos generales, el riñón elimina en forma selectiva las sustancias presentes en el torrente sanguíneo. Un examen detenido revela que filtra pequeñas moléculas a través del glomérulo y luego, cuando el filtrado pasa a lo largo del túbulo renal, reabsorbe las que son útiles para el cuerpo. El sistema no identifica a los desechos, sino a las sustancias útiles.
   a. ¿Cuál fue el beneficio de este sistema para los mamíferos primitivos?
   b. ¿Cuál es el beneficio para los mamíferos modernos?
3. Un náufrago en un bote a la deriva sólo tiene a su disposición agua de mar y peces óseos marinos. ¿Cuál es su perspectiva de vida?
4. En la figura 39-11, los números dentro del túbulo indican la concentración de solutos en el filtrado en relación con su concentración en el plasma sanguíneo. A partir de la información sobre el movimiento de los iones y del agua, indique cómo es la concentración del filtrado comparada con la concentración del líquido intersticial que lo rodea.
5. La mayoría de los insecticidas sintéticos en uso son neurotóxicos y lipofílicos. Los invertebrados y los vertebrados poseen tres familias de enzimas que participan en el metabolismo de estas sustancias y facilitan su excreción: esterasas, oxidasas microsómicas de función mixta y transferasas. Estas enzimas, que en conjunto se llaman desintoxicantes, desempeñan un papel importante en el metabolismo de sustancias tóxicas presentes en la dieta animal. ¿Cuáles serán las principales características de estas enzimas y de los productos del metabolismo de insecticidas



La respuesta inmunitaria

... Un proceso autoinmune es, como se sabe, ese extraño comportamiento del ser vivo que, de manera casi suicida se aplica a destruir, él mismo, sus propias protecciones, a inmunizarse contra su "propia" inmunidad...

JACQUES DERRIDA

Todos los seres vivos estamos rodeados por una legión de microorganismos que habitan la tierra, el agua dulce o salada y el aire. Diariamente los comemos, los bebemos y los respiramos. Muchos de ellos viven sobre la piel, en la boca, en las vías respiratorias, en el intestino y en los genitales. El que permanezcan como compañeros inofensivos o nos invadan y causen enfermedad depende de la naturaleza del microorganismo y de las defensas del cuerpo humano. El sistema inmunitario tiene la capacidad de distinguir entre lo "propio" y lo "no propio" y de desencadenar los diversos tipos de respuestas a las que nos referiremos en este capítulo. A pesar de su presencia abrumadora, rara vez los microorganismos invaden, se multiplican y producen una infección. Incluso cuando lo hacen, la infección por lo general es muy leve. Sólo unos pocos microorganismos son capaces de causar enfermedad y en la lucha de nuestro sistema inmunitario contra la mayoría de ellos el resultado suele ser un balance favorable para el ser humano. Son raros los casos, como ocurre con el virus de la inmunodeficiencia humana que mencionaremos al final del capítulo, en los que una vez contraída la infección, no podamos eliminar al patógeno de nuestro organismo.

La **inmunología** es la disciplina que estudia los mecanismos de defensa que el sistema inmunitario altamente organizado es capaz de implementar. El concepto original de *inmunidad* como sinónimo de *resistencia a microorganismos* se amplió cuando el anatomista inglés Peter Medawar (1915-1987) introdujo la idea de que la resistencia a la enfermedad es sólo una entre las múltiples funciones del sistema inmunitario. A modo de ejemplo, el sistema inmunitario ejerce una función antitumoral importante, aunque no tan eficiente como la función antimicrobiana, probablemente debido a la multiplicidad de mecanismos de evasión de la respuesta inmunitaria de que disponen las células tumorales (fig. 40-1) (recuadro 40-1, *Los antecedentes de la inmunología moderna*).

La evolución de los sistemas inmunitarios

Si bien todos los animales pueden reconocer lo "propio" de lo "no propio", no todos poseen los complejos mecanismos característicos de los vertebrados para esta función. Los sistemas inmunitarios más simples son los de los poríferos como las esponjas (véase cap. 28, Animales constituidos por tejidos que se disgregan: las esponjas) que, a través de moléculas presentes en la superficie corporal, pueden reconocer partículas y organismos que les son extraños. Los corales y otros cnidarios (véase cap. 28, Simetría radial: cnida-

Recuadro 40-1

Los antecedentes de la inmunología moderna

Historia de la biología

Anatomía y fisiología · 1876 y 1882

El comienzo de la etapa experimental de la inmunología se remonta a los experimentos de Edward Jenner a fines del siglo XVIII (véase ensayo 40-3, *Certificado de defunción para la viruela*). La investigación científica en el campo de la inmunología ha incrementado significativamente el conocimiento a lo largo de más de tres siglos de desarrollo experimental. Numerosos inmunólogos se han destacado durante el siglo XIX, como el bacteriólogo ruso Elie Metchnikoff (1845-1916), quien describió los fagocitos y fundamentó los conceptos de inmunidad celular, el médico alemán Robert Koch (1843-1910), quien aisló la bacteria causante de la tuberculosis, el bacteriólogo alemán Adolph von Behring (1854-1917), quien demostró la inmunización pasiva contra enfermedades letales de su época, como la difteria, el bacteriólogo alemán Paul Ehrlich (1854-1915), quien caracterizó preliminarmente a las moléculas que hoy llamamos anticuerpos, el médico alemán Karl Landsteiner (1868-1943), quien identificó los diferentes grupos sanguíneos humanos del sistema ABO, lo cual permitió combatir la mortalidad y la morbilidad de las transfusiones y, finalmente, los trabajos de los estadounidenses John Enders, Frederick Robbins y Thomas Weller, que permitieron el cultivo del virus de la poliomielitis y posterior desarrollo de la vacuna antipoliomielítica, por lo cual recibieron el Premio Nobel de Medicina en 1954.



El descubrimiento de la fagocitosis. En experimentos en los que introducía astillas punzantes en larvas transparentes de estrellas de mar, Elie Mechnikov observó por primera vez la agrupación de unas células ameboides que devoraban los cuerpos extraños presentes en la astilla. Llamó a las células fagocitos y al mecanismo por el cual incorporaban a las partículas extrañas lo denominó fagocitosis. Así, el investigador ruso reconoció la primera línea de defensa contra la infección en animales. Por su trabajo en la teoría celular de la inmunidad, Mechnikov compartió con Paul Ehrlich (1854-1915) el Premio Nobel en 1908.

rios y ctenóforos) pueden rechazar injertos provenientes de individuos de la misma especie. Los animales celomados (véase cap. 28, Animales con simetría bilateral) tienen fagocitos, células capaces de engullir bacterias y otros cuerpos extraños, además de producir sustancias bactericidas que circulan por la sangre. Algunos invertebrados pueden responder en forma específica frente a los invasores de turno a través de sustancias antibacterianas y factores inmovilizadores de microorganismos. En los artrópodos se describió una cascada de activación de proteínas que conduce a la eliminación de microorganismos y se han encontrado diversas proteínas con función antimicrobiana o antifúngica pero sin la especificidad característica de un verdadero anticuerpo, como los presentes en animales vertebrados. Esta especificidad se debe a que un **anticuerpo** es una proteína capaz de reconocer sólo a una molécula extraña que es estructuralmente complementaria, como si fuese una cerradura que sólo reconoce su propia llave. En otros invertebrados, se han descrito varios mensajeros intercelulares. Los equinodermos y los tunicados (véase cap. 29, Boca secundaria: los deuteróstomos y Aparición de la notocorda: los cordados) poseen glóbulos blancos diferenciados, pueden rechazar un injerto y también pueden adquirir memoria inmunológica, es decir, tienen la capacidad de repetir la respuesta y actuar con eficiencia ante la presencia reiterada de alguna sustancia previamente reconocida como extraña. La evolución no sólo ha conservado gran parte de los mecanismos de defensa de los invertebrados sino que también ha resguardado muchas de las señales que controlan esos mecanismos en varios grupos de animales. En los vertebrados, el sistema inmunitario es altamente especializado y sus dos tipos de respuesta, la inmunidad innata y la adaptativa, se integran en una intrincada red de interacciones cuyas principales diferencias se resumen en el cuadro 40-1. Los mecanismos de defensa innata pueden interrumpir infecciones incipientes o controlarlas hasta tanto se organice una respuesta adaptativa. Los mecanismos adaptativos, cuyo origen se remonta a los antecesores inmediatos de los peces cartilaginosos, se elaboran a la medida de cada invasor. Como veremos más adelante, una de las adquisiciones evolutivas más destacables del sistema inmunitario adaptativo es su capacidad para desarrollar memoria inmunológica. En los últimos años, los mecanismos de la respuesta inmunitaria se han estudiado en detalle no sólo en mamíferos, sino también en otros vertebrados, lo cual ha enriquecido enormemente el aún joven campo de la inmunología comparada. En este capítulo nos centraremos en las respuestas de defensa que dispone el sistema inmunitario en los seres humanos (fig. 40-2) (recuadro 40-2, *La inmunología moderna*).

La respuesta inmunitaria innata

Cuando las primeras barreras de defensa del organismo –la piel y las mucosas– son atravesadas por un corte, pinchazo o picadura, los



Fig. 40-1. ATAQUE DE LINFOCITOS T A UNA CÉLULA CANCEROSA. *Fotomicrografía que muestra cuatro linfocitos T en interacción con una célula cancerosa de gran tamaño. Los numerosos pliegues y microvellosidades incrementan enormemente el área superficial de los linfocitos T. Las interacciones entre células, ya sean éstas linfocitos, macrófagos u otras células del sistema inmunitario, dependen del reconocimiento de glucoproteínas antigénicas presentes en la superficie de las membranas celulares.*

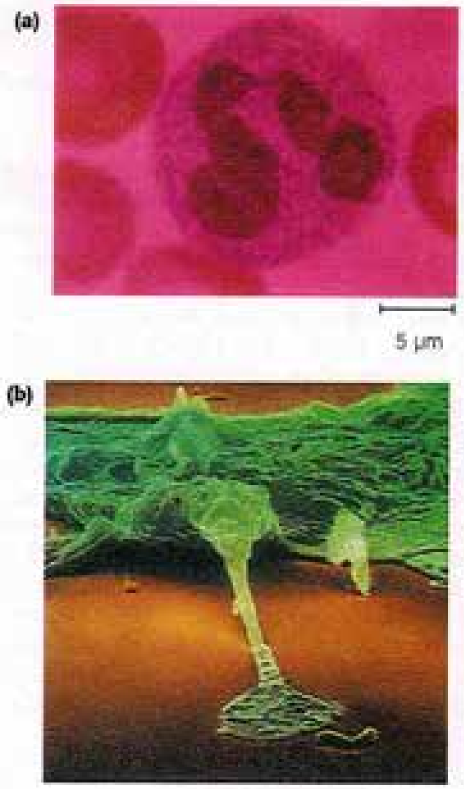


Fig. 40-2. DOS TIPOS DE GLÓBULOS BLANCOS FAGOCÍTICOS. (a) *Un neutrófilo, el tipo más común de granulocito. Nótense los numerosos gránulos pequeños en el citoplasma. En un estadio adulto y activo, el núcleo de un neutrófilo es multilobulado; por lo tanto, aparenta tener muchas formas distintas en diferentes cortes microscópicos. Por esta razón, los neutrófilos también se denominan polimorfonucleares (PMN).* ***(b)*** *Los macrófagos, al igual que otros tipos de glóbulos blancos, se mueven a través de los tejidos con movimiento ameboide, formando y retrayendo seudópodos. También son fagocíticos: engloban bacterias y otras partículas pequeñas. Este macrófago "en patrulla" ha detectado la huella química de una célula de Escherichia coli, a la que está por capturar con su seudópodo apuntado con precisión.*

Cuadro 40-1. *Las dos ramas de la respuesta inmunitaria*

	Inmunidad innata	**Inmunidad adaptativa**
Reconocimiento de lo "propio"	Sí	Sí
Especificidad de la respuesta	Sí, mediante mecanismos característicos de respuesta innata	Sí, mediante mecanismos característicos de respuesta adaptativa
Desarrollo de memoria inmunitaria	No	Sí
Expansión clonal	No	Sí
Componente celular de la respuesta	Fagocitos (polimorfonucleares y monocitos), linfocitos, células dendríticas y endoteliales	Linfocitos T y B
Componente humoral de la respuesta	Sistema del complemento y proteínas de fase aguda	Sistema del complemento y anticuerpos
Barreras físicas	Piel y mucosas	Tejido linfoide asociado con mucosas

microorganismos presentes cerca de la herida ingresan en el interior del cuerpo. Allí se topan con una variedad de células y sustancias químicas que en conjunto constituyen la **inmunidad innata**, responsable de desencadenar una **respuesta antiinfecciosa**. Los diferentes tipos de glóbulos blancos, al igual que los glóbulos rojos (véase cap. 36, Las células sanguíneas), son el resultado de la diferenciación y la división de células madre (o más precisamente, *células hematopoyéticas pluripotenciales*) localizadas en la médula de los huesos largos (cuadro 40-2). En la *respuesta inflamatoria*, como parte de la respuesta antiinfecciosa, se reclutan elementos humorales y celulares en el sitio de infección o lesión. Una vez advertida la presencia del patógeno, la alteración de la permeabilidad vascular local desencadena el proceso inflamatorio que culmina con la eliminación del microorganismo invasor y la reparación tisular (fig. 40-3). La conclusión adecuada de este proceso depende de la interacción entre diversos leucocitos, glóbulos rojos y plaquetas, células que tienen un lapso de vida limitado y son sustituidas continuamente.

La primera barrera de defensa: la piel y las mucosas

Si bien estamos rodeados por una legión de microorganismos, no estamos a merced de ellos ya que disponemos de barreras físicas es-

Cuadro 40-2. *Distintas células del sistema inmunitario*

Glóbulos blancos (leucocitos)	
Células mieloides: se desarrollan y diferencian en la médula ósea	**Linfocitos: completan su diferenciación en el sistema linfático**
Granulocitos o polimorfonucleares (PMN) Neutrófilos Circulan por la sangre, se adhieren a las paredes de los vasos sanguíneos y emiten seudópodos que les permiten pasar entre las células endoteliales de los capilares. De allí van a los tejidos infectados donde fagocitan microorganismos y partículas extrañas Eosinófilos Se multiplican frente a una infección parasitaria, localizan al agresor y liberan el contenido de sus lisosomas lesionando la membrana del parásito, eventualmente destruyéndolo Basófilos Liberan compuestos químicos como la histamina, que incrementan la respuesta inflamatoria. Participan en las reacciones alérgicas	**Linfocitos B** Células plasmáticas Se diferencian a partir de los linfocitos B. Grandes productoras y secretoras de anticuerpos Células de memoria Conservan la información para producir anticuerpos por períodos muy largos
Mastocitos Son basófilos que permanecen en el tejido conjuntivo o en mucosas y liberan histamina cuando son dañados **Monocitos** Son atraídos al sitio de la infección por compuestos químicos liberados por las células bacterianas y por las células infectadas. Una vez allí, los monocitos se transforman en macrófagos **Macrófagos** Residen en los ganglios linfáticos, el bazo, el hígado, los pulmones y los tejidos conjuntivos, donde fagocitan microorganismos o partículas extrañas que hayan superado las defensas iniciales. Activan a los linfocitos T	**Linfocitos T** T citotóxicas Inducen la muerte celular por medio de proteínas con acción citotóxica. Atacan células eucarióticas extrañas o infectadas por virus u otros microorganismos intracelulares. Llevan moléculas CD8 en sus membranas T colaboradores (o *helpers*) Llevan moléculas CD4 en sus membranas. Algunos ejercen sus acciones sobre macrófagos y la respuesta inmunitaria celular mientras que otros dirigen la actividad de los linfocitos B y la respuesta inmunitaria humoral T supresores Secretan citocinas, disminuyendo la actividad de los linfocitos B y T, y de los macrófagos
Células dendríticas Residen en mucosas, epitelios, ganglios linfáticos y bazo donde fagocitan a microorganismos o partículas extrañas. Son las principales células presentadoras de antígenos a los linfocitos T	***Natural killer* (NK)** Inducen la muerte celular por medio de proteínas de acción citotóxica. Actúan sobre células infectadas por virus u otros microorganismos de vida intracelular y sobre células cancerosas

pecializadas en la defensa. La piel, que recubre 1,5-2 m² de nuestra superficie corporal, y las superficies mucosas que abarcan unos 400 m² –si consideramos los aparatos respiratorio, digestivo y genitourinario– constituyen la primera línea de defensa. Mientras la piel permanece intacta, su capa externa de queratina contribuye a la función inexpugnable de barrera física. La activación de sus células más superficiales induce el reclutamiento de leucocitos que intentarán erradicar incipientes procesos de inflamación. Los epitelios que recubren las superficies mucosas (véase cap. 30, Un tejido de revestimiento: el tejido epitelial) son estructuras más frágiles que la piel, pero ofrecen una protección adicional debida a la secreción de moco, saliva o lágrimas ricas en sustancias microbicidas. El epitelio que reviste el sistema respiratorio está recubierto por cilios que barren microorganismos y partículas inhaladas atrapadas en el moco. El pH en extremo ácido del estómago crea un ambiente inhóspito para muchos microorganismos que ingresan con el alimento. Por otra parte, el intestino grueso normalmente alberga poblaciones de bacterias que impiden la colonización por otros microorganismos. Sin embargo, ni la piel ni las mucosas son barreras infranqueables. De hecho, las mucosas son el sitio más frecuente de entrada de los microorganismos y sus toxinas, en general como consecuencia de lastimaduras o fisuras en el epitelio.

Mecanismos de reconocimiento de patógenos: receptores de reconocimiento de patrones y patrones moleculares asociados con los patógenos

Ciertas características estructurales de los microorganismos les confieren la "desventaja" de poder ser reconocidos por el sistema inmunitario como "no propios". Las células del sistema inmunitario innato pueden reconocer diversos patógenos debido a la presencia de un número limitado y fijo de moléculas receptoras expuestas sobre su membrana celular, los denominados *receptores de reconocimiento de*

Recuadro 40-2

La inmunología moderna

La inmunología es una ciencia biológica joven. El punto de partida de la inmunología moderna se remonta a la década de 1960 con la comprensión del papel de los linfocitos, la distinción de los linfocitos T y B, el descubrimiento de la actividad citotóxica de los linfocitos T y de las células NK (del inglés, *natural killer*), que hoy nos permite explicar el rechazo de los tejidos trasplantados. Una vez descritos los principales componentes celulares del sistema inmunitario, se realizaron estudios de cooperación entre células y las primeras descripciones de los mediadores intercelulares solubles involucrados: las interleucinas. Debe destacarse la trascendencia del trabajo de los investigadores Baruj Benacerraf, Jean Dausset y George Snell, galardonado con el Premio Nobel de Medicina en 1980. Estos investigadores demostraron la existencia de un control genético que permite explicar las diferencias en las respuestas individuales ante un mismo estímulo. Este importante concepto está implícito en todas las interacciones entre células del sistema inmunitario y también entre éstas y otras células de nuestro organismo. En la década de 1970 se describió la estructura molecular de los receptores para antígenos presentes sobre la superficie de los linfocitos T, que fueron denominados TCR (del inglés, *T cell receptor*). También en estos años, César Milstein, Niels K. Jerne y Georges Köhler lograron producir anticuerpos monoclonales de especificidad restringida, los cuales constituyeron desde entonces una herramienta fundamental para el avance de casi todas las áreas actuales de investigación en inmunología. El control genético responsable de la diversidad de los anticuerpos fue estudiado durante la década de 1980 por el biólogo molecular Susumu Tonegawa, trabajo por el cual recibió el Premio Nobel en 1987. La comprensión de las funciones de los órganos linfohematopoyéticos y su clasificación en órganos periféricos y centrales contribuyó enormemente a profundizar nuestro entendimiento actual del sistema inmunitario, concebido como un todo integrado e interactivo. En este capítulo se analizan las principales características del sistema inmunitario a la luz de los conocimientos actuales acumulados durante las últimas décadas del siglo XX.



Susumu Tonegawa, el primer científico japonés que recibió el Premio Nobel, en octubre de 1987.

patrones (RRP), que son capaces de detectar, específicamente, *patrones moleculares asociados con los patógenos* (PMAP). Como su nombre lo indica, los PMAP no están presentes en los hospedadores sino en los patógenos. La existencia de un sistema de reconocimiento basado en la complementariedad estructural entre lo "no propio" y ciertos receptores permite concluir que *la respuesta innata también es específica* (fig. 40-4). Además del reconocimiento mediado por RRP, el componente celular de la respuesta innata (véase cuadro 40-1) permite reconocer microorganismos patógenos porque estas células poseen receptores de anticuerpos que se unen previamente al microorganismo. Como vimos, un anticuerpo es una proteína cuyas características estructurales le permiten reconocer en forma específica otras moléculas de variada naturaleza química –proteicas, lipoproteicas, glucoproteicas o glucolipídicas–, constituyentes de las membranas o las paredes celulares de los microorganismos invasores. Estas diferentes moléculas reciben el nombre de **antígenos**, ya que desde un punto de vista funcional poseen la capacidad de estimular respuestas inmunitarias. Una vez que el patógeno ha sido reconocido por una célula del sistema inmunitario innato, por lo general es eliminado por fagocitosis.

El componente humoral

El componente humoral de la respuesta antiinfecciosa innata comprende:

- Proteínas hepáticas de fase aguda
- El sistema del complemento
- Sustancias químicas que actúan como mensajeros intercelulares

Entre las *proteínas hepáticas de fase aguda* se destacan los receptores de reconocimiento de patrones que circulan por el torrente sanguíneo. Este tipo de receptores son de naturaleza soluble y una vez unidos a la superficie del microorganismo inducen la activación del *sistema del complemento*. Este sistema está constituido por más de treinta proteínas plasmáticas y de membrana, enzimas y complejos multiproteicos que actúan mediante una cascada de activaciones sucesivas. Una de sus principales funciones –aunque no la única, como veremos más adelante– es intensificar la respuesta inflamatoria innata. Para ello, sus componentes se adhieren a los microorganismos invasores e inducen la formación de poros en sus membranas que causan un desequilibrio

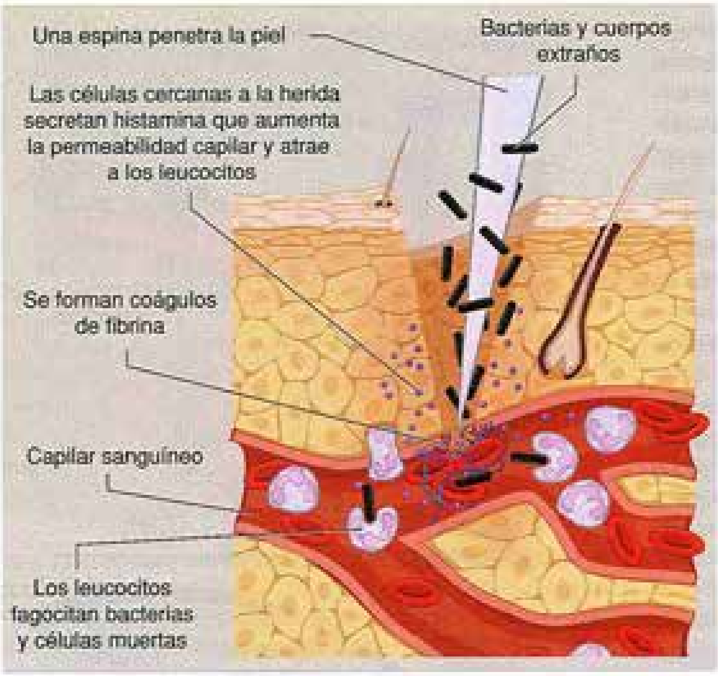


Fig. 40-3. LA RESPUESTA INFLAMATORIA. ***(a)*** *Cuando la piel es atravesada por un agente punzante que alberga algún microorganismo,* ***(b)*** *los mastocitos o basófilos secretan histamina, que aumenta el flujo de sangre en la zona y la permeabilidad de los capilares.* ***(c)*** *Simultáneamente, la histamina activa el sistema de la coagulación y se generan pequeños coágulos, lo que da comienzo al proceso de cicatrización.* ***(d)*** *Los leucocitos fagocíticos que ingieren microorganismos y partículas extrañas llegan atraídos por sustancias quimiotácticas producidas localmente. Algunos leucocitos liberan más histamina, lo cual aumenta la respuesta inflamatoria; otros producen citocinas proinflamatorias que cambian el valor de referencia del termostato hipotalámico, en correlación con el inicio de la fiebre. La zona afectada se congestiona y se torna caliente, rojiza y dolorosa.*

osmótico y finalmente la lisis del patógeno, o bien promueven su fagocitosis por parte de las células del sistema inmunitario innato. Entre las sustancias de variada naturaleza química que actúan como *mensajeros intercelulares* se encuentran las **citocinas** y los **interferones**. Una de las funciones de las citocinas es desactivar a las células responsables de elaborar la respuesta antiinfecciosa. La existencia de mecanismos de desactivación de la respuesta inmunitaria autolimita los mecanismos de defensa una vez que el patógeno ha sido controlado y evita respuestas que podrían provocar un daño en nuestras propias células. La desactivación de la respuesta inmunitaria se establece a través de un mecanismo de retroalimentación negativo que ejerce un tipo de citocinas (las citocinas antiinflamatorias) sobre las células productoras de otro tipo de citocinas (las citocinas proinflamatorias).

Las citocinas

Más de cien proteínas solubles de bajo peso molecular producidas por leucocitos, fibroblastos del tejido conjuntivo, células endoteliales (véase cap. 36, Los capilares y la difusión de sustancias) y células del sistema nervioso central se han agrupado bajo el término general de citocinas. Cumplen una función reguladora a través de la transmisión de mensajes entre células del sistema inmunitario, y entre el sistema inmunitario y otros sistemas, como el endocrino o el nervioso. De la misma manera que las hormonas (véase cap. 34), las citocinas se unen a receptores de membrana de las células blanco e inducen su activación a través de una cascada de eventos intracelulares que culminan en cambios en la expresión génica de las células. Las citocinas se sintetizan "bajo demanda", por lo general en respuesta a componentes solubles liberados por el patógeno o en respuesta a otras citocinas.

Bajo el término general de citocinas se agrupan las proteínas que participan tanto en la respuesta innata como las que intervienen en la respuesta adaptativa. Al mismo tiempo, el tipo de respuesta en que participan las citocinas constituye uno de los criterios para su clasificación. Según la fuente productora de cada citocina se describen las monocinas (producidas por macrófagos y monocitos) y las linfocinas (producidas por linfocitos B y T). A su vez, las monocinas y las linfocinas que interactúan con células del sistema inmunitario se denominan *interleucinas*. Sin embargo, el criterio de clasificación más utilizado se basa en el agrupamiento de citocinas que realizan funciones biológicas similares, es decir, familias de citocinas proinflamatorias, antiinflamatorias, quimiotácticas, de crecimiento y diferenciación, hematopoyéticas o inmunorreguladoras.

El componente humoral de la respuesta innata comprende citocinas que integran varias de las familias mencionadas, excepto –como veremos– las citocinas inmunorreguladoras que se destacan en las respuestas adaptativas.

- Las *citocinas proinflamatorias* estimulan la inflamación aguda, local y sistémica. Este grupo incluye la interleucina IL-1, IL-6, IL-12 y el factor de necrosis tumoral (TNF, del inglés *tumor necrosis factor*). En un contexto inflamatorio, la principal fuente de IL-1 son los macrófagos activados (véase cuadro 40-2), mientras que la IL-6 es sintetizada por un grupo más amplio de células. Además de exacerbar la respuesta inflamatoria aguda, la IL-6 interviene en la respuesta adaptativa. El TNF-α posee un papel central durante la respuesta inflamatoria: promueve la adhesión de leucocitos que circulan por el torrente sanguíneo, induce la síntesis de potentes citocinas quimiotácticas, activa la

capacidad microbicida de los neutrófilos reclutados, induce la síntesis de proteínas hepáticas de fase aguda, el aumento de la temperatura corporal y la coagulación intravascular. En infecciones graves, la sobreproducción de TNF-α conduce al *shock séptico*, una respuesta inmunológica excesiva y anormal que lleva a la disminución de la presión sanguínea y a la consecuente falla en órganos vitales como el cerebro, el corazón, los pulmones y los riñones.

- Las *citocinas quimiotácticas* o *quimiocinas* son un grupo de más de 40 proteínas descritas en humanos, que inducen el reclutamiento específico de monocitos, eosinófilos, linfocitos T vírgenes o activados, linfocitos B, neutrófilos o células NK y multiplican el número de leucocitos en el tejido lesionado. La presencia de receptores para distintas quimiocinas en cada tipo de leucocito determina su capacidad de respuesta. Así, cuando una célula epitelial que posee receptores de reconocimiento de patrones en su membrana reconoce un patrón molecular asociado con los patógenos (PAMP), se "activa" y comienza a producir quimiocinas que promueven el reclutamiento de monocitos, linfocitos T y neutrófilos.

Los interferones

Los *interferones* (IFN) pueden ser de distintos tipos. Los de tipo I son glucoproteínas producidas en respuesta a la infección viral, que actúan eficientemente y en muy bajas cantidades. Según su estirpe, las células infectadas por virus liberan alguno de los interferones de tipo I: α, β u ω. El IFN-γ es un interferón de tipo II, que además de ser mediador de la respuesta innata antiviral cumple, como veremos, una función inmunorreguladora importante en la respuesta adaptativa. Los interferones poseen efectos sobre la célula infectada y sus vecinas, así como sobre otras células del sistema inmunitario. Una vez liberados por la célula infectada, los interferones se unen a receptores específicos en la membrana de células vecinas e interfieren la replicación viral. Inhiben también la replicación del DNA y la producción de aminoácidos esenciales por parte de la célula infectada. Activan a los linfocitos NK (*natural killer*) y los linfocitos T citotóxicos y aumentan su potencial destructor de células infectadas (véase cuadro 40-2).

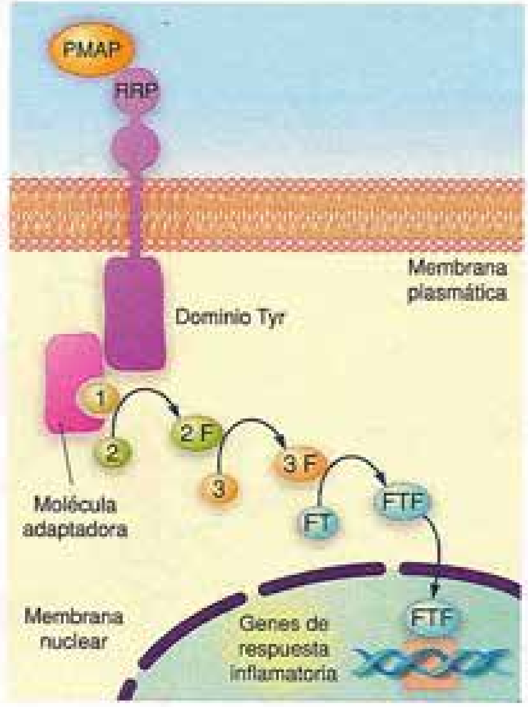


Fig. 40-4. LA RESPUESTA INMUNITARIA INNATA Y EL RECONOCIMIENTO DE LOS PATÓGENOS. *Se observa un receptor de reconocimiento de patrones (RRP) localizado sobre la membrana plasmática de una célula humana, perteneciente al sistema inmunitario (un monocito o una célula dendrítica). Con la colaboración de moléculas adaptadoras, se inicia una cascada de fosforilaciones intracelulares (véase cap. 12): las proteínas 1, 2F y 3F fosforilan a las proteínas 2, 3 y al factor transcripcional FT. Este último factor fosforilado ingresa en el núcleo celular, reconoce una zona específica del DNA e inicia la actividad transcripcional de genes que intervienen en la respuesta inflamatoria. PMAP es el patrón molecular asociado con los patógenos.*

Hasta hace poco más de dos décadas, los únicos interferones disponibles para la investigación provenían de cultivos de células de mamífero expuestas a virus. En la actualidad se producen en gran cantidad por medio de estrategias biotecnológicas (véase cap. 14). Estos *interferones recombinantes* se utilizan en el tratamiento de infecciones virales y de ciertas formas de cáncer.

El componente celular

En el cuadro 40-2 se describen los distintos tipos de glóbulos blancos o leucocitos. Abarcan los diversos tipos celulares involucrados en la respuesta inmunitaria innata: células mieloides y linfocitos NK. Las células mieloides comprenden los fagocitos (polimorfonucleares y monocitos-macrófagos), los granulocitos y las células dendríticas, todas derivadas de una célula precursora hematopoyética común. Las funciones de defensa se llevan a cabo a través de diversos mecanismos. Entre ellos se encuentran la *fagocitosis* (llevada a cabo por macrófagos y granulocitos neutrófilos) y la *citotoxicidad celular* dependiente de anticuerpos (un proceso que conduce a la eliminación de células infectadas por virus o ciertas células tumorales previamente reconocidas y recubiertas por anticuerpos). En este proceso, la presencia de anticuerpos en las membranas celulares es la señal reconocida por ciertos receptores presentes en células NK, monocitos o macrófagos, capaces de disparar la lisis celular y la liberación de sustancias como la histamina, que incrementan la permeabilidad vascular durante la respuesta inflamatoria y favorecen así la extravasación de leucocitos al foco inflamatorio.

El complejo mayor de histocompatibilidad

El estudio de las causas del rechazo de trasplantes reveló, a mediados del siglo XX, la existencia del **complejo mayor de histocompatibilidad** (**CMH**) originalmente descubierto en ratones y luego en seres humanos, en los que se denominó **sistema de antígenos leucocitarios humanos** (**HLA**). El CMH comprende, entre muchas otras, un grupo de moléculas glucoproteicas que se expresan en forma codominante (véase cap. 8, Dominancia incompleta y codominancia) en la superficie de las células con núcleo. Sus cadenas proteicas son codificadas por más de 200 genes que, en el ser humano, superan los 7×10^6 pares de bases localizadas en el brazo corto del cromosoma 6. Es un sistema altamente polimórfico, ya que existen más de 1.800 alelos diferentes para este conjun-

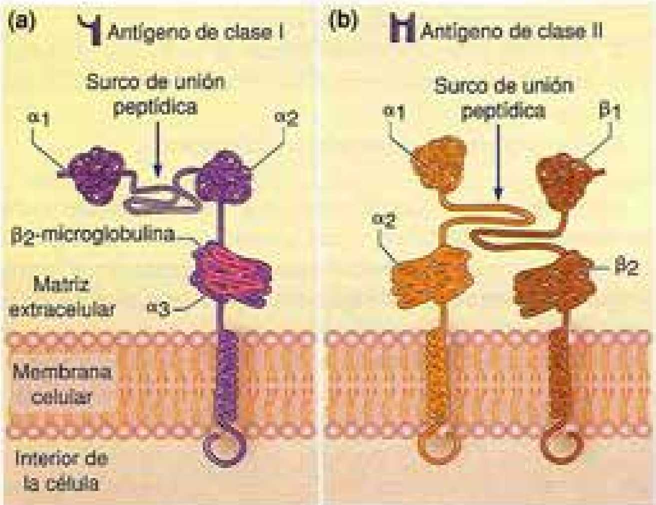


Fig. 40-5. EL COMPLEJO MAYOR DE HISTOCOMPATIBILIDAD: ANTÍGENOS DE CLASE I Y DE CLASE II. *Estructura de los antígenos codificados por genes del CMH.* ***(a)*** *El antígeno de clase I está formado por la cadena polipeptídica α codificada por un gen del CMH, combinada con otro polipéptido, β2-microglobulina, codificado por un gen que no pertenece a la región del CMH.* ***(b)*** *El antígeno de clase II está formado por cadenas polipeptídicas α y β, ambas codificadas por genes del CMH. Las estructuras tridimensionales formadas por los dominios más externos de estas cadenas proteicas se asocian con péptidos antigénicos y forman los complejos capaces de ser reconocidos por el receptor antigénico de los linfocitos T.*

to de genes (véase cap. 18, La cuantificación de la variabilidad). Como veremos, el CMH tiene funciones inmunitarias importantes. Por ello, es probable que la presión de selección positiva que actuó sobre esta gran región del genoma esté más relacionada con la conservación de sus funciones inmunitarias que con la conservación de un conjunto de moléculas que en forma secundaria participan en la histocompatibilidad.

Genes de clase I, II y III

El complejo mayor de histocompatibilidad comprende, entre otros, los genes del sistema HLA de clases I, II y III. Las dos primeras clases codifican cadenas peptídicas involucradas en el procesamiento y la presentación de antígenos, proceso que veremos a continuación.

Si bien son diferentes, las moléculas glucoproteicas de clases I y II comparten una estructura común de plegamiento tridimensional caracterizada por la presencia de un surco alargado dentro del cual pueden alojar sendos péptidos provenientes del procesamiento de antígenos cuyo origen puede ser tanto intracelular como extracelular (fig. 40-5). Los productos de los genes del sistema HLA de clase III participan en aspectos de la respuesta inmunitaria no relacionados con la presentación de antígenos.

El procesamiento y la presentación de antígenos

Las células del organismo contienen proteasas intracelulares que *procesan* –fragmentan– moléculas propias que deben ser degradadas. Estos fragmentos se asocian con las cadenas polipeptídicas codificadas por genes del sistema HLA de clase I y se exponen en la membrana plasmática en todo momento. Así, todas las células con núcleo de nuestro organismo –excepto el trofoblasto sincicial (véase cap. 42, La vida antes de la implantación) y las neuronas– presentan naturalmente en la membrana sus propios "antígenos". Estos complejos no son verdaderos "antígenos" frente a nuestras células inmunitarias, pero lo serían frente al sistema inmunitario de otro individuo que no los reconocería como "propios". En un cultivo mixto o cocultivo de células provenientes de dos individuos diferentes –y que por lo tanto expresan moléculas de histocompatibilidad distintas– cada tipo celular reacciona frente a las moléculas de histocompatibilidad distintas de las propias. El sistema inmunitario "aprende" a reconocer las moléculas propias durante etapas muy tempranas de la diferenciación linfocitaria, precisamente a través de la presentación de sus "propias" moléculas dentro del timo. Como veremos, ésta es la base del proceso de establecimiento de tolerancia inmunológica. A fin de iniciar la respuesta inmunitaria, las mismas moléculas HLA de clase I son a su vez capaces de presentar péptidos extraños, por lo general obtenidos por fagocitosis, a ciertas células del sistema inmunitario: un grupo de linfocitos T, caracterizado por expresar la glucoproteína de membrana denominada CD8.

La presentación por medio de moléculas HLA de clase II se circunscribe a un grupo especializado de células del sistema inmunitario, propiedad que define a estas células como *células presentadoras de antígeno*: linfocitos B, monocitos, células dendríticas, células epiteliales del timo, células de Langerhans y células de Kupffer. En todas éstas, las moléculas HLA de clase II se expresan en forma constitutiva (es decir, están siempre presentes). Las moléculas HLA de clase II también presentan péptidos extraños a linfocitos T pero sólo a aquellos que expresan una glucoproteína de membrana denominada CD4.

Como veremos, la presentación antigénica es responsable del desencadenamiento de la respuesta inmunitaria adaptativa, en la que los linfocitos T (LT) son las células capacitadas para el reconocimiento de los antígenos. Las moléculas CD4 y CD8 reciben el nombre de *correceptoras* porque ambas se asocian física y funcionalmente al receptor antigénico del linfocito T, como veremos más adelante (ensayo 40-1, *Los hijos de los desaparecidos: de las pruebas de anticuerpos de CMH a las nuevas técnicas de biología molecular*).

Sistema de antígenos leucocitarios humanos (HLA) y enfermedad

Las enfermedades autoinmunitarias son patologías inflamatorias crónicas complejas. Su manifestación resulta de la combinación de un componente genético en el que participan varios genes y diversos componentes ambientales. Entre los factores genéticos de mayor relevancia en las enfermedades autoinmunitarias se encuentran los genes ubicados en la región del CMH. La asociación entre moléculas del sistema HLA y enfermedad autoinmunitaria se basa sobre el importante papel de la presentación antigénica en el reconocimiento de lo "propio" y lo "no propio". ¿Por qué la expresión de una u otra molécula proveniente de genes del sistema HLA de clase I o II conferiría a uno u otro individuo una susceptibilidad mayor a padecer una enfermedad de origen autoinmunitario? La respuesta podría relacionarse con la mayor o menor capacidad de un péptido "propio", el candidato a *autoantígeno*, para ser reconocido como "no propio" y en consecuencia a desencadenar una respuesta autoinmunitaria. En este hipotético caso, el autoantígeno en combinación con cierta molécula del sistema HLA no sería reconocido como "propio" y se desencadenaría la respuesta autoinmunitaria. Si, por el contrario, el mismo autoantígeno se presentara –en otro individuo– en combinación con otra molécula del sistema HLA –que no confiere susceptibilidad a padecer la enfermedad–, sería reconocido como "propio" y funcionarían los mecanismos de tolerancia inmunológica. En este otro hipotético caso, el autoantígeno en combinación con la molécula del sistema HLA no funcionaría como antígeno.

La mayoría de las patologías autoinmunitarias se asocian con la expresión de moléculas del sistema HLA de clase II. La enfermedad celíaca por ejemplo, se caracteriza por intolerancia a la ingesta de gluten, un conjunto de proteínas presentes en las harinas de trigo, cebada y centeno. Una de las proteínas que constituyen el gluten, denominada gliadina puede combinarse con una molécula propia –la enzima transglutaminasa tisular– lo que transforma a esta enzima en un verdadero autoantígeno. La transglutaminasa tisular *per se* no es un autoantígeno, sino que para convertirse en autoantígeno debe estar covalentemente unida a un péptido de gliadina. En individuos portadores de una molécula determinada del sistema HLA –codificada por un gen de susceptibilidad a la enfermedad celíaca–, la presencia de los complejos formados por la transglutaminasa tisular y los péptidos de gliadina desencadenan una respuesta autoinmunitaria. Sus síntomas más característicos son consecuencia de la malabsorción intestinal que produce deficiencias nutricionales graves si el individuo no se somete a una dieta estrictamente libre de gluten. Dado que alrededor del 30% de los individuos no celíacos también expresan la molécula HLA de susceptibilidad a la enfermedad, se deduce que el componente genético es un factor necesario pero no suficiente para el desencadenamiento de la patología y lo mismo ocurre con el componente ambiental.

Se puede concluir que la expresión de ciertas moléculas del sistema HLA constituye un factor genético de riesgo, una peligrosa herramienta que nuestro sistema inmunitario puede utilizar para disparar una respuesta contra nuestro propio organismo. Sin embargo, la mayor parte de las enfermedades requieren la presencia de ciertos factores ambientales y la expresión de múltiples genes. Un individuo genéticamente susceptible de padecer la enfermedad celíaca dispondría de las enzimas y otras moléculas HLA propias con la capacidad potencial para montar la respuesta autoinmunitaria en el momento en que se sumen la ingesta de gluten y otro conjunto de factores ambientales desencadenantes.

La respuesta inmunitaria adaptativa

Mientras la inmunidad innata enfrenta un proceso infeccioso incipiente, comienza a generarse la respuesta adaptativa. A diferencia de las células de la inmunidad innata capaces de reconocer un número limitado de patrones moleculares conservados, entre millones de estructuras antigénicas diferentes, cada linfocito T o B reconoce a una por medio de un receptor, entre un repertorio de millones de receptores antigénicos. Más adelante veremos cómo en mamíferos, el proceso de diferenciación de linfocitos B en la médula ósea, y de linfocitos T en el timo les confiere las aptitudes necesarias para el reconocimiento antigénico específico que deberán realizar al alcanzar su madurez celular. Los linfocitos completamente maduros, mientras no hayan entrado en contacto específico con un antígeno se denominan *vírgenes*.

Los **linfocitos B** producen anticuerpos y protagonizan la *respuesta humoral*; los **linfocitos T** intervienen en la *respuesta celular*. En ambos casos es esencial que la célula que reconoció al antígeno atraviese un período de proliferación por mitosis denominado *expansión clonal*. Este período es característico de la respuesta adaptativa y necesario para enfrentar la presencia del antígeno.

En ambos tipos de mecanismos adaptativos (humoral o celular) se reconocen tres etapas:

1. *Reconocimiento específico del antígeno.*
2. *Activación, expansión y diferenciación de un linfocito específico, etapa durante la cual migra al sitio en que debe cumplir su función efectora.*
3. *Fase final efectora de eliminación del antígeno.*

El primer contacto específico con un antígeno desencadena una **respuesta primaria** durante la cual una fracción de linfocitos genera *células de memoria* "preadaptadas" a un nuevo contacto con el mismo antígeno. La memoria inmunológica es una característica propia de la respuesta adaptativa. El encuentro posterior con el mismo antígeno da lugar a una **respuesta secundaria**, más rápida y de mayor magnitud.

Todas las respuestas de defensa desarrolladas por un individuo constituyen la inmunidad activa. En ciertos estados fisiológicos como el embarazo, o terapéuticos, como la transfusión de gammaglobulina (o anticuerpos), se transfieren productos de la respuesta inmunitaria como, por ejemplo, anticuerpos de un individuo a otro. Esto constituye un proceso de inmunidad pasiva (ensayo 40-2, *Anticuerpos monoclonales*).

Los órganos del sistema inmunitario

El sistema inmunitario está constituido por dos **órganos linfáticos primarios**: médula ósea y timo y por **órganos linfáticos secundarios** como el bazo, los ganglios linfáticos y los cúmulos de tejido linfoide asociado con mucosas (*MALT*, del inglés, *mucosa-associated lymphoreticular tissue*) que incluye las amígdalas, el apéndice, las placas de Peyer, las adenoides y cúmulos asociados con los bronquios. En los órganos linfáticos secundarios se dispara la respuesta adaptativa luego del reconocimiento antigénico (fig. 40-6). Los ganglios linfáticos, localizados estratégicamente dentro del sistema de vasos, están constituidos por masas de tejido esponjoso separadas en compartimientos por tejido conjuntivo que filtra la linfa. Como vimos en el capítulo 36 (Un sistema recolector: el sistema linfático), los vasos linfáticos son la vía de retorno del líquido intersticial al sistema circulatorio. Microorganismos, desechos tisulares o partículas extrañas que entran en los espacios extracelulares de cualquier tejido son "barridos" a los canales del sistema linfático y quedan atrapados en los ganglios. A pesar de su distribución difusa, el sistema inmunitario constituye una unidad funcional debido a la incesante circulación de los linfocitos entre la sangre y la linfa. En la figura 40-7 se muestra la estructura de un ganglio linfático y la circulación de la linfa (fig. 40-7). Si bien en los vertebrados hay ganglios linfáticos distribuidos en forma aislada en todo el organismo, la mayoría se concentran en el cuello, las axilas y las ingles. Se encuentran densamente poblados por linfocitos, macrófagos y células dendríticas. Estas últimas capturan y procesan antígenos en los tejidos periféricos y luego migran pasivamente arrastradas por la linfa hasta arribar a los órganos linfáticos secundarios más cercanos al sitio de infección. Por su parte, los linfocitos alcanzan los órganos linfáticos secundarios a través de vénulas poscapilares. Debido a su localización, el bazo es un órgano fundamental para combatir infecciones que se propagan a través de la sangre. Las amígdalas atrapan partículas que ingresan por vía nasal o bucal. En la pared del intestino se encuentran las placas de Peyer que nos defienden de los miles de millones de microorganismos potencialmente patógenos que habitan el tracto intestinal y de los que ingresan por esta vía. El apéndice, las adenoides y otros cúmulos linfoides cumplen la misma función frente a microorganismos que ingresan en el cuerpo mediante diferentes vías de entrada.

ENSAYO 40-1

Los hijos de los desaparecidos: de las pruebas de anticuerpos del CMH a las nuevas técnicas de biología molecular

C/S

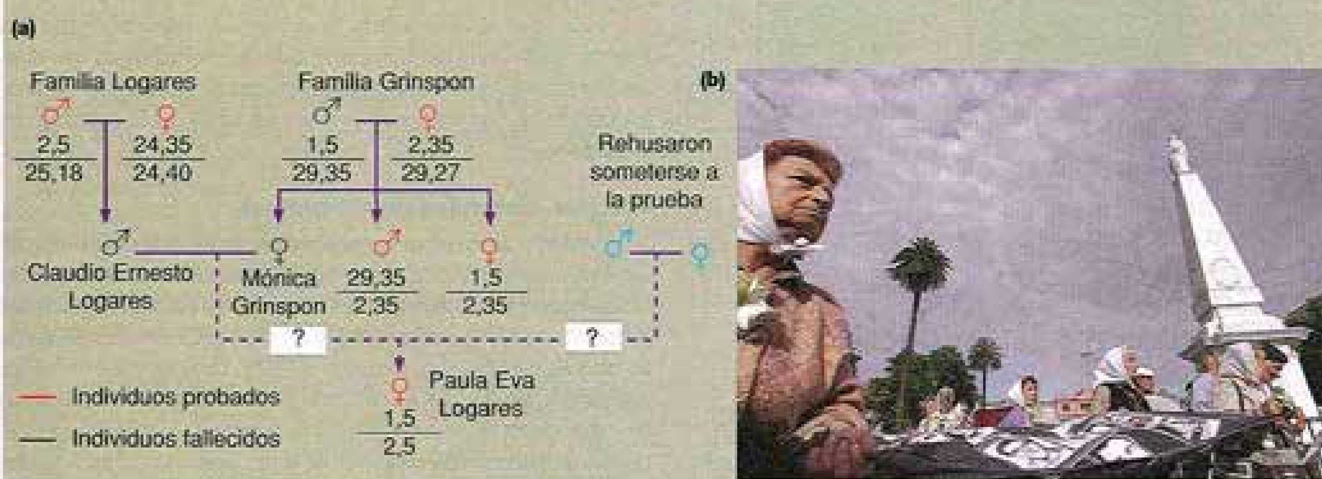
Desde 1976 a 1983, la Argentina fue gobernada por una Junta Militar que, en nombre de la supuesta "seguridad nacional", secuestró y asesinó cerca de 30.000 ciudadanos sin dejar rastros de ellos. Estas personas están hasta el día de hoy desaparecidas. Entre los desaparecidos había cuando menos 500 niños, algunos de los cuales fueron secuestrados junto con sus padres. Sin embargo, la mayoría de ellos nacieron de mujeres que estaban embarazadas en el momento de su secuestro y a las que se mantuvo vivas hasta que dieron a luz.

En los años que siguieron al retorno de la democracia al país, una organización argentina de derechos humanos, las Abuelas de Plaza de Mayo, localizó a decenas de niños que se encontraban desaparecidos y que, en su mayoría vivían con familias de antiguos miembros de las unidades militares y policiales encargadas de los secuestros y las torturas. Anticuerpos capaces de reconocer antígenos leucocitarios humanos, codificados por los genes del CMH (complejo mayor de histocompatibilidad) fueron la primera herramienta utilizada para determinar la identidad biológica de los niños y así facilitar su retorno al cuidado de sus abuelos. Este análisis se realiza sobre una muestra de sangre de la persona que se sospecha que es hijo o hija de desaparecidos y de los potenciales abuelos biológicos. Por medio de este estudio se determina la combinación particular de antígenos CMH que lleva cada uno. Esta combinación es conocida como *haplotipo* y se expresa como dos conjuntos de números que representan los dos conjuntos de antígenos heredados.

El cuadro (a) muestra el resultado de las determinaciones de haplotipos obtenidos, en 1984, a partir del análisis de los parientes aún vivos de Claudio Ernesto Logares y Mónica Grinspon, dos jóvenes desaparecidos que habían sido secuestrados en 1978, y de la niña que se pensaba que era su hija, Paula Eva, quien tenía 2 años en el momento del secuestro. Aunque el padre de Mónica Grinspon había fallecido, fue posible reconstruir su haplotipo a partir de los hermanos de Mónica. Un policía y su esposa, con quienes la niña estaba viviendo, se negaron a ser sometidos al estudio en ejercicio de su derecho legal. Sin embargo, aun sin esa información, los haplotipos indicaron una probabilidad de más del 99,9% de que la niña fuera, efectivamente, Paula Eva Logares. El caso quedó confirmado cuando la niña fue devuelta por orden judicial a la casa de sus abuelos. La niña, de 8 años, inmediatamente fue a su antigua habitación y pidió una muñeca con la que había jugado por última vez a los 2 años.

La identificación por anticuerpos de los antígenos leucocitarios humanos ha caído en desuso. En la actualidad se analiza la región del genoma que codifica el CMH principalmente por técnicas de biología molecular. Igualmente, el estudio de las zonas altamente repetidas (minisatélites y microsatélites) provee una excelente información que permite relacionar a individuos emparentados (véase pág. 773).

Más de 80 niños desaparecidos durante la dictadura han sido restituidos a sus abuelos. Aquellos niños ya son jóvenes y muchos acuden a la organización de Abuelas en búsqueda de su verdadera identidad. Científicos argentinos y las Abuelas de Plaza de Mayo han establecido un banco de datos que utiliza las modernas técnicas de identificación de personas por DNA. Algunos casos de filiación que no pudieron ser resueltos con anterioridad, porque requerían la utilización de restos humanos o porque la justicia no aceptaba las evidencias biológicas debido a la baja sensibilidad de los métodos bioquímicos, pueden hoy esclarecerse gracias a estas nuevas metodologías. Se espera que este banco de datos haga posible la reunión de muchas otras familias.



(a) *Las determinaciones de haplotipo indicaron con el 99,9% de certeza que la niña que había sido criada por un policía argentino y su esposa como su primera hija en realidad era Paula Eva Logares. Los números que se consignan arriba de las líneas representan un par de antígenos de clase I y de clase II, y los números debajo de la línea representan el otro par. Los individuos probados se muestran en rojo y los muertos, en negro.* **(b)** *Madres de la Plaza de Mayo, en una de sus "rondas" alrededor de la pirámide, que se realizan todos los jueves en reclamo por el juicio y castigo a los culpables de la desaparición de sus hijos.*

Galería de imágenes

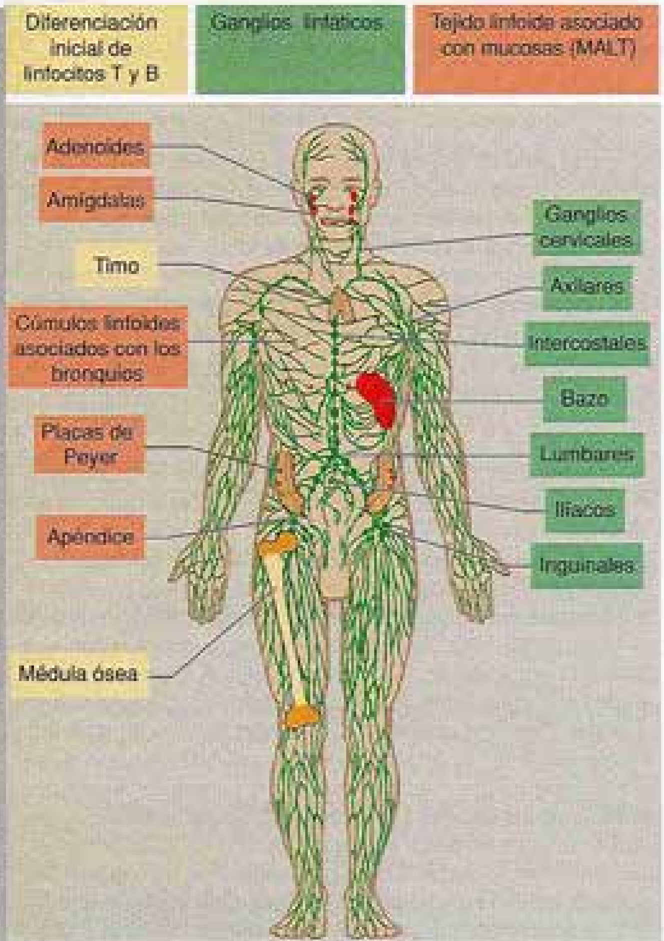


Fig. 40-6. COMPONENTES DEL SISTEMA INMUNITARIO HUMANO. *Se destacan la médula ósea y el timo, órganos en los que comienza la diferenciación de los linfocitos B y T, principales protagonistas de la respuesta inmunitaria. El timo es un órgano bilobulado esponjoso que se encuentra en la zona superior del tórax y detrás del esternón. Es una glándula que alcanza su máximo desarrollo al nacer y se atrofia después de la pubertad. Dentro del timo, los linfocitos T se someten al proceso complejo de diferenciación, selección y maduración. Otros órganos importantes del sistema son los vasos y los ganglios linfáticos, el bazo y el MALT con todos sus componentes.*

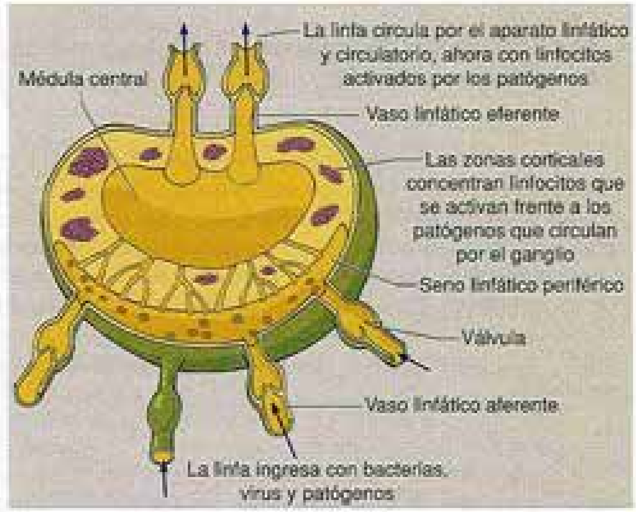


Fig. 40-7. UN GANGLIO LINFÁTICO. *La linfa ingresa en los ganglios a través de los vasos linfáticos aferentes, se filtra a través del seno linfático periférico en la cisterna central y abandona el ganglio a través de los vasos linfáticos eferentes. Las válvulas en el interior de los vasos evitan el retroceso de la linfa. La linfa entrante acarrea bacterias, virus y otros patógenos, que quedan así expuestos a los linfocitos concentrados en las zonas corticales. Los linfocitos activados por el reconocimiento de un antígeno proliferan y posteriormente abandonan el ganglio a través de los vasos linfáticos eferentes desde donde pasan a la circulación sanguínea, que los distribuye por todo el organismo. Los ganglios linfáticos aumentan de tamaño cuando el sistema inmunitario se activa.*

Los linfocitos B y la producción de anticuerpos

Los linfocitos (LB), como ya mencionamos, son los protagonistas de la respuesta inmunitaria y humoral, función que realizan a través de la síntesis de anticuerpos o inmunoglobulinas. En el organismo existen millones de linfocitos B diferenciados a partir de células pluripotenciales presentes en la médula ósea.

Como vimos, los anticuerpos son glucoproteínas globulares con una estructura tridimensional que les permite interactuar de manera específica con ciertos antígenos solubles. Insertados en la membrana del linfocito B, forman parte, junto con otras cadenas polipeptídicas, del receptor antigénico denominado *BCR* (del inglés, *B cell receptor*).

La mayor parte de los antígenos son proteicos, aunque también se reconocen como extraños ciertos polisacáridos, glucolípidos y ácidos nucleicos.

En la figura 40-8 se muestra la estructura de una inmunoglobulina (fig. 40-8). En el ser humano se distinguen cinco clases que difieren entre sí a nivel de las regiones constantes de sus cadenas polipeptídicas pesadas. Sus principales propiedades biológicas se presentan en el cuadro 40-3.

Una gran diversidad de anticuerpos

Alrededor del cuarto mes de vida fetal comienza la maduración de los linfocitos B en la médula ósea. Estas células atraviesan diferentes estadios madurativos que derivan en la formación temprana de cadenas polipeptídicas livianas y pesadas (L y H) mediante rearreglos aleatorios de bloques de DNA (recuadro 40-3, *La paradoja de la inmensa variedad de anticuerpos y el limitado número de genes*). El resultado de este proceso es la expresión en la membrana del complejo BCR. Uno de los hechos más intrigantes de la respuesta inmunitaria es la capacidad de los linfocitos B para producir anticuerpos contra una enorme variedad de antígenos naturales –que el linfocito B puede encontrar durante su vida–, como también contra antígenos sintéticos químicamente distintos de cualquier sustancia conocida y con los que nunca antes ha tenido contacto.

Mucho antes de que se pudieran analizar directamente los genes que codifican las inmunoglobulinas, el inmunólogo australiano F. Macfarlane Burnet (1899-1985) postuló la *teoría de la selección clonal*. Según Burnet, cada individuo presenta una inmensa diversidad de linfoci-

ENSAYO 40-2

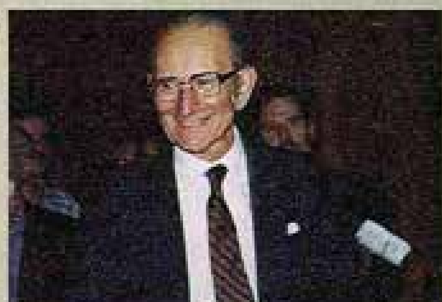
Anticuerpos monoclonales

La presencia de un microorganismo activa diferentes linfocitos B que originan en forma simultánea diversos clones de células plasmáticas productoras de anticuerpos específicos contra las proteínas, polisacáridos o ácidos nucleicos que actúan como antígenos. En consecuencia, la respuesta fisiológica siempre es policlonal debido a que se producen diferentes clones de linfocitos B capaces de reconocer al mismo antígeno pero con diferente sensibilidad. La presencia de distintos linfocitos B que reconocen un único antígeno dificulta enormemente el trabajo de los investigadores que necesitan producir cantidades sustanciales de un tipo particular de anticuerpo para desentrañar algún aspecto de la respuesta inmunitaria. Mediante el empleo del método tradicional, se inyecta un antígeno en un animal de laboratorio, se espera a que produzca anticuerpos, se extraen de la sangre y así se obtiene el producto que consiste en una mezcla de anticuerpos. Finalmente, y luego de mucho trabajo, se separan diferentes clones de células plasmáticas y se obtienen así los anticuerpos parcialmente purificados. El rendimiento de esta técnica es bajo y las células plasmáticas mueren con rapidez en cultivo. Estos problemas no existen en células de mieloma –células neoplásicas– que sobreviven indefinidamente en cultivo y producen anticuerpos específicos en gran escala. Pero hasta hace relativamente poco tiempo no se podían manipular las células de mieloma para hacerlas producir otros anticuerpos de interés potencialmente mayor.

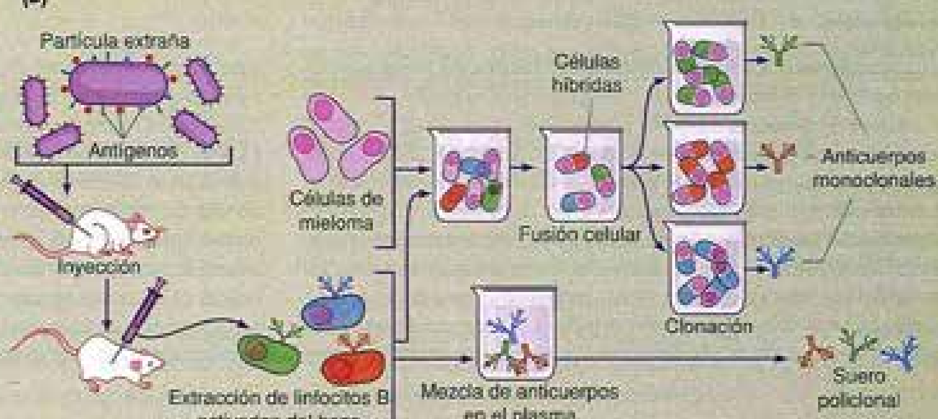
La solución a este problema la suministraron los inmunólogos César Milstein (1927-2002), Niels K. Jerne (1911-1994) y Georges Köhler (1946-1995), que trabajaban en Cambridge, Inglaterra. En 1975, Milstein y Köhler desarrollaron una técnica para fusionar células de mieloma de ratón con linfocitos B activados, provenientes de ratones previamente inmunizados con antígenos seleccionados. Estas células de mieloma carecían de la capacidad de sintetizar sus propios anticuerpos y, por lo tanto, todos los anticuerpos producidos por las células híbridas presentaban la especificidad de los linfocitos B activados. En cultivos de tejido, cada célula híbrida daba origen a un clon de células idénticas que producían el mismo anticuerpo. De allí surge el término anticuerpos monoclonales.

En la actualidad, las técnicas de fusión y de selección necesarias para separar las células híbridas permiten preparar anticuerpos monoclonales contra virtualmente cualquier antígeno de interés. Una enorme variedad de anticuerpos monoclonales están disponibles para la investigación, el diagnóstico médico y los ensayos terapéuticos. Los anticuerpos monoclonales se utilizan como herramienta para determinar embarazo, para diagnosticar enfermedades infecciosas y ciertos tipos de cáncer. Una aplicación de los anticuerpos monoclonales al tratamiento de cáncer se basa en que las células malignas con frecuencia llevan en su superficie neoantígenos diferentes de los que se encuentran en las células normales. La producción de anticuerpos monoclonales acoplados a fármacos convenientes con fines terapéuticos permitiría dirigir directamente productos químicos tóxicos para las células cancerosas sin afectar a las células normales del cuerpo. No obstante, la implementación de esta técnica en seres humanos presenta un problema, ya que por tratarse de anticuerpos de ratón, al ser administrados al hombre se induce una respuesta inmunológica no deseada. Es posible que en un futuro no lejano, el resultado de las investigaciones en curso permita resolver este tipo de incompatibilidad. No obstante, se debe destacar que este descubrimiento constituye uno de los avances más significativos en la historia de la inmunología y que por estos hallazgos Milstein y Köhler merecieron el Premio Nobel en 1984.

(a)



(b)



(a) César Milstein. (b) Preparación de anticuerpos monoclonales dirigidos contra un antígeno de interés. Cuando el sistema inmunitario es puesto a prueba por el antígeno, se induce la activación de diferentes clones de linfocitos B capaces de producir anticuerpos. Se pueden obtener anticuerpos monoclonales mediante la inyección de antígenos extraños a un ratón utilizado para experimentación. El ratón produce una mezcla de anticuerpos que circulan por el plasma. Además, a partir del bazo del ratón se puede obtener una mezcla de linfocitos productores de esos anticuerpos. Esta mezcla de linfocitos B se fusiona con células de mieloma (células inmortales), de modo que cada una de las células híbridas resultantes es capaz de sintetizar el anticuerpo propio y característico del linfocito fusionado, ahora a gran escala como lo hacía originalmente la célula del mieloma. Los híbridos pueden ser separados unos de otros y mantenidos en cultivo indefinidamente con medios de cultivo selectivos apropiados y mediante un procedimiento de clonado celular. Cada híbrido origina un clon de células productoras de anticuerpos de una única especificidad.

Figura interactiva

Recuadro 40-3

La paradoja de la inmensa variedad de anticuerpos y el limitado número de genes

Cada ser humano es capaz de fabricar anticuerpos contra al menos 1.000 millones de antígenos distintos. Sin embargo, nuestras células no contienen suficientes genes estructurales para semejante tarea. ¿Cómo se genera la enorme variedad de anticuerpos? El estudio directo de los genes que codifican inmunoglobulinas demostró que los componentes de las regiones variables de las cadenas livianas y pesadas de los anticuerpos (véase fig. 40-7) están codificadas por unas 300 secuencias de DNA, repartidas por todo el genoma. Mediante el proceso de recombinación somática que se produce durante la diferenciación inicial de cada linfocito B en la médula ósea, y antes del ingreso del antígeno, se seleccionan fragmentos de DNA que se transponen y se ensamblan en un orden específico, separados por secuencias no codificadoras o intrones (véase cap. 10, El procesamiento del RNA mensajero). La secuencia reordenada completa se transcribe en RNA y los intrones son escindidos antes de que el RNA mensajero sea traducido en la proteína que será el anticuerpo definitivo. Las moléculas de este anticuerpo, y sólo este anticuerpo, se exponen entonces en la superficie de la célula B y de sus descendientes.

El número de combinaciones posibles, dadas la cantidad de secuencias de DNA disponibles para el reordenamiento somático, alcanza 18.000 millones, un número suficiente para responder a una enorme diversidad de antígenos. Investigaciones recientes indican que el número de secuencias codificantes de anticuerpos es aún mayor debido a mecanismos de recombinación y mutación adicionales a los descritos.

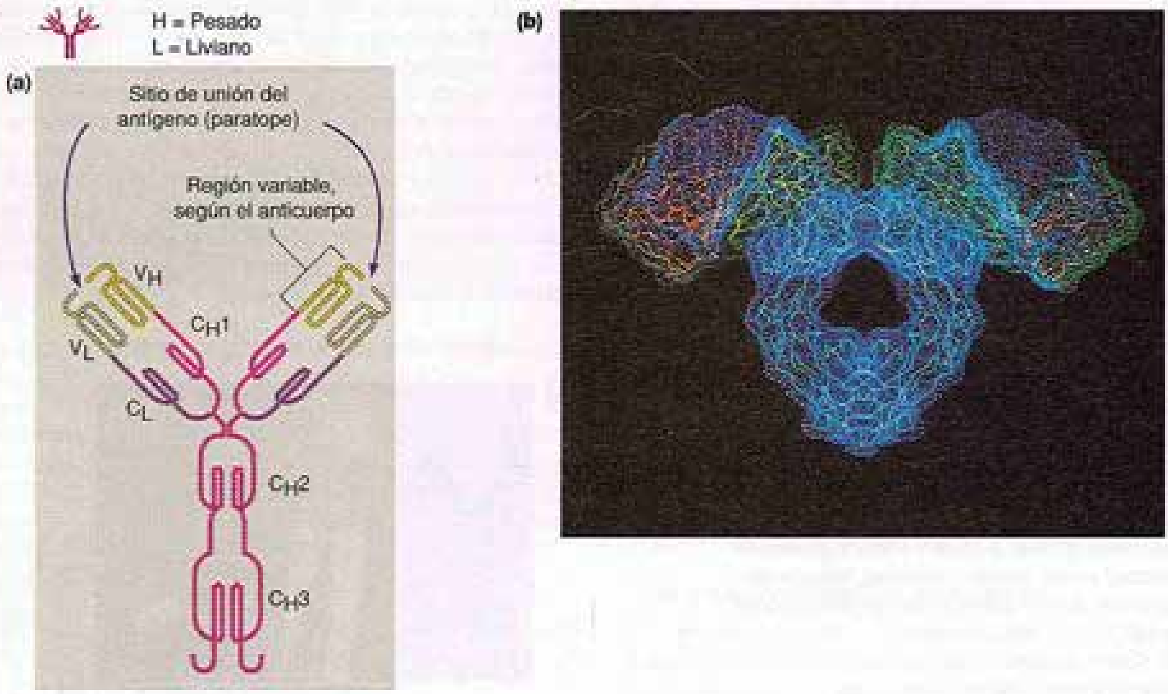


Fig. 40-8. ESTRUCTURA DE UNA INMUNOGLOBULINA. ***(a)*** *En esta representación esquemática de una molécula de inmunoglobulina –o anticuerpo–, cada cuenta de la cadena polipeptídica representa un aminoácido. Cada anticuerpo consta de cuatro cadenas polipeptídicas: dos cadenas livianas (L) idénticas, de 220 aminoácidos cada una, y dos cadenas pesadas (H) idénticas, de 440 aminoácidos, respectivamente. Ambas cadenas H están unidas entre sí, y a una de las cadenas L, a través de puentes disulfuro intercatenarios. Las cadenas L y H están formadas por regiones constantes (CL y CH) y variables (VL y VH). En el ser humano se distinguen cinco clases, cuyas regiones constantes son diferentes. Por otra parte, dentro de una misma clase, los distintos anticuerpos difieren entre sí a nivel de regiones de mayor variabilidad o hipervariables, presentes dentro de las regiones variables. Al adoptar su estructura tridimensional, la unión entre VL y VH constituye dos regiones activas de la molécula denominadas paratopes, que son los sitios de reconocimiento del antígeno específico, denominado también epitope o determinante antigénico. El plegamiento de otros segmentos de las cadenas peptídicas H y L conforma dominios estructurales intracatenarios, relacionados con las distintas funciones biológicas de cada tipo de anticuerpo. El dominio CH2 es importante en las interacciones con el complemento, mientras que el dominio CH3 es reconocido por receptores de células fagocíticas.* ***(b)*** *Modelo computacional de una molécula de anticuerpo que muestra la estructura detallada de las superficies de las cadenas pesadas (puntos azules) y las cadenas livianas (puntos verdes). El esqueleto de las regiones constantes está representado por líneas blancas y amarillas; el de las regiones variables, por líneas rojas.*

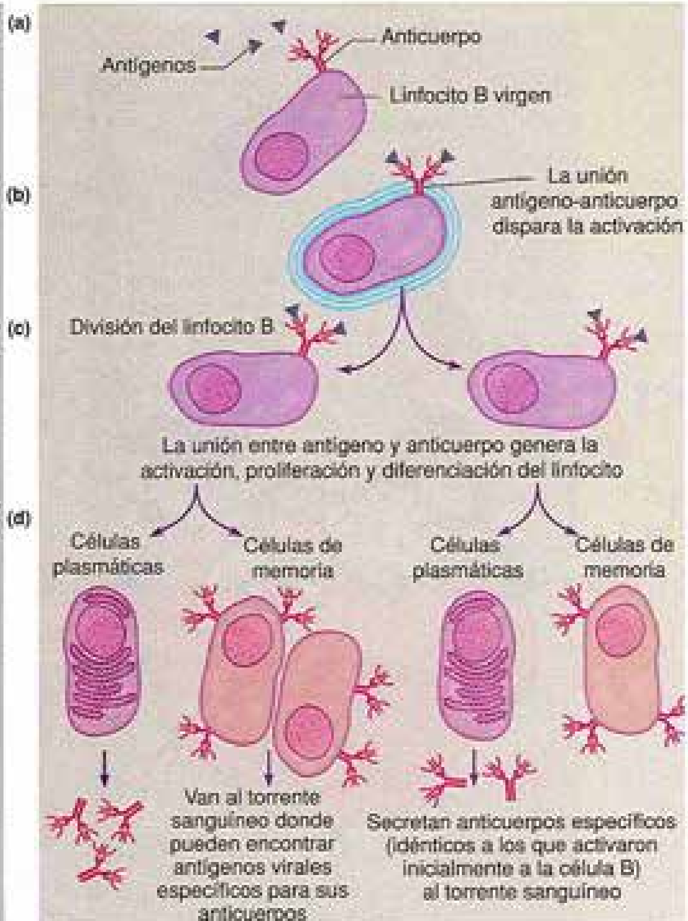


Fig. 40-9. *TEORÍA DE SELECCIÓN CLONAL DE LA FORMACIÓN DE ANTICUERPOS.* ***(a)*** *Un linfocito B maduro virgen (ya que aún no ha tomado contacto con el antígeno que es capaz de reconocer) expone un anticuerpo específico en su superficie.* ***(b)*** *Cuando el linfocito se une a moléculas de antígeno con un epítope complementario al sitio de unión de su anticuerpo, se induce su activación.* ***(c)*** *El linfocito B comienza a dividirse y diferenciarse, y* ***(d)*** *origina células plasmáticas y células de memoria. Las células plasmáticas secretan grandes cantidades de anticuerpos circulantes, todos con una especificidad idéntica a la de los anticuerpos presentes originalmente sobre la superficie del linfocito B. Las células de memoria portadoras de los mismos anticuerpos persisten indefinidamente en la circulación y secretan anticuerpos sólo después de un encuentro posterior con el mismo antígeno, momento en el que se diferencian en células plasmáticas.*

Figura animada

Cuadro 40-3. *Distintas clases de inmunoglobulinas*

Clase	Ubicación	Función
IgG	En la superficie del LB de memoria, y en la circulación durante respuestas secundarias	Poseen funciones neutralizantes, opsonizantes (que activan la fagocitosis del complejo antígeno-anticuerpo por parte macrófagos y polimorfonucleares) y activan el sistema del complemento. Atraviesan la placenta y confieren inmunidad al feto
IgA	En la superficie del LB de memoria en las mucosas y en secreciones (lágrimas, saliva, leche y moco del revestimiento interior del tracto digestivo y del sistema respiratorio)	Impiden la adherencia bacteriana a las mucosas y neutralizan virus
IgD	En la superficie de los LB maduros vírgenes, antes de la activación antigénica	Se desconoce su funcionalidad. Actúan como primer receptor de antígenos
IgM	En la superficie de los LB de memoria y en la circulación durante respuestas primarias	Inmunoglobulina de respuesta primaria; presente en el feto y en el neonato. Vida media corta. Neutralizan al antígeno y pueden activar el sistema del complemento
IgE	Unidos a mastocitos y basófilos, en la piel y los tejidos que revisten los tractos gastrointestinal y respiratorio	Intervienen en las reacciones alérgicas. Importantes en la defensa contra parásitos

tos B, cada uno equipado genéticamente para sintetizar un solo tipo de anticuerpo y un antígeno particular sólo puede reconocer al linfocito B que posea en su membrana el anticuerpo complementario. La interacción antígeno-anticuerpo "selecciona" linfocitos B específicos e induce su proliferación y diferenciación que conduce a la síntesis de anticuerpos de especificidad idéntica a la original (fig. 40-9).

Un proceso muy importante, la *tolerancia central de los linfocitos B*, elimina células potencialmente autorreactivas. Unos pocos linfocitos B logran escapar de este proceso y llegan al bazo junto con los linfocitos B seleccionados correctamente. Un segundo proceso de *tolerancia periférica de los linfocitos B* elimina a las células potencialmente autorreactivas en el bazo. Los linfocitos B sobrevivientes completan su maduración, que culmina con la expresión de inmunoglobulinas (IgD e IgM) en la membrana. Como se puede observar, el sistema inmunitario establece, mediante estos controles, un delicado balance entre generación de diversidad y autoinmunidad potencial.

La función de los anticuerpos

Las principales funciones de los anticuerpos son:

1. *Unión a partículas extrañas, lo que provoca su aglutinación y favorece la captura por células fagocíticas. Por esta función se denominan anticuerpos opsonizantes* (fig. 40-10).
2. *Unión a patógenos o toxinas microbianas, lo que interfiere en la penetración del patógeno en la célula. Por esta función se denominan anticuerpos neutralizantes.*
3. *Interacción con antígenos presentes en la membrana de mi-*

croorganismos. Esta interacción induce la unión a proteínas del sistema del complemento, que expone a los complejos inmunitarios a la acción del sistema reticuloendotelial –un conjunto de células fagocíticas– o inicia el reclutamiento de leucocitos que participan en la respuesta inflamatoria. Por esta función se denominan anticuerpos activadores del complemento.

4. *Unión a células infectadas o tumorales que desencadena en células NK el mecanismo de citotoxicidad celular ya mencionado. Los anticuerpos actúan como un nexo entre la célula infectada o tumoral y las células citotóxicas. Esta función se define como citotoxicidad dependiente de anticuerpos.*

Un pequeño grupo de linfocitos B que reside permanentemente en el bazo produce grandes cantidades de IgM específica en respuesta temprana frente a infecciones graves por bacterias encapsuladas, como *Streptococcus pneumoniae* o *Haemophilus influenzae*. Otro pequeño grupo de linfocitos B produce anticuerpos "naturales", como los de defensa frente a la invasión por bacterias comensales del intestino, o los anticuerpos aglutinantes dirigidos contra antígenos expresados por los glóbulos rojos humanos. Aproximadamente 2×10^{12} linfocitos B se encuentran "en guardia" en el torrente sanguíneo, se escurren entre las células endoteliales de los capilares y migran a través del sistema linfático. Este grupo supera el 90% de los linfocitos B totales y depende de la interacción con los linfocitos T para producir anticuerpos.

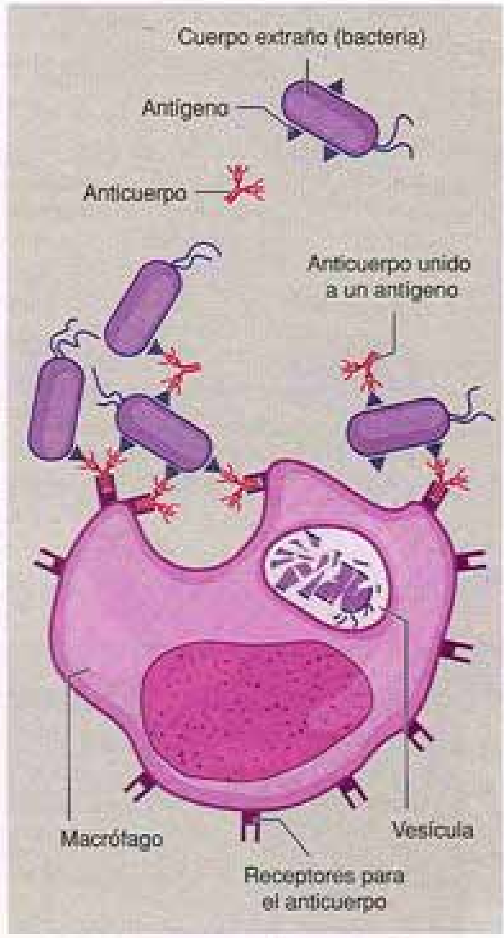


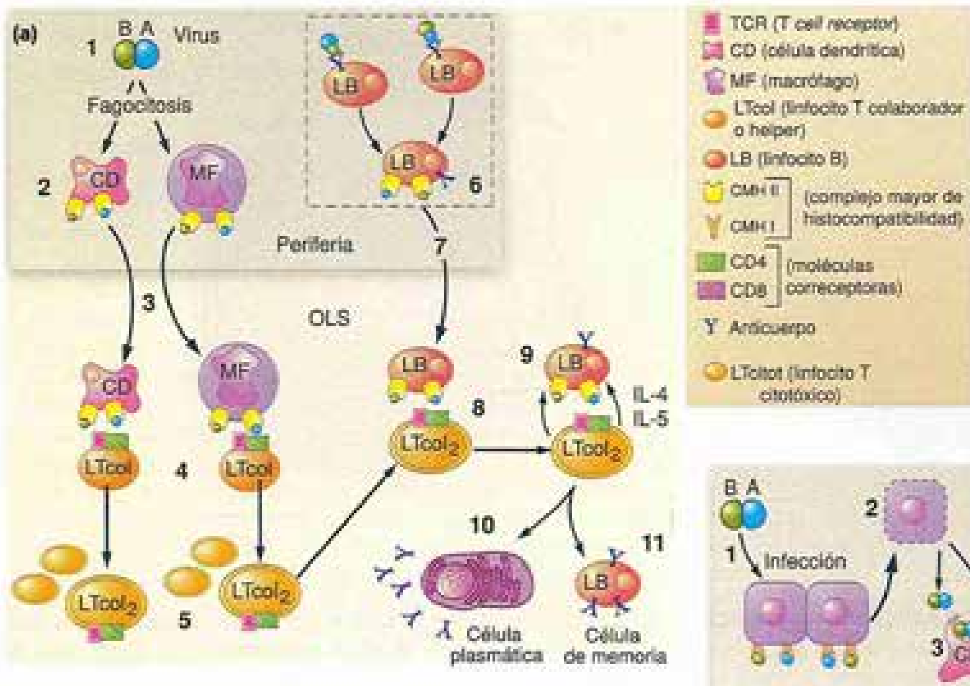
Fig. 40-10. FAGOCITOSIS DE UNA PARTÍCULA EXTRAÑA "MARCADA" CON ANTICUERPOS. *Las células fagocíticas como los macrófagos tienen receptores para las regiones constantes de los anticuerpos. Los anticuerpos, a su vez, tienen dos sitios de unión con el antígeno, de modo que un solo anticuerpo puede unirse a dos células o partículas diferentes y provocar su aglutinación. Las células fagocíticas se unen a los anticuerpos unidos a antígenos y así capturan estas grandes masas de partículas extrañas junto con los anticuerpos durante el proceso de opsonización.*

Los linfocitos T y la inmunidad mediada por células

Con ayuda de un tipo de linfocito T denominado helper o colaborador (LT helper 2), los linfocitos B pueden diferenciarse en células efectoras de la respuesta adaptativa, es decir, en **células plasmáticas**. Otro tipo de linfocito T helper (LT helper 1) se diferencia en células efectoras que se caracterizan por la producción de interferón γ, sustancia que es capaz de activar a los macrófagos. Un tercer tipo de linfocito T que no es helper también está involucrado en respuestas adaptativas; una vez diferenciado, actúa como célula efectora citotóxica.

Diferenciación de los linfocitos T: células helper que expresan CD4 ($CD4^{+}$) y células citotóxicas que expresan CD8 ($CD8^{+}$)

A diferencia de los linfocitos B, que reconocen al antígeno soluble y en su conformación nativa, los linfocitos T requieren que el antígeno esté expuesto sobre la superficie de una célula presentadora de antígenos, unido a proteínas del CMH. De un modo similar a la maduración de los linfocitos B en la médula ósea, la maduración de los linfocitos T en el timo con anterioridad a la llegada del antígeno genera una gran diversidad de receptores antigénicos. Como vimos, los linfocitos T se originan a partir de células hematopoyéticas pluripotenciales presentes en la médula ósea. Ya en la octava semana de vida del feto humano, las células precursoras de linfocitos T comienzan a dirigirse hacia el timo donde completan su maduración y dan origen a dos linajes de linfocitos T, los αβ con el receptor antigénico formado por las cadenas polipeptídicas α y β, y los γδ, por cadenas polipeptídicas γ y δ. Una vez expresado el receptor para antígenos (TCR, del inglés, *T cell receptor*) en la membrana del linfocito T, se pone en marcha un mecanismo de control que analiza célula por célula la especificidad de estos receptores. Este mecanismo garantiza el establecimiento de la *tolerancia inmunológica*. El primer control que sufre el TCR se denomina *selección positiva* y se relaciona con su capacidad para interactuar con las moléculas del CMH propias del individuo. La mayoría de los linfocitos T poseen TCR incapaces de reconocer moléculas del CMH propias. La falta de interacción con las moléculas del CMH propias induce su eliminación, ya que éstas no serían útiles para reconocer, en un futuro, péptidos derivados de los patógenos en combinación con las moléculas del CMH propias. Existen dos tipos posibles de interacción que evitan la muerte de un linfocito T durante el proceso de selección positiva: la interacción entre el TCR y moléculas del CMH de clase I, o bien la interacción entre el TCR y moléculas de clase II. El primer tipo de interacción induce la supervivencia de linfocitos que expresan CD8; el segundo tipo, la de



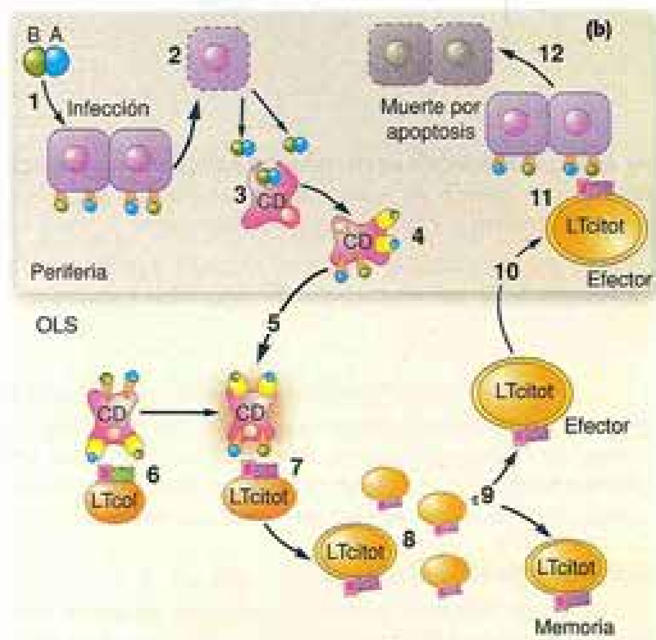


Fig. 40-11. LA ACCIÓN DE LOS LINFOCITOS T HELPER (O COLABORADOR). (a) *La acción de los linfocitos T helper de tipo 2. Un virus formado por dos determinantes antigénicos A y B es (1) fagocitado por una célula dendrítica (CD) o por un macrófago (MF), (2) el virus es procesado y los determinantes antigénicos expresados junto con moléculas de CMH de clase II, (3) las células presentadoras migran al órgano linfático secundario (OLS) más cercano. (4) El determinante antigénico A es reconocido por un linfocito T helper o colaborador (LTcol) que (5) debido a características particulares del microambiente local en el OLS se activa, se expande clonalmente y se diferencia en linfocito T helper 2 (LTcol$_2$) denominado así por su capacidad para guiar la diferenciación de los linfocitos B. Para simplicidad del esquema se omite en el dibujo a la progenie de linfocitos T helper 2 de memoria que se originan en este mismo proceso de expansión. Por fuera del OLS (6), un linfocito B maduro virgen reconoce al virus a través de su BCR, lo procesa y expone los determinantes antigénicos A y B en su membrana. (7) El linfocito B migra al OLS más cercano, donde (8) alguno de sus determinantes (el determinante antigénico A, en la figura) es reconocido por el linfocito T helper 2. La colaboración entre el linfocito T y el linfocito B dispara (9) la síntesis de las interleucinas (IL-4 e IL-5) que promueven la diferenciación del linfocito B en (10) células plasmáticas productoras de anticuerpos y (11) células de memoria.* ***(b)*** *La acción de los linfocitos T helper de tipo 1. Un virus formado por dos determinantes antigénicos A y B (1) infecta una célula. La lisis de esta célula infectada (2) dispersa a los antígenos virales los cuales pueden ser fagocitados (3) por una célula dendrítica que procesará y presentará nuevamente a A y B (4) junto con moléculas del CMH de clase I o de clase II. La célula presentadora acarrea al antígeno (5) hasta el OLS más cercano. Para que ocurra la interacción eficaz entre la célula dendrítica y el linfocito T citotóxico se requiere la participación de un linfocito T colaborador (6). Éste debe previamente reconocer algún determinante antigénico (en este caso, el determinante antigénico B) expuesto sobre la célula dendrítica junto a una molécula del CMH de clase II. Dentro del OLS, un linfocito T citotóxico (7) reconoce a alguno de los determinantes antigénicos unido a moléculas del CMH de clase I (B, en la figura), se activa y (8) prolifera, lo cual origina (9) una progenie de linfocitos T citotóxicos de memoria y una progenie de linfocitos T citotóxicos efectores que (10) abandonan el OLS siguiendo un patrón de migración que los guía al tejido originalmente infectado. La respuesta efectora (11) requiere el reconocimiento del antígeno y conduce a la (12) muerte por apoptosis de las células infectadas en ese tejido.*

linfocitos que expresan CD4. Esto se debe a la complementariedad estructural que existe entre la molécula CD4 y las del CMH de clase II o entre la molécula CD8 y las del CMH de clase I, respectivamente. Un segundo proceso, la *selección negativa*, elimina a aquellos linfocitos T que expresen un TCR con afinidad muy alta por moléculas del CMH propias, dado que éstos serían linfocitos potencialmente autorreactivos. Los linfocitos T que no fueron eliminados luego de las dos etapas de selección se vierten al torrente sanguíneo.

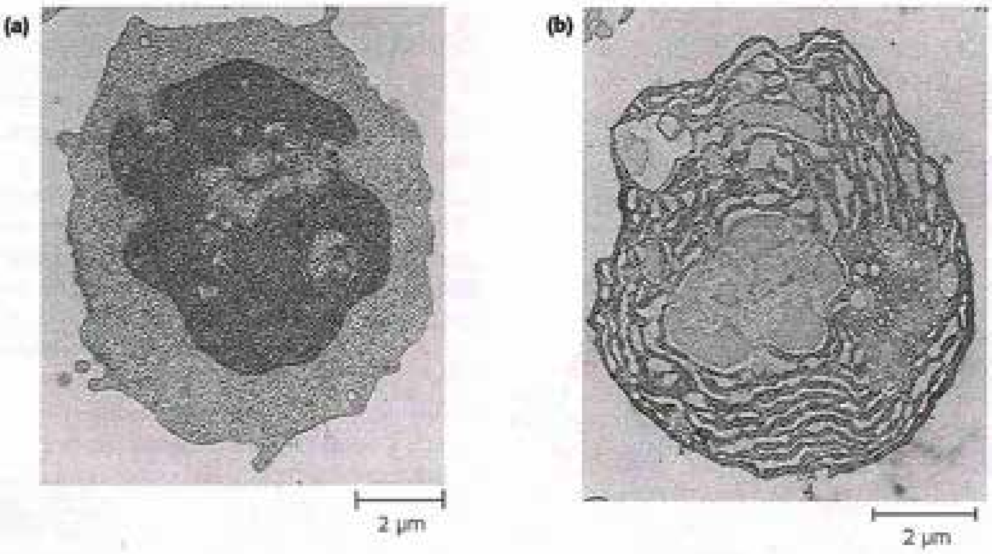


Fig. 40-12. DIFERENCIACIÓN DE UN LINFOCITO B EN CÉLULA PLASMÁTICA. ***(a)*** *Un linfocito B activado en vías de diferenciación a célula plasmática.* ***(b)*** *Una célula plasmática especializada en la fabricación y la secreción de anticuerpos. Su tamaño real es mayor que el del linfocito B, su núcleo es relativamente más pequeño, menos denso y muestra un gran desarrollo del retículo endoplasmático y un número mayor de ribosomas.*

La función del linfocito T maduro es semejante a la del linfocito B: reconocer antígenos que se adapten a sus receptores de membrana. El proceso que se desencadena luego del reconocimiento antigénico también es similar: activación y diferenciación celular que conduce a la producción de clones de células efectoras y células de memoria.

Activación de los linfocitos B

En la figura 40-11a se representan las etapas del proceso de activación y diferenciación de los linfocitos B. Este proceso depende de los linfocitos T helper o colaboradores (fig. 40-11). Como se puede observar en la figura, dos linfocitos B diferentes reconocen al mismo virus formado por dos determinantes antigénicos A y B, lo endocitan, lo procesan y lo exponen en su superficie. La cooperación entre un linfocito B y un linfocito T helper se produce si ambos han reconocido distintos determinantes antigénicos –A y B– sobre el mismo virus, fenómeno denominado *reconocimiento ligado*. El reconocimiento ligado no necesariamente debe ser realizado por dos linfocitos B; también podría suceder que un linfocito B reconociera al determinante antigénico A y otro tipo de célula presentadora de antígenos reconociera al determinante antigénico B y lo presentara al linfocito T helper. Por simplicidad, en la figura sólo se indica el proceso de diferenciación del linfocito B que reconoce y produce anticuerpos dirigidos contra el determinante antigénico A. Existen dos tipos de linfocitos T helper definidos según las citocinas que producen. Los linfocitos T helper 2 producen interleucinas IL-4 e IL-5 y, como se mencionó, tienen la función de promover el proceso de diferenciación de los linfocitos B en células plasmáticas. Estas células plasmáticas están completamente diferenciadas, por lo general no se dividen y están especializadas en la producción de anticuerpos, como lo denota su incremento en el número de ribosomas y el desarrollo del retículo endoplasmático rugoso (fig. 40-12).

Las **células de memoria** conservan la información para producir anticuerpos por períodos muy largos. A diferencia de las células plasmáticas que viven sólo unos pocos días, las células de memoria permanecen en circulación durante toda la vida de un individuo. En un segundo encuentro con un mismo patógeno, de inmediato se desencadena la producción de anticuerpos en gran escala que detiene la infección en sus etapas más tempranas. La respuesta rápida de las células de memoria proporciona inmunidad frente a enfermedades infecciosas como la viruela, el sarampión, las paperas y la poliomielitis. Este mecanismo es la base para la vacunación contra diversas enfermedades (ensayo 40-3, *Certificado de defunción para la viruela*).

Activación de los linfocitos T

En la figura 40-11b se representan las etapas del proceso de activación y diferenciación del linfocito T citotóxico. La respuesta mediada por linfocitos T citotóxicos desempeña un papel fundamental en la erradicación de las infecciones virales. Estas células se detectan en el foco infeccioso pocos días después del comienzo de la infección. La célula dendrítica, una célula presentadora de antígenos profesional, inicia la respuesta mediante la captura, el procesamiento y la presentación de antígenos virales. Como puede verse en la figura, para organizar esta respuesta es necesario que el linfocito T helper y el linfocito T citotóxico reconozcan distintos determinantes antigénicos –A y B– sobre el mismo virus, fenómeno denominado también reconocimiento ligado. Se requiere la interacción previa entre un linfocito T helper y la célula dendrítica para que esta última adquiera entonces la capacidad de inducir, posteriormente, la maduración del linfocito citotóxico. La célula infectada es eliminada por macrófagos atraídos localmente y activados por citocinas, sobre todo IFN-γ producido por los linfocitos T helper de tipo 1. A su vez, sustancias químicas citotóxicas secretadas por el linfocito T citotóxico –y otros mecanismos complejos– inducen la lisis de la célula infectada.

ENSAYO 40-3

Certificado de defunción para la viruela

En los tempranos días de la medicina, el cuerpo humano era el laboratorio y la enfermedad el instructor. La viruela fue uno de los más grandes y terribles maestros. A diferencia de otras infecciones más benignas, la viruela dejó un trazo inconfundible en la historia.

No se sabe con certeza dónde se originó esta enfermedad. Las primeras descripciones de la viruela provienen de la China del siglo XII y también se menciona en antiguos textos sánscritos de la India. Se cree que la viruela fue introducida en Europa con el regreso de los cruzados. Ya en el siglo XVIII, una de cada diez personas moría por viruela. Pero no todos los brotes de viruela eran iguales: algunos parecían ser más graves que otros (debido, sabemos ahora, a mutaciones del virus). En el Lejano Oriente se comenzó a practicar la infección intencional de niños con material obtenido de infecciones leves. La inoculación con la viruela, o variolación, fue introducida en Inglaterra en 1717. Aunque la enfermedad inducida en general era leve, en algunas personas producía dolencias serias. Además, la erupción que producía era tan contagiosa como la viruela contraída normalmente, por lo que la variolación pudo haber sido responsable de algunas epidemias.

A fines del siglo XVIII, Edward Jenner (1749-1823), un médico rural inglés, escuchó el rumor de que los infectados por vacuna o viruela bovina –una enfermedad transmitida del ganado vacuno a humanos– se encontraban protegidos contra la viruela. Jenner intentó la variolación en varias personas que habían padecido vacuna y no pudo inducir la infección. Luego, en 1796, llevó a cabo el experimento que lo haría famoso. Primero inoculó a un niño de 8 años, James Phipps, con material de una pústula de una nodriza enferma con vacuna. Semanas más tarde, lo inoculó nuevamente con material de una lesión producida por viruela. Afortunadamente, el niño no se contagió la viruela (el éxito de la inoculación con vacuna dependía, por supuesto, de la similitud antigénica entre los dos patógenos naturales) y el experimento de Jenner fue aclamado como un éxito. Jenner llamó al proceso vacunación. Alrededor del año 1800, al menos 100.000 personas habían sido vacunadas y la viruela comenzó a perder su importancia en el mundo occidental.

Pasaron casi cien años hasta que Louis Pasteur (1822-1895) descubrió, como consecuencia de sus observaciones casuales, que un virus o una bacteria desarrollados en tejidos distintos de los de sus hospedadores normales suelen perder su virulencia pero retienen su inmunogenicidad y pueden ser usados para la producción de vacunas. Pasteur conservó el vocablo vacunación en reconocimiento al trabajo de Jenner. El descubrimiento de Pasteur constituyó la base para la mayoría de nuestras vacunas modernas, como la de la poliomielitis, la difteria y el sarampión.

A pesar de la disponibilidad de una vacuna eficaz contra la viruela, en la década de 1950 se producían unos dos millones de nuevos casos por año, principalmente en la India, entre las poblaciones urbanas que vivían en condiciones de hacinamiento, que ofrecían un entorno tan fértil para el virus como las ciudades europeas dos siglos atrás.

En 1973, la Organización Mundial de la Salud (OMS) le declaró la guerra a la viruela. Lanzó la producción masiva de vacunas en misiones de búsqueda y destrucción encargadas de detectar cada caso nuevo de la enfermedad y de vacunar a todas las personas expuestas. El 23 de abril de 1977 se declaró a la India libre de viruela y así ha permanecido hasta ahora. En el mismo año, la OMS recomendó el cierre de los laboratorios de investigación de viruela y la destrucción de las últimas provisiones de virus. El 25 de julio de 1978, meses antes del cierre de uno de ellos, en la Universidad de Birmingham, Inglaterra, una médica fotógrafa que trabajaba en el piso inferior contrajo la viruela. El virus, se comprobó más tarde, había escapado del laboratorio por un sistema de cañerías. La fotógrafa, que no estaba vacunada, murió cinco días después y Henry Bedson, un virólogo prominente que era el responsable de las medidas de seguridad del laboratorio, se suicidó cortándose la garganta. Éstas parecen haber sido las últimas dos muertes causadas por la viruela.

Si bien en 1980, la OMS sugirió el almacenamiento de las últimas muestras de virus de viruela en dos de sus laboratorios –los Centros para el Control de Enfermedades (CDC) en Georgia, Estados Unidos, y un laboratorio en Rusia–, se sospecha que algunos países pueden guardar, secretamente, reservas del virus con la intención de usarlo en el desarrollo de armas biológicas. El virus podría ser liberado a través de aerosoles, forma en la que permanece estable, y de esta manera podría extenderse con facilidad. Un número tan bajo como 50 o 100 casos dispararían un ejército de medidas de emergencia.



Un niño con viruela, que muestra las pústulas características de la enfermedad. Esta fotografía fue tomada en 1973 en un campo de auxilio en Bangladesh.

Historia de la biología
Anatomía y fisiología - 1885

Las citocinas en la inmunidad adaptativa

Como vimos, los linfocitos T helper sintetizan citocinas que intervienen en la regulación de la actividad de los linfocitos T citotóxicos y los linfocitos B. A su vez, la propia diferenciación y proliferación de los linfocitos T helper tipo 1 o 2 es mediada por la acción de interleucinas.

Una vez que se ha eliminado exitosamente la infección, es primordial regular la respuesta. En este proceso es central la acción de las interleucinas. Se han descrito diferentes tipos de linfocitos T reguladores capaces de suprimir la respuesta inmunitaria aunque aún no se han dilucidado en su totalidad los mecanismos de supresión. Los mecanismos propuestos comprenden la participación de citocinas supresoras como IL-10 y TGF-β (del inglés, *transforming growth factor*), la interacción directa entre linfocitos T supresores y linfocitos T CD4 o CD8 y efectos atenuadores de la presentación antigénica.



FIG. 40-13. LA DESTRUCCIÓN EXITOSA DE UNA CÉLULA CANCEROSA POR LINFOCITOS T CITOTÓXICOS. ***(a)*** *El reconocimiento de la célula cancerosa como anormal depende de la presencia de neoantígenos expuestos en su superficie en conjunción con los antígenos del CMH de clase I.* ***(b)*** *y* ***(c)*** *Cuando los linfocitos citotóxicos comienzan a dañar la membrana de la célula cancerosa, su forma cambia.*

El cáncer y la respuesta inmunitaria

Las células cancerosas se parecen a las células normales del organismo en muchos aspectos, pero a la vez actúan como elementos extraños y se reproducen con rapidez e invaden tejidos a los que no pertenecen. Además, virtualmente todas las células cancerosas tienen en su superficie celular antígenos diferentes de los de las células normales y pueden ser identificadas como extrañas. ¿Significa esto que el organismo puede organizar una respuesta inmunitaria contra sus propios cánceres?

Cada vez hay más pruebas que indican que el tejido canceroso es capaz de inducir una respuesta inmunitaria (fig. 40-13). Según la teoría de "vigilancia inmunológica", por lo habitual el sistema inmunológico lo hace exitosamente y domina al tumor antes de que éste se haya establecido y desarrollado. Pero si el sistema inmunitario falla, o si las células cancerosas evaden la respuesta instaurada, logran establecer la enfermedad.

Los cánceres que se descubren representan fallas ocasionales del sistema inmunitario. Esta conclusión sugiere que el refuerzo de la respuesta inmunitaria constituiría una manera de prevenir o controlar el cáncer. Esta hipótesis también sugiere que, en el curso de la evolución, la respuesta inmunitaria mediada por células puede haber tenido su origen en la defensa no sólo contra los agentes externos, sino también contra las células malignas del propio organismo.

En los últimos años se han dilucidado varios aspectos de la respuesta desarrollada contra las células cancerosas; sin embargo, los mecanismos involucrados no se han esclarecido por completo. Entre otros factores se han identificado una serie de antígenos proteicos, glucídicos e incluso lipídicos producidos por oncogenes (véase cap. 13, Genes, virus y cáncer), proteínas virales y aun antígenos fetales contra los que se han evidenciado respuestas inmunitarias. Estos antígenos se han denominado neoantígenos.

Por medio de la inmunoterapia a través de la aplicación de citocinas se ha logrado aumentar la actividad citotóxica directa contra las células tumorales. También se está intentando aumentar la capacidad de estas células para desarrollar una respuesta inmunitaria efectiva mediante la transferencia de genes activadores de esta respuesta. Algunos enfoques recientes se proponen desarrollar productos que mediante la aplicación de técnicas de DNA recombinante permitan el desarrollo de vacunas contra esta enfermedad.

El desafío de los trasplantes de tejido

Los trasplantes de órganos

Las personas con quemaduras extensas en general mueren por infección y por la pérdida de los líquidos corporales de las áreas expuestas. Si se toma piel de una parte del cuerpo del paciente y se injerta en el área quemada, en general el nuevo tejido se anexa al área expuesta, es invadido por vasos sanguíneos y crece. Si un injerto de piel se toma de otro individuo, a menos que se trate de un gemelo idéntico del paciente, las etapas iniciales de cura y vascularización ocurren sin problemas pero luego, entre el quinto y el séptimo día, una gran cantidad de glóbulos blancos se infiltran en el tejido trasplantado y, aproximadamente a los diez días, las células del tejido son atacadas y el injerto es rechazado.

Las células que se infiltran son principalmente linfocitos T y macrófagos que han sido activados después de reconocer antígenos presentes en las células provenientes del individuo extraño. El descubrimiento y la identificación de los antígenos del CMH está haciendo posible en la actualidad la optimización de la semejanza entre el dador y el receptor en los trasplantes de órganos.

En un esfuerzo por reducir el rechazo, al receptor del trasplante se le administran fármacos que suprimen la respuesta inmunitaria frente al tejido trasplantado. Sin embargo, la supresión general de la respuesta inmunitaria no es una solución ideal, dado que esto favorece la infección. Los inmunosupresores más utilizados son los corticoides, an-

Cuadro 40-4. *Los grupos sanguíneos*

Fenotipo	Genotipo	Polisacáridos en superficie del glóbulo rojo	Anticuerpos presentes en el plasma sanguíneo	Reacción con anticuerpo A	Reacción con anticuerpo B
0	00		Anticuerpo B Anticuerpo A	no	no
A	AA, 0A		Anticuerpo B	sí	no
B	BB, 0B		Anticuerpo A	no	sí
AB	AB		———	sí	sí

tiinflamatorios que disminuyen el número de linfocitos circulantes, y la ciclosporina, que bloquea la activación de los linfocitos T a través de la inhibición de la transcripción de ciertas citocinas. Otras células del sistema inmunitario, como los macrófagos y los neutrófilos, no parecen ser afectadas por este fármaco y, como resultado, el paciente permanece parcialmente protegido contra la infección.

Las transfusiones de sangre

Los trasplantes de tejido más frecuentes en la práctica médica son las transfusiones de sangre. Hoy en día constituyen una práctica tan habitual que es difícil imaginar que en el pasado hayan provocado respuestas inmunitarias graves con tanta frecuencia y en algunos casos fatales. A comienzos del siglo XX, el médico austríaco Karl Landsteiner (1868-1943) encontró la causa que explica por qué las transfusiones de sangre entre seres humanos en algunas ocasiones eran seguras y eficaces, pero en la mayoría de los casos generaban complicaciones serias. Luego de mezclar muestras de sangre de diversos miembros de su equipo de laboratorio, Landsteiner encontró que los glóbulos rojos en algunos casos se aglutinaban y en otros no. De estos experimentos infirió que había diferentes categorías de sangre y que la aglutinación se producía cuando se mezclaba sangre de diferentes categorías. Poco después se identificaron los cuatro grupos sanguíneos principales: A, B, AB y 0.

Historia de la biología
Anatomía y fisiología · 1900

Los glóbulos rojos humanos, a diferencia de las células nucleadas, no tienen antígenos del CMH en su superficie sino que exhiben antígenos únicos, codificados por un gen polimórfico que en la población humana tiene tres alelos. Los principales grupos sanguíneos están definidos por estos antígenos y por los anticuerpos presentes en el plasma (cuadro 40-4).

- Los individuos con sangre del tipo A tienen dos alelos A o bien un alelo A y un alelo 0 y sus glóbulos rojos llevan el antígeno A en su membrana. Su plasma no contiene anticuerpos contra el antígeno A (propio), pero tiene anticuerpos contra el antígeno B (no propio).
- Los individuos con sangre del tipo B expresan el antígeno B y anticuerpos contra el antígeno A.
- Los individuos con sangre del tipo AB poseen ambos antígenos y no expresan anticuerpos contra el antígeno A ni contra el B.
- Los individuos tipo 0 no expresan ningún antígeno pero tienen anticuerpos contra el antígeno A y contra el B.

Antes de una transfusión de sangre, se deben verificar los tipos sanguíneos. Si una persona recibe una transfusión que contenga glóbulos rojos que llevan un antígeno no propio, los anticuerpos en su plasma reaccionarán con estas células y harán que se aglutinen y sean fagocitadas (fig. 40-14).

Dado que los tipos sanguíneos se heredan y son fáciles de determinar, durante varias décadas se han utilizado para decidir cuestiones de paternidad sometidas a acciones legales. Sin embargo, como puede observarse al analizar el cuadro 40-4, sólo puede descartarse que alguien sea el padre de un niño en particular, aunque no se puede demostrar que alguien lo es.

La determinación de la paternidad con los métodos actuales es hoy del 99,99%. Para realizar estudios de relaciones filiales se adoptan diferentes estrategias. Estos estudios comprenden análisis convencionales de paternidad en los que se dispone de material del hijo, la madre y el supuesto padre; de maternidad, en los que se dispone de material del hijo y la supuesta madre; de paternidad en los que no se dispone de material del supuesto padre pero sí de los supuestos abuelos paternos, la madre y el hijo; estudios entre hermanos o medios hermanos u otras relaciones, como entre sobrinos y tíos. Para este tipo de estudios, así como para los de identificación médico-forense, se analizan secuencias "marcadoras" del DNA, que presentan una alta variabilidad de individuo a individuo y permiten trazar una *huella genética*. Estas zonas particulares del DNA se denominan STR (del inglés, *Short tandem repeats*). Los STR son **microsatélites**, elementos repetitivos cortos que contienen 3 a 7 pares de bases de DNA y están distribuidos en todo el genoma humano. Se detectan por medio de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) y se diferencian entre sí mediante la electroforesis del producto de DNA amplificado, que permite determinar el número de co-

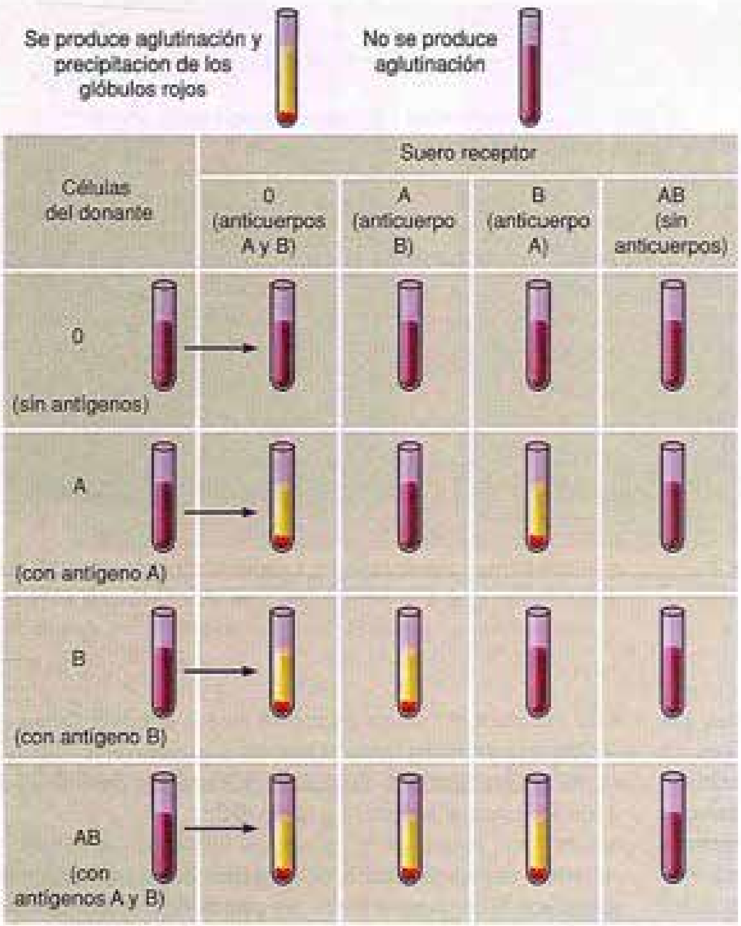


Fig. 40-14. LOS GRUPOS SANGUÍNEOS Y LA RESPUESTA INMUNITARIA. *Después de una transfusión de sangre de un tipo diferente de la del receptor pueden ocurrir reacciones graves, a veces mortales. Estas reacciones se producen por la aglutinación y la destrucción de los glóbulos rojos del donante causada por la reacción con los anticuerpos presentes en la sangre del receptor. Las reacciones del grupo sanguíneo en las transfusiones pueden observarse en tubos de ensayo, como se muestra en este esquema, en los que se coloca plasma sanguíneo del receptor. Las personas con sangre de tipo 0, cuyos glóbulos rojos no tienen antígenos A ni B, se llaman habitualmente donantes universales, y no producen reacciones de aglutinación en sueros de ningún tipo de receptor. De un modo semejante, los que tienen grupo sanguíneo AB y, por lo tanto, no tienen anticuerpos A ni anticuerpos B en el plasma, son llamados receptores universales ya que pueden recibir sangre de cualquier grupo sanguíneo sin que se produzca aglutinación.*

pias de las secuencias repetidas, es decir, permite determinar exactamente el número de repeticiones contiguas o *en tándem*.

Antígenos adicionales: el factor Rh

Desde los descubrimientos iniciales de Landsteiner se han identificado otros antígenos en la superficie de los glóbulos rojos. Entre éstos se encuentra el factor Rh que recibe su nombre de los monos rhesus, en los cuales se descubrió.

La tipificación actual de la sangre también tiene en cuenta el factor Rh, ya que éste puede causar la llamada "anemia hemolítica del recién nacido". Durante el último mes antes del nacimiento, el feto humano habitualmente adquiere anticuerpos de la madre, la mayoría de los cuales son beneficiosos. Sin embargo, una excepción importante se encuentra en los anticuerpos formados contra el factor Rh. Como el factor Rh está determinado genéticamente, si una mujer que carece del factor Rh (es Rh negativa) tiene hijos con un hombre homocigótico para el factor Rh, todos los hijos serán Rh positivos; si el padre es heterocigótico, se espera que el 50% de los hijos sean Rh positivos.

Durante el nacimiento del primer hijo Rh positivo de una madre Rh negativa, los glóbulos rojos fetales que llevan el antígeno Rh suelen entrar en el torrente sanguíneo de la madre. Las consecuencias son las mismas que ocurrirían con una transfusión de sangre Rh positiva: el sistema inmunitario de la madre produce anticuerpos y linfocitos de memoria contra los antígenos extraños, que persisten en su sangre. En los embarazos posteriores, estos anticuerpos pueden transferirse de la madre al feto. Si el feto es Rh positivo, se generarán anticuerpos que reaccionarán con sus glóbulos rojos, destruyéndolos (fig. 40-15). Esta reacción puede ser fatal, antes del nacimiento o inmediatamente después.

La enfermedad por Rh se puede evitar fácilmente mediante la inyección en la madre Rh negativa de la fracción gammaglobulina que contenga anticuerpos dirigidos contra los antígenos Rh presentes en los glóbulos rojos fetales. Esto debe realizarse dentro de las 72 horas posteriores al parto del primer hijo Rh positivo a fin de bloquear el antígeno, destruir los glóbulos rojos fetales y evitar la estimulación del sistema inmunitario.

Algunas patologías del sistema inmunitario

Un ataque contra lo propio: enfermedades autoinmunitarias

En este tipo de enfermedades, los linfocitos activados por antígenos extraños reaccionan contra los antígenos propios que son estructuralmente similares. No se conoce con certeza cómo ni por qué comienza el proceso, pero en muchos casos la respuesta inmunitaria parece activarse por reactividad cruzada. Si el antígeno que es equivocadamente reconocido es de expresión local en un tejido blanco, la enfermedad

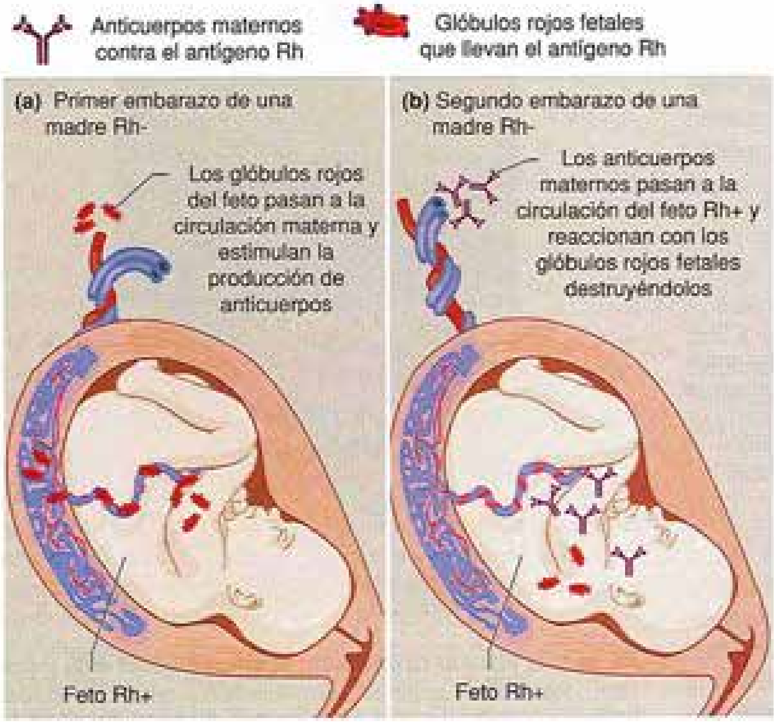


Fig. 40-15. LA ANEMIA HEMOLÍTICA DEL RECIÉN NACIDO. *La enfermedad por Rh o anemia hemolítica del recién nacido puede ocurrir en madres Rh negativas (Rh–) que llevan un feto Rh+.* ***(a)*** *En la última etapa del primer embarazo o durante el nacimiento del bebé, las células sanguíneas del feto se filtran a través de la barrera que separa las circulaciones materna y fetal. Los antígenos de los glóbulos rojos del feto Rh+ estimulan la producción de anticuerpos por el sistema inmunitario de la madre Rh–. Los linfocitos B de memoria permanecen indefinidamente en el torrente sanguíneo de la madre.* ***(b)*** *En la etapa final del segundo embarazo, los anticuerpos de la madre pasan a través de la placenta desde la sangre materna a la sangre del feto. Si el segundo feto es Rh+, los anticuerpos reaccionarán con los antígenos de sus glóbulos rojos, destruyéndolos.*

Recuadro 40-4

Tolerancia inmunitaria

No siempre el sistema inmunitario desencadena una respuesta eficaz con el fin de eliminar a un antígeno. En algunos casos, este comportamiento, lejos de ser perjudicial, resulta esencial para la preservación de las células propias del cuerpo. Tanto los linfocitos T como los linfocitos B son sometidos a un proceso de adquisición de *tolerancia inmunitaria* que les permite ignorar antígenos propios. Como vimos, una falla en este proceso, por ejemplo durante la selección clonal, puede llevar a la producción de células T o B defectuosas capaces de dirigir sus ataques contra antígenos propios del cuerpo y desencadenar enfermedades autoinmunitarias.

será específica de ese órgano, como ocurre en la miastenia gravis, caracterizada por debilidad muscular y fatiga crónica. En este caso se generan anticuerpos que reconocen el receptor para acetilcolina y en consecuencia se bloquea la transmisión del impulso nervioso a los músculos (véase cap. 32, La respuesta a la información: la contracción muscular). Si, en cambio, el antígeno está ampliamente distribuido, la enfermedad será inespecífica, como ocurre en el lupus eritematoso sistémico, en el cual la reactividad contra diferentes macromoléculas genera complejos circulantes que causan inflamación crónica en diferentes localizaciones (recuadro 40-4, Tolerancia inmunitaria).

Las enfermedades autoinmunitarias pueden estar mediadas por "autoanticuerpos" que reconocen proteínas de la superficie celular, como en la anemia hemolítica autoinmunitaria, o por linfocitos T autorreactivos, como en la esclerosis múltiple, una enfermedad crónica degenerativa del sistema nervioso. En la esclerosis múltiple, ciertos linfocitos reconocen antígenos del sistema nervioso y se produce la destrucción progresiva de la vaina de mielina que recubre los axones de las células nerviosas. Se han desarrollado tratamientos que tienden a controlar la respuesta inmunitaria de manera general, por lo que se utilizan fármacos antiinflamatorios e inmunosupresores. Los tratamientos que puedan inhibir los clones autorreactivos prometen ser la terapia del futuro.

Hipersensibilidad: las alergias

En algunas ocasiones, el sistema inmunitario reacciona frente a sustancias que en apariencia son inofensivas. La fiebre del heno y otras alergias son el resultado de la respuesta al polen, al polvo, a algunos alimentos y a fármacos, todos ellos sustancias frente a las cuales la mayoría de las personas no reaccionan. Sin embargo, en algunos individuos, la respuesta a estas sustancias, llamadas **alérgenos**, es de una magnitud enorme y se manifiesta como una reacción de hipersensibilidad o **alergia**.

La reacción que se produce luego de una segunda exposición a un antígeno consiste en una reacción inflamatoria muy rápida. La exposición a un alérgeno como el polen ambiental da lugar a una respuesta en la que linfocitos T helper se activan y secretan citocinas; las citocinas

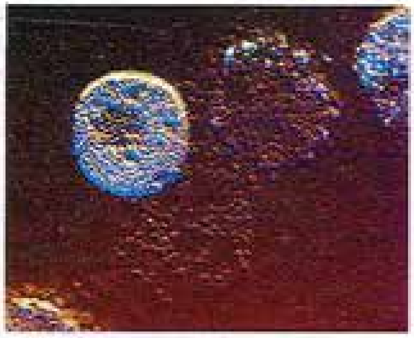


Fig. 40-16. LA ACCIÓN DE LOS MASTOCITOS. *Dos mastocitos que llevan receptores a los cuales están unidos anticuerpos IgE específicos para un antígeno del polen de abedul. La célula de la izquierda está "cargada" de inclusiones granulares llenas de histamina. La célula de la derecha está liberando gránulos que contienen histamina en respuesta a la unión del antígeno específico del polen de abedul con los anticuerpos.*

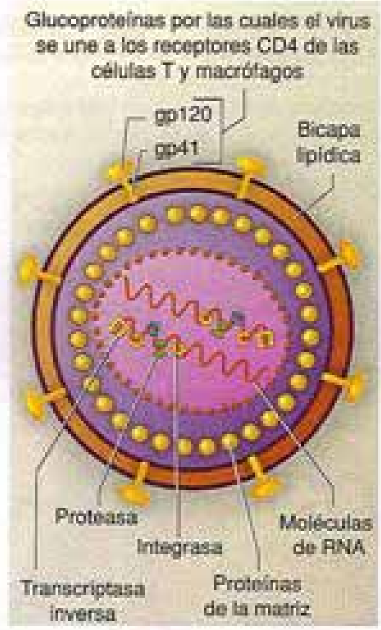


Fig. 40-17. EL VIRUS DE LA INMUNODEFICIENCIA HUMANA (HIV). *El núcleo interno (o core) contiene dos moléculas de RNA que codifican tres genes estructurales y al menos seis genes que codifican proteínas que regulan la expresión viral. Además, posee dos o más moléculas de la enzima transcriptasa inversa (véase cap. 14), integrasas y proteasas. El core está contenido por envolturas proteicas, rodeadas por una bicapa lipídica que deriva de la membrana celular de la célula hospedadora en la que el virus previamente se replicó. Atravesando esta membrana se encuentran las glucoproteínas de superficie responsables de la unión a receptores celulares y del ingreso del virus en la célula eucarionte.*

activan a los linfocitos B y las células plasmáticas específicas producen anticuerpos IgE. Como en las otras respuestas, durante esta reacción también se forman células de memoria. Con la reexposición al mismo antígeno, se forman más anticuerpos IgE que permanecen poco tiempo en la circulación y se unen a receptores en la superficie de los mastocitos y los basófilos no circulantes alojados en el tejido conectivo. La unión del antígeno a estos anticuerpos provoca la liberación de mediadores de la inflamación, como la histamina, la serotonina, los leucotrienos y las prostaglandinas (véase cap. 34, Hormonas de acción local: prostaglandinas), responsables de la intensa respuesta inflamatoria (fig. 40-16). Esta reacción ocurre típicamente en la superficie de células epiteliales y produce un aumento en la secreción de moco –como en la fiebre del heno–, urticarias o dermatitis, o diarrea, como ocurre en las alergias causadas por alimentos.

Cuando la descarga de productos químicos por mastocitos y basófilos es masiva, éstos pueden pasar a la circulación y provocar la dilatación de los vasos sanguíneos. Esto puede causar una caída peligrosa de la presión sanguínea y la contracción de los bronquíolos. Este síndrome se conoce como *"shock" anafiláctico*.

Los antihistamínicos contrarrestan el efecto de la histamina por bloqueo de sus receptores, al suprimir parte de los síntomas de una reacción alérgica. En los casos más graves se utilizan hormonas esteroideas relacionadas con la cortisona, que suprimen la respuesta inflamatoria y la respuesta inmunitaria en general.

Inmunodeficiencias: la enfermedad del SIDA

Las **inmunodeficiencias** son enfermedades que surgen por defectos del sistema inmunitario. Pueden tener una causa genética o ser adquiridas durante la vida de un organismo (inmunodeficiencias secundarias). La infección por el virus de la inmunodeficiencia humana (**HIV**), que causa el **síndrome de inmunodeficiencia adquirida** (**SIDA**), es un ejemplo de una inmunodeficiencia secundaria. La desnutrición, el estrés o la depresión también pueden causar diversos tipos de inmunodeficiencias.

El virus causante del SIDA y sus efectos

El virus de la inmunodeficiencia humana (HIV) que causa el SIDA es un retrovirus particularmente complejo (véase cap. 13, La infección viral). En la figura 40-17 se esquematiza su estructura (fig. 40-17). Una de las características que lo hacen letal es la presencia de glucoproteínas en su membrana que presentan la estructura tridimensional complementaria a la molécula de CD4. El HIV infecta específicamente a linfocitos T helper y macrófagos para lo cual usa al CD4 como receptor. El virus ingresa en las células del sistema inmunitario a través de un mecanismo de endocitosis mediada por receptor (véase cap. 3, Intercambios a través de vesículas) que requiere además un correceptor. Se han identificado dos proteínas de membrana con esta función. Mutaciones en un tipo de correceptor podrían explicar la resistencia de ciertos individuos a la infección por este virus.

Los macrófagos infectados son un reservorio importante del virus dentro del organismo. Las interacciones entre los macrófagos y los linfocitos T helper que describimos previamente pueden ayudar a propagar el virus a los linfocitos T helper.

Una vez dentro de un linfocito T helper, el virus libera el RNA de su cápsula y la transcriptasa inversa cataliza la síntesis del DNA complementario y su incorporación a un cromosoma del hospedador. Allí, este DNA complementario puede permanecer latente como un provirus o comenzar la replicación de nuevas partículas virales luego de la activación de la célula infectada.

Durante la replicación viral ocurren numerosas mutaciones que tornan más agresivas a las cepas que residen en los macrófagos en forma latente. En un período breve, un ejército de nuevos virus emerge del linfocito T helper infectado, que suele ser destruido en el

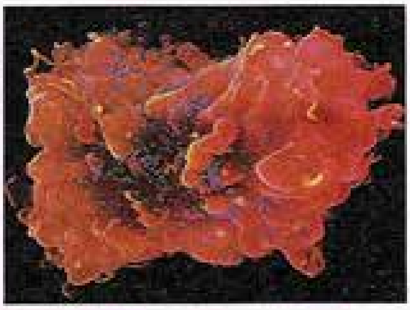


Fig. 40-18. UN LINFOCITO T HELPER ATACADO POR EL HIV. *Cuando el HIV (azul) se encuentra con una célula que porta la molécula CD4, la utiliza como receptor y logra infectar la célula eucarionte.*

proceso (fig. 40-18). Estos virus invaden otros linfocitos T helper y así se perpetúa el proceso. Finalmente, la víctima queda con escasos linfocitos T helper funcionales, lo cual afecta la proliferación y las actividades de los linfocitos B y T citotóxicos. El organismo no tiene una respuesta inmunitaria eficaz contra las células que albergan el HIV, ni contra el virus mismo ni contra otros microorganismos invasores; ni siquiera contra las células malignas que puedan estar presentes. Sin embargo, en las fases iniciales de la infección, antes de que la población de linfocitos T helper haya disminuido considerablemente, los linfocitos B secretan anticuerpos circulantes en respuesta a los antígenos extraños de los virus. Aunque estos anticuerpos parecen ser ineficaces para controlar la infección, permanecen en el torrente sanguíneo y su detección por medio de las técnicas de enzimoinmunoanálisis conocida como ELISA *(Enzyme-Linked Immuno Sorbent Assay)* o Western blot (véase cap. 14, Las técnicas para manipular el DNA) se usa como evidencia de la presencia del virus. La prueba de ELISA, que significa ensayo inmuno enzimático absorbente, utiliza reactivos que detectan anticuerpos contra el HIV. En caso de ser positiva debe confirmarse por Western blot.

Uno de los primeros signos de la infección por HIV es la inflamación de los ganglios linfáticos, los principales sitios de las interacciones entre los macrófagos, los linfocitos T helper, los linfocitos B y otros linfocitos T esenciales en la respuesta inmunitaria. En las personas infectadas, los ganglios linfáticos (véase fig. 40-7) se desorganizan por completo. A medida que el sistema inmunitario se debilita, la víctima se vuelve cada vez más vulnerable a otras enfermedades, como la neumonía por *Pneumocystis carinii*, las infecciones parasitarias gastrointestinales acompañadas por diarrea grave, el sarcoma de Kaposi y otros cánceres. La pérdida de peso es extrema. Finalmente, la persona muere, muy a menudo como consecuencia de enfermedades oportunistas o por insuficiencia cardíaca.

En muchas víctimas del SIDA se afecta el sistema nervioso central, habitualmente en las etapas tardías de la enfermedad. El resultado es atrofia cerebral, demencia y, en algunos casos, síntomas similares a los de la esclerosis múltiple. Hay evidencias de que el sistema nervioso es atacado no sólo por microorganismos que prosperan en ausencia de una respuesta inmunitaria, sino también por el propio HIV, que es transportado al sistema nervioso por los macrófagos.

El lapso que se extiende desde el momento del diagnóstico del SIDA como enfermedad activa sin tratamiento hasta la muerte varía desde unos pocos meses hasta varios años. La implementación de las terapias disponibles hasta el momento conduce a un estado crónico de la enfermedad que, sin embargo, no restaura totalmente la funcionalidad del sistema inmunitario (recuadro 40-5, *¿Cómo se transmite el HIV?*).

SIDA: las perspectivas

Conforme a estimaciones de la Organización de las Naciones Unidas, en el año 2003 los portadores o enfermos con HIV/SIDA ascienden a 37 millones. Se ha estimado que el número total de muertes por la enfermedad desde que fue identificada, hace una veintena de años, es de 29 millones de personas.

Las secuencias de nucleótidos del RNA del HIV-1 y 2 se han determinado y se han definido varios subtipos virales para cada una de las cepas. También se han secuenciado los genes que codifican varias proteínas de su cubierta. Mediante tecnología de DNA recombinante, investigadores de todo el mundo intentan generar proteínas que se puedan utilizar en métodos de diagnóstico más efectivos y en la elaboración de vacunas sintéticas contra el virus. Sin embargo, como los anticuerpos sintetizados por los linfocitos B son ineficaces para controlar la infección, la producción de una vacuna protectora eficiente es extraordinariamente improbable. La tarea también se complica por la alta tasa de mutación de los genes que codifican la parte clave de la cubierta proteica.

En los últimos años se ha producido un avance importante en las terapias para tratar el SIDA. Es común el uso combinado de inhibidores de proteasas, desarrollados para interferir el ciclo de vida del HIV, como el nelfinavir, junto con didesoxinucleósidos, entre ellos, azidotimidina –más conocida como AZT–, zidovudina o lamivudina, moléculas diseñadas para competir con los desoxinucleósidos y de esa forma inhibir específicamente la replicación del virus. Es decir que estos derivados de los nucleótidos inhiben la transcriptasa inversa viral por falta de sustrato y, de ese modo, impiden la síntesis del DNA que durante el ciclo viral se integra al genoma de las células del hospedador (véase cap. 14, La transcriptasa inversa). Este tratamiento ha logrado incrementar el tiempo de supervivencia y la calidad de vida de los pacientes.

Estas terapias se han combinado con agentes antivirales, lo cual ha permitido una reducción de la carga viral –es decir, de la cantidad de virus circulante determinado por la técnica de PCR; véase cap. 9, fig. 9-15– del paciente en un 99% en corto tiempo. Esto ha alentado a los investigadores a pensar que esta enfermedad mortal se estaría convirtiendo en una infección crónica.

Aplicaciones inmunoterapéuticas

El desarrollo de memoria inmunológica: las vacunas

La vacunación explota la capacidad del sistema inmunológico de generar una respuesta frente a alguna forma alterada de un patógeno. Es un procedimiento altamente específico que permite el desarrollo de células con memoria inmunológica que confieren protección a lo largo de toda la vida del organismo vacunado.

A lo largo del tiempo se han utilizado diferentes tipos de vacunas. En determinadas circunstancias se han usado bacterias y virus muertos y aún se emplean. Si bien producen una buena respuesta humoral, resultan poco eficientes para generar una respuesta celular adecuada. Las vacunas elaboradas con microorganismos vivos atenuados resultan más eficientes, pero presentan el riesgo de la reversión del patógeno alterado a la forma virulenta y son, por lo tanto, peligrosas para las personas cuyo sistema inmunitario es deficiente o para aquellas que están inmunosuprimidas.

Cada vez es más frecuente el uso de la tecnología del DNA recombinante para obtener proteínas capaces de generar una respuesta in-

Recuadro 40-5

¿Cómo se transmite el HIV?

El HIV se puede transmitir por contacto sexual –vaginal o anal–, por sexo oral y a través del intercambio de sangre. Este virus está presente en niveles altos en el semen y en la sangre de personas infectadas y puede entrar en el cuerpo a través de cualquier lastimadura, incluso microscópica, de la piel o de las membranas mucosas. Aunque el HIV es altamente virulento, se transmite con menos facilidad que otros virus, ya que sin un ambiente circundante de sangre o semen que contenga células hospedadoras muere rápidamente. Sin embargo, es importante recordar que también existe una transmisión vertical, de la madre al embrión, que ocurre durante la gestación y en el momento del parto. También es posible la transmisión del HIV a través de la lactancia. Existen en la actualidad medidas profilácticas tendientes a evitar la transmisión vertical del HIV. Entre ellas se encuentran el control clínico, inmunológico y de carga viral de la madre, administración de terapia antirretroviral, céasareas programadas y evitar la lactancia.

El virus no se transmite por contacto casual, abrazos, besos superficiales, tos o estornudos, por la vajilla utilizada por una persona infectada o los asientos de los inodoros. Hasta el momento, ningún miembro de las familias que atendieron a un paciente HIV positivo se ha enfermado y los pocos médicos que adquirieron el virus se habían pinchado accidentalmente con una aguja contaminada o habían expuesto partes del cuerpo, como las manos lastimadas y sin guantes, a cantidades grandes de sangre infectada.

munitaria y el diseño de proteínas en las que se expresen determinantes antigénicos con capacidad de inducir una respuesta adecuada, tanto celular como humoral.

Al mismo tiempo que se avanza en la fabricación de vacunas eficientes y en el desarrollo de medios alternativos de defensa y ataque contra patógenos invasores, indefectiblemente surgen nuevas variantes de patógenos conocidos o incluso patógenos novedosos que nos obligan a replantear las estrategias para evitar la adquisición y el contagio de enfermedades.

En esta carrera entre patógenos e investigadores, enfermedades como el SIDA, al igual que lo fue la viruela en otra época, son maestras para los inmunólogos, biólogos moleculares, genetistas y médicos. El costo de sus lecciones –en el sufrimiento de sus víctimas, familiares y amigos y también en términos económicos–, es extraordinariamente elevado.

En síntesis

La evolución de los sistemas inmunitarios

1. El sistema inmunitario distingue lo "propio" de lo "no propio" y es capaz de desencadenar distintos tipos de respuestas defensivas. Estos mecanismos de defensa son el objeto de estudio de la inmunología.
2. Los poríferos poseen en la superficie corporal moléculas que reconocen partículas y organismos extraños. Algunos invertebrados fabrican sustancias antibacterianas y factores inmovilizadores de microorganismos. Los artrópodos poseen diversas proteínas con función antimicrobiana o antifúngica. Los vertebrados fabrican anticuerpos verdaderos, proteínas que detectan moléculas extrañas al organismo mediante un mecanismo que implica el reconocimiento de estructuras complementarias.
3. El sistema inmunitario de los vertebrados es altamente especializado y sus dos tipos de respuesta, innata y adaptativa, se integran en una compleja red de interacciones. La primera respuesta innata interrumpe infecciones incipientes o las controla hasta que se organiza una respuesta adaptativa. La respuesta adaptativa elabora respuestas específicas y desarrolla la memoria inmunológica.

La respuesta inmunitaria innata

4. Las primeras barreras de defensa del organismo son la piel y las mucosas. La secreción de moco, saliva o lágrimas ricas en microbicidas brindan una protección adicional. Cuando los microorganismos logran ingresar en el cuerpo, las células y las sustancias químicas que constituyen la inmunidad innata desencadenan una respuesta antiinfecciosa.
5. Las células de la respuesta innata presentan receptores de reconocimiento de patrones (RRP). Se trata de moléculas receptoras expuestas sobre la membrana celular, que detectan en forma específica patrones moleculares asociados con los patógenos (PMAP). Las células vinculadas con la respuesta innata también reconocen microorganismos patógenos a través de receptores de anticuerpos que se unen previamente al microorganismo.
6. Las moléculas reconocidas por los anticuerpos se llaman antígenos. Estas moléculas forman parte de las membranas o las paredes celulares de los microorganismos invasores y su naturaleza química es variada. Cuando una célula del sistema de respuesta innata reconoce un patógeno, por lo general lo elimina por fagocitosis.
7. El componente humoral de la respuesta innata comprende a las proteínas hepáticas de fase aguda, el sistema del complemento y las sustancias químicas que actúan como mensajeros intercelulares. Entre las proteínas hepáticas se destacan los RRP solubles, que se unen a la superficie del microorganismo e inducen la ac-

En síntesis *(Cont.)*

tivación del sistema del complemento. Este sistema intensifica la respuesta inflamatoria innata. Los mensajeros intercelulares incluyen a las citocinas y los interferones.

8. Las citocinas son proteínas con función reguladora, que participan en las respuestas innata y adaptativa. Transmiten mensajes entre células del sistema inmunitario y entre el sistema inmunitario y otros sistemas, como el endocrino o el nervioso. Se unen a receptores de membrana de las células blanco e inducen su activación. Una vez controlado el patógeno, desactivan a las células responsables de elaborar la respuesta antiinfecciosa.
9. Los interferones actúan sobre las células infectadas, las células vecinas y otras células del sistema inmunitario. Son liberados por las células infectadas, se unen a receptores específicos en las células vecinas e interfieren la replicación viral. Inhiben la replicación del DNA y la producción de aminoácidos esenciales en la célula infectada. También activan a los linfocitos NK y T citotóxicos.
10. Las células mieloides y los linfocitos NK intervienen en la respuesta innata. Las células mieloides comprenden a los fagocitos (polimorfonucleares y monocitos-macrófagos), los granulocitos y las células dendríticas. Los mecanismos de defensa incluyen la fagocitosis y la citotoxicidad celular dependiente de anticuerpos. Los linfocitos NK reconocen los anticuerpos que cubren a las células infectadas y son capaces de disparar la lisis celular y la liberación de sustancias que favorecen la extravasación de leucocitos al foco inflamatorio.

El complejo mayor de histocompatibilidad

11. El complejo mayor de histocompatibilidad (CMH), denominado en los seres humanos sistema de antígenos leucocitarios humanos (HLA), es altamente polimórfico. Comprende un grupo de glucoproteínas que se expresan en forma codominante en la superficie de las células con núcleo. Incluye los genes del sistema HLA de clases I, II y III.
12. Todas las células con núcleo exponen fragmentos de moléculas propias, codificadas por genes del sistema HLA I, que actúan como antígenos frente al sistema inmunitario de otro individuo. Las moléculas HLA de clase I presentan péptidos antigénicos a los linfocitos T que expresan la proteína de membrana CD8. Las moléculas HLA de clase II presentan antígenos a los linfocitos T que expresan la proteína de membrana CD4. La presentación antigénica desencadena la respuesta inmunitaria adaptativa. Los productos de los genes del sistema HLA de clase III participan en aspectos de la respuesta inmunitaria no relacionados con la presentación de antígenos.
13. Las enfermedades autoinmunitarias resultan de la combinación de componentes genéticos y ambientales. Cuando un péptido propio combinado con una molécula HLA no es reconocido como tal, se puede desencadenar una respuesta inmunitaria. La mayoría de estas enfermedades se asocian con la expresión de moléculas del sistema HLA de clase II.

La respuesta inmunitaria adaptativa

14. Los linfocitos T y B, por medio de sus receptores, reconocen individualmente millones de estructuras antigénicas diferentes. En los mamíferos, el proceso de diferenciación de linfocitos B en la médula ósea y de linfocitos T en el timo confiere las aptitudes necesarias para el reconocimiento antigénico específico. Los linfocitos B producen anticuerpos y forman parte de la respuesta humoral. Los linfocitos T intervienen en la respuesta celular. En ambos casos, la célula que reconoce a un antígeno prolifera por mitosis (expansión clonal).
15. Los mecanismos adaptativos humoral y celular tienen tres etapas: reconocimiento específico del antígeno, activación, expansión y diferenciación de un linfocito específico y fase final efectora de eliminación del antígeno. El primer contacto con un antígeno desencadena una respuesta primaria. En esta respuesta, algunos linfocitos generan células de memoria "preadaptadas" para un nuevo contacto. El encuentro posterior con el mismo antígeno da lugar a una respuesta secundaria, más rápida y de mayor magnitud.
16. Todas las respuestas de defensa desarrolladas por un individuo constituyen la inmunidad activa. En ciertos estados fisiológicos o terapéuticos se transfieren productos de la respuesta inmunitaria (inmunidad pasiva).
17. El sistema inmunitario está constituido por dos órganos linfáticos primarios –la médula ósea y el timo– y por órganos linfáticos secundarios, como el bazo, los ganglios linfáticos y los cúmulos de tejido linfoide asociados con mucosas (amígdalas, el apéndice, las placas de Peyer, las adenoides y los cúmulos asociados con los bronquios). La respuesta adaptativa se dispara en los órganos linfáticos secundarios, luego del reconocimiento antigénico.

Los linfocitos B y la producción de anticuerpos

18. La teoría de la selección clonal sostiene que cada individuo presenta una inmensa diversidad de linfocitos B, cada uno genéticamente equipado para sintetizar un solo tipo de anticuerpo. Cada antígeno particular es reconocido sólo por el linfocito B que posee en su membrana el anticuerpo complementario. La interacción antígeno-anticuerpo "selecciona" linfocitos B específicos e induce su proliferación y diferenciación.
19. El proceso de tolerancia central de los linfocitos B elimina células potencialmente autorreactivas. Cuando llegan al bazo, los linfocitos B con estas características son eliminados mediante el proceso de tolerancia periférica. Los linfocitos B sobrevivientes completan su maduración, que culmina con la expresión de inmunoglobulinas (IgD e IgM) en la membrana.
20. Las principales funciones de los anticuerpos son: unión a partículas extrañas, que provoca su aglutinación y favorece la captura por células fagocíticas (anticuerpos opsonizantes), unión a patógenos o toxinas microbianas, que interfiere la penetración del patógeno en la célula (anticuerpos neutralizantes), interacción con antígenos en la membrana de microorganismos, que induce la unión a proteínas del sistema del complemento (anticuerpos activadores

En síntesis *(Cont.)*

del complemento), unión a células infectadas o tumorales, que desencadena el mecanismo de citotoxicidad en células NK. Los anticuerpos son un nexo entre la célula infectada o tumoral y las células citotóxicas.

Los linfocitos T y la inmunidad mediada por células

21. Existen tres tipos de linfocitos T: helper 1, helper 2 y no helper. Los helper 1 se transforman en células efectoras que producen interferón γ, sustancia que activa a los macrófagos. En presencia de los linfocitos T helper 2, los linfocitos B se diferencian en células plasmáticas efectoras de la respuesta adaptativa. Los linfocitos T no helper constituyen las células efectoras citotóxicas.
22. Los linfocitos T se originan a partir de células hematopoyéticas pluripotenciales de la médula ósea. Cada linfocito es sometido a un proceso de selección que asegura la tolerancia inmunológica e impide que lleguen al torrente sanguíneo las células potencialmente autorreactivas.
23. Un linfocito T maduro reconoce a los antígenos que se adaptan a sus receptores de membrana. Luego del reconocimiento, se desencadenan la activación y la diferenciación celular, que conducen a la producción de clones de células efectoras y células de memoria.
24. La activación y la diferenciación de los linfocitos B depende de los linfocitos T helper. Los linfocitos T helper y los linfocitos B reconocen distintos determinantes antigénicos A y B sobre un mismo virus (reconocimiento ligado). Los linfocitos T helper 2 promueven la diferenciación de los linfocitos B en células plasmáticas, especializadas en la producción de anticuerpos.
25. Las células de memoria conservan la información para producir anticuerpos y permanecen en circulación durante toda la vida de un individuo. En un segundo encuentro con un mismo patógeno, la producción de anticuerpos se desencadena de inmediato.
26. Pocos días después de iniciada una infección, aparecen los linfocitos T citotóxicos. La célula dendrítica inicia la respuesta mediante la captura, el procesamiento y la presentación de antígenos virales. Los linfocitos T helper y citotóxicos reconocen distintos determinantes antigénicos A y B sobre un mismo antígeno (reconocimiento ligado) y se organiza la respuesta. La célula infectada es eliminada por los macrófagos. Además, el linfocito T citotóxico secreta sustancias citotóxicas que inducen la lisis de la célula infectada. Una vez eliminada la infección, las interleucinas regulan la respuesta.

El cáncer y la respuesta inmunitaria

27. Las células cancerosas se reproducen rápidamente e invaden tejidos a los que no pertenecen. Poseen antígenos diferentes a los de las células normales, pueden ser identificadas como extrañas e inducir una respuesta inmunitaria. Según la teoría de la "vigilancia inmunológica", cuando falla la respuesta del sistema inmunitario, se establece la enfermedad.

El desafío de los trasplantes de tejido

28. Los tejidos trasplantados provenientes de otro individuo son atacados por linfocitos T y macrófagos activados; entonces, el injerto es rechazado. El descubrimiento y la identificación de los antígenos del CMH permite optimizar la semejanza entre el dador y el receptor en los trasplantes de órganos. Para reducir el rechazo se administran fármacos que suprimen parcialmente la respuesta inmunitaria del individuo trasplantado.
29. Los trasplantes de tejido más frecuentes son las transfusiones de sangre. Los glóbulos rojos humanos no tienen antígenos del CMH, sino que exhiben antígenos únicos, codificados por un gen polimórfico. Los grupos sanguíneos están definidos por estos antígenos y por los anticuerpos presentes en el plasma. Si una persona recibe una transfusión con glóbulos rojos que llevan un antígeno no propio, sus anticuerpos reaccionan y hacen que estas células se aglutinen y sean fagocitadas.

Algunas patologías del sistema inmunitario

30. Las inmunodeficiencias son enfermedades que surgen por defectos del sistema inmunitario. Pueden tener una causa genética o ser adquiridas durante la vida de un organismo (inmunodeficiencias secundarias). En estas enfermedades, los linfocitos activados por antígenos extraños reaccionan contra antígenos propios estructuralmente similares.
31. El sistema inmunitario de algunos individuos reacciona frente a sustancias que en apariencia son inofensivas (alérgenos). Esta respuesta, que se denomina alergia, incluye la producción de IgE y la formación de células de la memoria inmune. La reexposición al mismo antígeno conduce a la formación de anticuerpos IgE, que se unen a receptores de los mastocitos y de los basófilos alojados en el tejido conectivo. La unión del antígeno a estos anticuerpos provoca la liberación de mediadores de la inflamación. Si la liberación es masiva, los vasos sanguíneos se dilatan. Esto puede producir la caída de la presión sanguínea y la contracción de los bronquiolos (shock anafiláctico).
32. El HIV que causa el SIDA es un retrovirus. Su membrana presenta glucoproteínas complementarias a la molécula CD4, utilizada como receptor para la infección de linfocitos T helper y macrófagos. El virus ingresa a través de un mecanismo de endocitosis mediada por receptor que requiere además un correceptor. Mutaciones en un tipo de correceptor podrían explicar la resistencia de ciertos individuos a la infección por este virus.
33. El HIV puede permanecer latente como un provirus o comenzar la replicación de nuevas partículas virales. En este último caso, en un período breve, nuevos virus emergen del linfocito T helper infectado, que suele ser destruido en el proceso. Estos virus invaden otros linfocitos T helper y así se perpetúa el proceso. Finalmente, quedan escasos linfocitos T helper funcionales, lo cual afecta la proliferación y las actividades de los linfocitos B y T citotóxicos. El organismo no tiene una respuesta inmunitaria eficaz

En síntesis *(Cont.)*

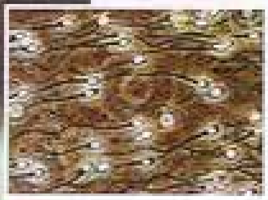
contra las células que albergan el HIV, contra el propio virus o contra otros microorganismos invasores; tampoco la tiene contra las células malignas presentes.

Aplicaciones inmunoterapéuticas

34. La vacunación se basa sobre la capacidad del organismo de generar una respuesta inmunológica a ciertas formas alteradas de patógenos. Este procedimiento desarrolla células con memoria inmunológica que confieren protección durante toda la vida. Todavía se emplean bacterias y virus muertos. Las vacunas elaboradas con microorganismos vivos atenuados son más eficientes, pero tienen el riesgo de la reversión del patógeno alterado a la forma virulenta. Ahora es más frecuente el uso de la tecnología del DNA recombinante para obtener proteínas que generen una respuesta inmunitaria.

Cuestionario

1. Tanto la vacunación como la exposición natural a un virus producen el desarrollo de células de memoria que confieren protección de por vida. Sin embargo, muchísimas personas contraen la gripe año tras año, incluso quienes fueron vacunados contra esta enfermedad de origen viral. ¿Por qué?
2. La teoría instructiva fue una de las primeras explicaciones acerca de la formación de anticuerpos. Esta teoría proponía que el anticuerpo se moldea en su configuración especial al encontrarse con el antígeno. Actualmente, el conocimiento acerca de la estructura de las proteínas ha invalidado este modelo. ¿Por qué?
3. Las células que se encuentran en la sangre del cordón umbilical y de la placenta pueden ser extraídas durante el parto y luego trasplantadas a individuos con enfermedades que afectan a la sangre (por ejemplo, la leucemia o el linfoma de Hodgkin). La conservación de la sangre del cordón puede ser una buena alternativa para el tratamiento de futuras enfermedades que podrían padecer el bebé o sus parientes.
   a. ¿Qué tipo de células, presentes en la sangre del cordón, son las que se deberían conservar para este fin?
   b. ¿Cuál es la ventaja de la utilización de estas células?
4. Los genes HLA humanos son polimórficos y no existen dos individuos que tengan alelos idénticos en todos sus loci (excepto los gemelos idénticos). ¿Cuáles son las consecuencias de esta diversidad genética?
5. En 1665, Richard Lower realizó la primera transfusión entre animales. Extrajo la sangre de la arteria carótida de un perro y la introdujo en la vena yugular de otro. Dos años después, Jean Baptiste Denis realizó con éxito la primera transfusión de una oveja a un hombre. Este tipo de operaciones se hizo común, pero en muchas ocasiones fracasaban y tenían un desenlace fatal. Finalmente, en 1668, el gobierno de París y la curia pontificia prohibieron las transfusiones. En el siglo XIX, James Bludell realizó la primera transfusión exitosa entre humanos. La operación era tolerada sin consecuencias por algunos individuos, mientras que en la mayoría provocaba reacciones que podían conducir a la muerte. Durante mucho tiempo, nadie pudo explicar la causa de esto. Más tarde, Karl Landsteiner realizó experimentos con la sangre de seis hombres sanos (incluido él mismo) y la de seis mujeres embarazadas. En un trabajo que publicó en 1901 describió: "En un número de casos pertenecientes a un grupo (A), el suero reacciona a los glóbulos sanguíneos de otro grupo (B), pero no a los de su propio grupo, mientras que los glóbulos de los integrantes del grupo A obtienen similar respuesta del suero de los del grupo B. En un tercer grupo (C), el suero puede aglutinar los glóbulos de los grupos A y B, aunque el suero de éstos no responde a los glóbulos del primero".
   a. Explique los resultados obtenidos por Landsteiner.
   b. ¿Por qué, a pesar de este descubrimiento, se continuaron produciendo episodios de hemólisis en las transfusiones?



Capítulo 41

La reproducción

...Menos tu vientre, todo es oscuro...

MIGUEL HERNÁNDEZ

La reproducción permite la formación de nuevos individuos semejantes a sus progenitores y asegura la continuidad de las especies. Por medio de la reproducción pasan, de una generación a la siguiente, las características heredables, ancestrales y recientes, ventajosas y perjudiciales de los progenitores. En el transcurso de la evolución, los patrones de reproducción y los ciclos de vida se diversificaron enormemente.

Entre los animales, la mayoría de los vertebrados –incluidos todos los mamíferos– se reproducen en forma sexual. Como vimos en el capítulo 7, la reproducción sexual requiere dos procesos básicos: la formación de gametos y la fecundación. En los vertebrados, los gametos –producidos por meiosis– son las únicas formas haploides (n) del ciclo de vida. Los gametos masculinos –espermatozoides (del griego *spérma*, semilla + *zôion*, animal y *-oide*, semejanza)– y los femeninos –oocitos (del griego *oo*, huevo y *cito*, célula)– se producen en las gónadas del macho y de la hembra, respectivamente. Los espermatozoides son células móviles que portan poco más que el núcleo, mientras que los oocitos, no móviles y de mayor tamaño, llevan nutrientes que serán utilizados por el futuro embrión durante el desarrollo.

En muchos invertebrados, así como en las plantas anuales, las generaciones no se superponen. En cambio, en los vertebrados, los padres no sólo persisten después de producir su progenie, sino que con frecuencia son indispensables para que ésta sobreviva (recuadro 41-1, *La plasticidad sexual*).

La tendencia evolutiva hacia un creciente "cuidado parental" se vuelve más pronunciada en las aves y alcanza su máxima expresión en algunos de los mamíferos, en particular en la especie humana.

Tipos de reproducción

Se considera que la fecundación se produce cuando un gameto masculino se une con un gameto femenino. La mayoría de las especies de peces y anfibios, así como muchos invertebrados, poseen **fecundación externa**, ya que la unión de gametos se produce fuera del cuerpo de la hembra. En cambio, en la mayoría de los reptiles, de las aves y de los mamíferos la fecundación es **interna**, porque se produce dentro del tracto genital femenino.

Recuadro 41-1

La plasticidad sexual

Si bien se sabe que entre los animales de reproducción sexual las hembras producen y llevan los gametos femeninos y los machos los masculinos, en los últimos años, el estudio de vertebrados no mamíferos –principalmente de los peces teleósteos, es decir, con verdaderos esqueletos óseos– reveló que los peces exhiben una diversidad de estrategias sexuales. La expresión más remarcable de esta plasticidad sexual es sin duda el cambio de sexo, proceso regulado tanto por factores genéticos y fisiológicos como por factores ambientales. Estos complejos sistemas sexuales que se presentan en el transcurso de los ciclos de vida de algunas especies de peces son el resultado de procesos de selección natural. Su establecimiento como características adaptativas se vincula con el incremento del éxito reproductivo –medido en términos de cantidad de larvas nacidas– de los individuos portadores de esta plasticidad.

Para los investigadores, las "travesuras" sexuales de los peces resultan un objeto de estudio muy interesante porque pueden comprobarse en el laboratorio. Así, muchos de los peces que ingerimos probablemente hayan sufrido un cambio de sexo antes de llegar al plato, como por ejemplo el besugo *(Pagrus pagrus)* que habita en las costas marítimas argentinas. Algunas especies de peces marinos, que viven en los arrecifes de coral, también pueden cambiar varias veces de sexo en su vida. Otro ejemplo de plasticidad sexual es el de la anguila criolla de agua dulce *(Synbranchus marmoratus)*, que cambia de sexo en el transcurso de su ciclo vital y posee dos tipos diferentes de machos: los que provienen de la reversión sexual de hembras y los que nacen como machos y permanecen en ese estatus sexual toda su vida.

Los casos mencionados en los que una proporción de los individuos de una población tiene ambos sexos en forma simultánea o secuencial en algún momento de su vida se refieren a distintos tipos de *hermafroditismo*. Por el contrario, los peces que nacen como hembra o macho y mantienen el mismo sexo toda su vida se conocen como *gonocóricos*.

Algunos grupos de animales son **ovíparos**, ya que si bien la fecundación puede ser interna o externa, el desarrollo del embrión siempre ocurre fuera del cuerpo de la hembra. Éste es el caso de la mayoría de los reptiles y de las aves. Ciertos mamíferos, como los ornitorrincos y los equidnas, tienen fecundación interna pero el embrión se desarrolla externamente. En estos grupos de animales, el cigoto o huevo, protegido por una cáscara, es expulsado por la hembra después de la fecundación, por lo que también se consideran animales ovíparos (fig. 41-1). Algunos organismos, como ciertas especies de peces, anfibios y reptiles se consideran **ovovivíparos**. En este caso, la fecundación siempre es interna y el cigoto se desarrolla en el interior del oviducto de la hembra, que ofrece una protección eficiente al embrión, pero no interviene en la nutrición ni en su desarrollo. Otros animales, principalmente mamíferos –marsupiales y placentarios– poseen fecundación interna y el desarrollo completo del embrión ocurre dentro del cuerpo de la hembra, la cual proporciona nutrición y protección durante toda la gestación; son los **vivíparos** (fig. 41-2). Estas definiciones y sus correspondientes ejemplos tienen algunas excepciones, como las que se observan en algunas especies de peces óseos y numerosos peces cartilaginosos, que tienen fecundación interna y son vivíparos.

En este capítulo nos concentraremos en la reproducción sexual de los mamíferos y tomaremos a la especie humana –*Homo sapiens*– como organismo representativo.

El sistema reproductor masculino de los mamíferos

En los mamíferos, el sistema reproductor de los machos incluye los órganos sexuales primarios –los **testículos**– y las estructuras sexuales secundarias –los **conductos genitales** y **excretores**, las **glándulas anexas** y el **pene**– (fig. 41-3). Los testículos producen hormonas sexuales y espermatozoides a partir de células germinales inmaduras por el proceso denominado espermatogénesis. Estos órganos se desarrollan en la cavidad abdominal del embrión masculino y, en el ser humano, antes del nacimiento descienden a un saco externo, el *escroto*. El escroto ayuda a mantener a los testículos a una temperatura más baja que la del cuerpo, lo cual permite el desarrollo normal de los espermatozoides.

La formación de los espermatozoides

Cada testículo (fig. 41-4) está subdividido en unos 250 compartimientos o lóbulos. Cada uno de ellos contiene **túbulos seminíferos** densamente enrollados. Allí ocurre la espermatogénesis y se producen los espermatozoides en forma continua. Entre los túbulos se encuentran las células intersticiales o *células de Leydig* que producen la hormona sexual masculina, *testosterona*.

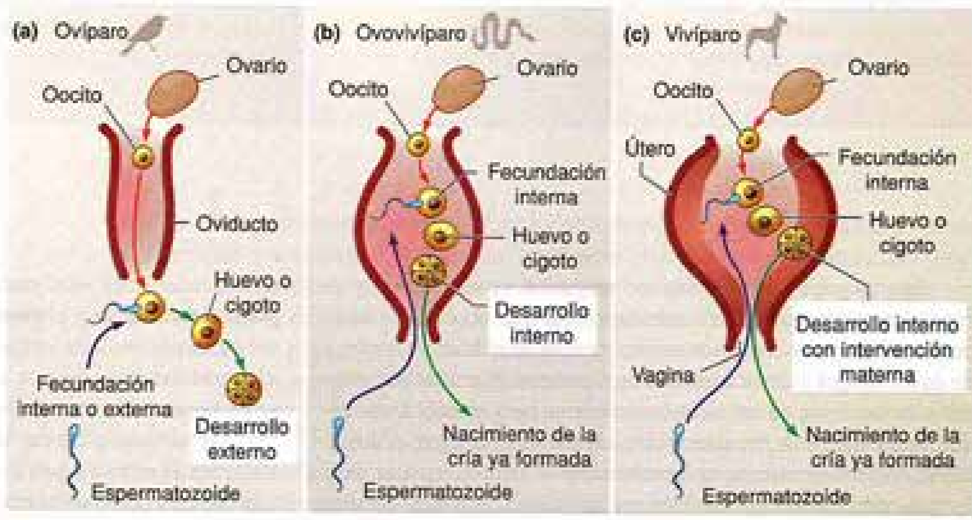
Los túbulos contienen dos tipos de células: las células germinales o espermatogénicas que producen espermatozoides y las *células de Sertoli* que aportan sostén y nutrición. Las células espermatogénicas pasan a través de varias etapas de diferenciación que concluyen con la producción de espermatozoides. Este proceso se activa en la pubertad. A partir de entonces continúa de manera ininterrumpida. Así, en un solo túbulo seminífero es posible hallar células en todos los estadios de la espermatogénesis.

Las células que se encuentran en el primer estadio de la espermatogénesis –las espermatogonias– son las más inmaduras de todo el linaje celular y están apoyadas sobre la membrana basal de cada túbulo seminífero (véase cap. 7, fig. 7-21). Estas células son diploides ($2n = 46$) y en los seres humanos tienen 44 autosomas y dos cromosomas sexuales, X e Y (véase cap. 16, La constitución cromosómica humana). Las espermatogonias se dividen continuamente y están conecta-

Fig. 41-1. UN EQUIDNA, HABITANTE ACTUAL DE AUSTRALIA Y TASMANIA.

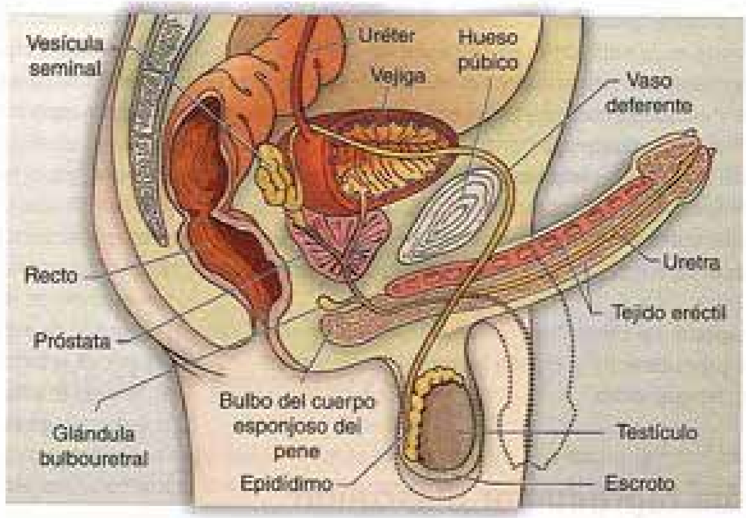


Fig. 41-2. TIPOS DE REPRODUCCIÓN DE LOS VERTEBRADOS. **(a)** *Esquema clásico que representa el sistema reproductor en hembras ovíparas en las que la fecundación puede ser externa, como en la mayoría de los peces o interna como en las aves, pero el desarrollo siempre es externo.* **(b)** *En las especies ovovivíparas, la fecundación es interna, así como el desarrollo, pero no hay aporte de nutrientes por parte de la madre.* **(c)** *Los animales que poseen fecundación y desarrollo interno, en el que la madre proporciona protección, nutrientes y oxígeno, se denominan vivíparos.*



Galería de Imágenes

Fig. 41-3. EL SISTEMA REPRODUCTOR MASCULINO HUMANO. *El diagrama muestra el pene y el escroto antes de la erección (líneas punteadas) y durante ella.*



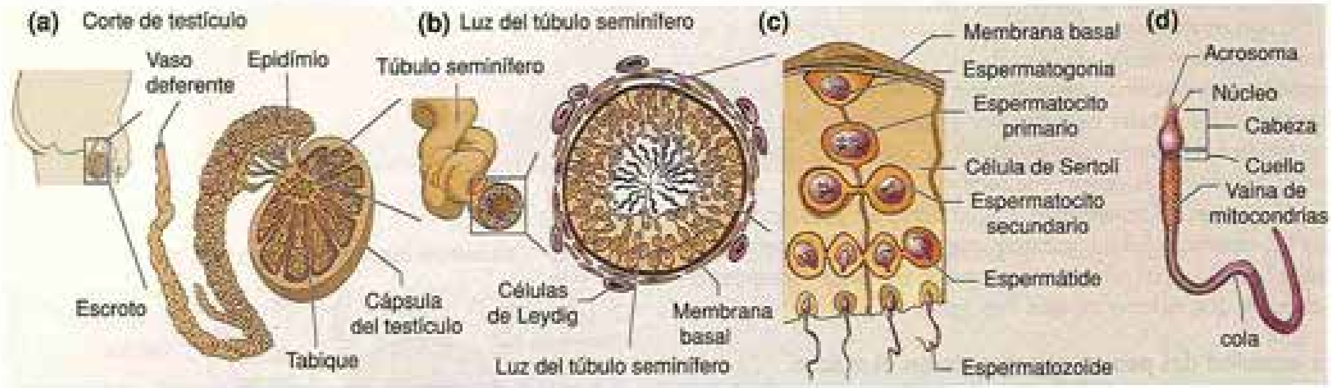


Fig. 41-4. VIAJE POR UN TÚBULO SEMINÍFERO. ***(a)*** *Corte de un testículo, en el que se encuentran los túbulos seminíferos densamente replegados y el epidídimo, donde los espermatozoides maduran y adquieren movimiento.* ***(b)*** *Corte transversal del túbulo seminífero. Las células intersticiales o de Leydig, que se encuentran en el tejido conjuntivo entre los túbulos, producen la hormona masculina testosterona.* ***(c)*** *Corte transversal de un fragmento de un túbulo seminífero que muestra la espermatogénesis hasta la formación de espermatozoides. Las espermatogonias se diferencian en espermatocitos primarios. En la primera división meiótica, cada una de estos células (2n) se divide en dos células de igual tamaño (n), los espermatocitos secundarios. En la segunda división meiótica se forman cuatro espermátides de igual tamaño. Cada una de ellas se diferencia en un espermatozoide. Las células de Sertoli actúan como soporte y proporcionan nutrición durante todo el proceso de formación de espermatozoides.* ***(d)*** *Esquema del espermatozoide humano.*

das entre sí por puentes citoplasmáticos de forma que grupos de células germinales de una misma generación permanecen unidas (isogénicas). Algunas espermatogonias permanecen indiferenciadas mientras que otras, en el transcurso de sus sucesivas divisiones mitóticas, se separan de la membrana basal y comienzan a diferenciarse para originar los *espermatocitos primarios*. Cada uno de estos espermatocitos ingresa en la primera división meiótica y produce dos *espermatocitos secundarios*, cada uno de los cuales ahora contiene 22 autosomas y un cromosoma X o un cromosoma Y; cada uno de los 23 cromosomas está formado por dos cromátides.

A su vez, cada espermatocito secundario experimenta la segunda división meiótica y da lugar a las *espermátides*, cada una de las cuales contiene un número haploide de cromosomas. Posteriormente, las espermátides experimentan un proceso de diferenciación sin división ulterior, a través del proceso de *espermiogénesis*, que finaliza con la producción de espermatozoides. La diferenciación de una espermatogonia en cuatro espermatozoides dura alrededor de ocho a nueve semanas. Durante este tiempo, las células en desarrollo reciben nutrientes de las células de Sertoli contiguas.

Una espermátide es una célula de forma esférica o poliédrica pequeña que durante la espermiogénesis pierde restos de su citoplasma y se transforma en un espermatozoide. Ya en su forma completamente diferenciada, el espermatozoide (n) presenta una cabeza –con acrosoma y núcleo compacto (véase fig. 41-4d)–, un cuello y una cola. Todas sus funciones quedan subordinadas a proporcionar la movilidad que permita la entrega de la "carga fundamental": el DNA y sus proteínas asociadas que están condensados y enrollados dentro del núcleo, en la cabeza del espermatozoide.

Un varón adulto humano joven puede producir varias centenas de millones de espermatozoides por día; un carnero puede producir varios miles de millones. Los espermatozoides viven aproximadamente 48 horas.

El trayecto de los espermatozoides

En la figura 41-3 se puede seguir el trayecto de un espermatozoide luego de ser liberado a la luz del túbulo. Desde cada testículo, los espermatozoides se dirigen al **epidídimo**, un tubo enrollado de unos 7 m de longitud, rodeado por una capa delgada, circular, de fibras de músculo liso, cuyas contracciones contribuyen al transporte de los espermatozoides. Durante su paso por el epidídimo, los espermatozoides ganan una movilidad progresiva y la potencialidad de unirse al oocito y fecundarlo.

Del epidídimo pasan al **vaso** o **conducto deferente**, donde la mayoría de ellos son almacenados. Cada vaso o conducto deferente –una extensión de los túbulos del epidídimo– se interna en la cavidad abdominal. Los vasos deferentes están cubiertos con una gruesa envoltura formada por tres capas de músculo liso, cuyas contracciones impulsan a los espermatozoides durante el avance en su trayecto.

Función de las glándulas anexas

Las principales glándulas anexas del sistema reproductor masculino son las **vesículas seminales**, la **próstata** y las **glándulas bulbouretrales** (fig. 41-5). Estas glándulas aportan nutrientes, sustancias alcalinas y lubricantes, y su actividad depende principalmente de la hormona testosterona.

Dentro de la pared posterior de la cavidad abdominal, los vasos deferentes rodean la vejiga, donde se fusionan con los conductos de las vesículas seminales. Estas vesículas secretan un líquido rico en fructosa que nutre a los espermatozoides. Este líquido también contiene una concentración alta de prostaglandinas (véase cap. 34, Hormonas de acción local: prostaglandinas) que, una vez dentro del tracto femenino, estimulan las contracciones de la musculatura del útero y de los oviductos e impulsan a los espermatozoides hacia el oocito.

El vaso deferente de cada testículo entra luego en la glándula próstata que secreta un líquido lechoso y ligeramente ácido, rico en fosfatasa ácida y en ácido cítrico. A pesar de esto, el **semen** o esperma –constituido por los espermatozoides y diversas secreciones– es alcalino, dado que recibe las secreciones de otras glándulas y, así, neutraliza el pH normalmente ácido del tracto reproductor femenino.

Luego de atravesar la próstata, cada vaso deferente se fusiona con la uretra, que se extiende a lo largo del pene. La uretra permite tanto la excreción de orina como la **eyaculación** de los espermatozoides. Las glándulas bulbouretrales descargan en la uretra un líquido lubricante que favorece el movimiento de los espermatozoides y ayuda a la penetración del pene en la vagina de la hembra.

El volumen del semen es de 2 a 3 mililitros por eyaculación. Aunque los espermatozoides constituyen menos del 10% del semen, en cada eyaculado de un varón adulto normal se encuentran presentes alrededor de 200 millones de ellos (fig. 41-6).

La erección del pene y el orgasmo en el macho

El pene permite depositar los espermatozoides dentro del tracto reproductor de la hembra. Entre los mamíferos, todas las especies tienen pene. Órganos análogos que cumplen esta misma función han evolucionado de manera independiente en diversas especies de insectos y otros invertebrados.

La erección del pene puede ser generada por una variedad de estímulos y es el resultado de un aumento en el flujo de sangre que llena las tres masas de tejido eréctil que lo forman (véase fig. 41-5).

El flujo de sangre está controlado por fibras nerviosas que inervan los vasos sanguíneos que desembocan en los tejidos eréctiles. Cuando éstos se distienden, comprimen las venas y de este modo inhiben el flujo de sangre hacia afuera de los tejidos. Con estimulación continuada, el pene y el bulbo subyacente del cuerpo esponjoso del pene se endurecen y aumentan de tamaño. Como vimos, la erección es acompañada por la descarga en la uretra de una pequeña cantidad de líquido desde las glándulas bulbouretrales.

La estimulación continuada de los receptores del pene y del escroto (como la que se puede producir por los movimientos repetidos del pene dentro de la vagina) envía una serie escalonada de impulsos nerviosos (véase cap. 31, El impulso nervioso: una corriente de información). Por medio de arcos reflejos de la médula espinal inferior, estos impulsos llegan a las neuronas motoras que inervan diferentes músculos del sistema reproductor. Entre los primeros músculos en contraerse se encuentran los del escroto, que elevan los testículos acercándolos al cuerpo, y los que rodean a cada epidídimo y vaso deferente, que impulsan a los espermatozoides hacia la uretra y dentro de ella. Finalmente, se inician las contracciones en los músculos que rodean al bulbo subyacente, las cuales impulsan a los espermatozoides y al líquido acompañante hacia afuera de la uretra (eyaculación) y producen algunas de las sensaciones de placer asociadas con el orgasmo.

La mortalidad de los espermatozoides en el tracto reproductor femenino es enorme: de los cerca de 200 millones de espermatozoides presentes en una eyaculación, sólo unos pocos sobreviven y alcanzan el extremo distal de los oviductos, en donde puede ocurrir la fecundación. Sin embargo, es suficiente con que un solo espermatozoide haga contacto con un oocito para que se produzca la fecundación.

El papel de las hormonas sexuales y su regulación

Además de producir los espermatozoides, los testículos también son la fuente principal de hormonas masculinas o andrógenos. El principal andrógeno, la testosterona, es fundamental para la formación de los espermatozoides; es un esteroide producido principalmente por las células de Leydig de los testículos (véase fig. 41-4b). Otros andrógenos se producen en la corteza suprarrenal.

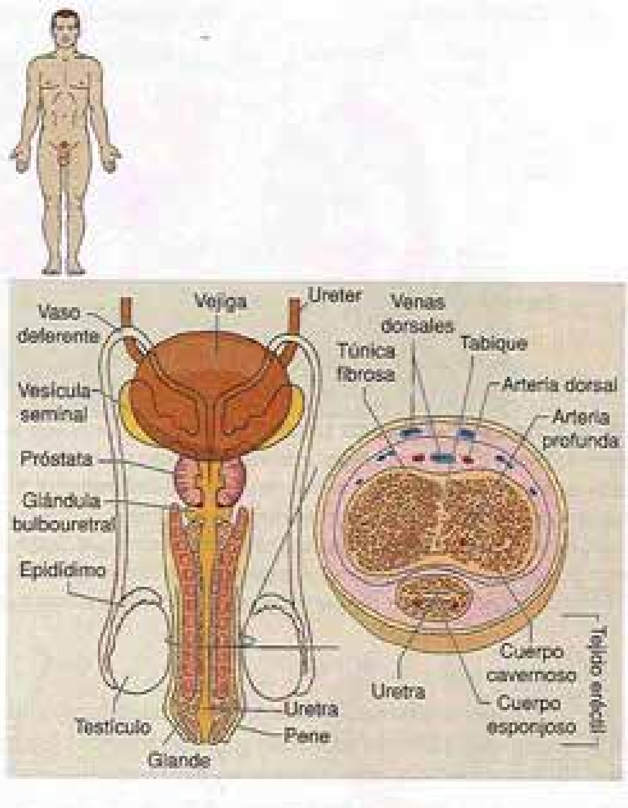


Fig. 41-5. DETALLE DEL SISTEMA REPRODUCTOR MASCULINO HUMANO. *Como muestra este corte transversal de una porción media, el pene de los seres humanos está formado por tres masas cilíndricas de tejido eréctil, cada una de las cuales contiene un gran número de pequeños espacios, del tamaño de la cabeza de un alfiler. Dos de estas masas se hallan en la porción dorsal del pene y la tercera se encuentra por debajo de ellas, rodeando la uretra. Esta tercera masa tiene un aumento de tamaño en su extremo distal que forma el glande y posee una cubierta protectora lisa. En su extremo basal forma el bulbo, ubicado por debajo de la cavidad pélvica y está rodeado por músculos que participan en el orgasmo. La porción exterior del pene está cubierta por una capa delgada y suelta de piel que, en su extremo, forma un pliegue que rodea el glande. Este pliegue, el prepucio, a veces se elimina quirúrgicamente en un procedimiento llamado circuncisión. La uretra termina en una abertura con forma de ranura que se abre en el extremo del glande.*

Los andrógenos se comienzan a producir temprano en el desarrollo embrionario. Después del nacimiento, la producción de andrógenos es muy baja hasta que el niño tiene 10 años. Luego ocurre un incremento de los niveles de testosterona, cuyo resultado es el comienzo de la producción de espermatozoides y señala el inicio de la pubertad, que se acompaña por el agrandamiento del pene, de los testículos, de la próstata y de otros órganos accesorios. En el varón sano, un nivel elevado de producción de testosterona continúa hasta la cuarta década de vida y luego comienza a declinar en forma gradual.

La producción de testosterona es regulada por un sistema de retroalimentación negativa (véase cap. 38, recuadro 38-2) que involucra, entre otros componentes, a una hormona gonadotrófica, la hormona luteinizante (LH) (véase cap. 34, La adenohipófisis). La LH se produce en la glándula hipófisis bajo la influencia de la hormona liberadora de gonadotrofinas (GnRH), producida en el hipotálamo, y viaja por la sangre

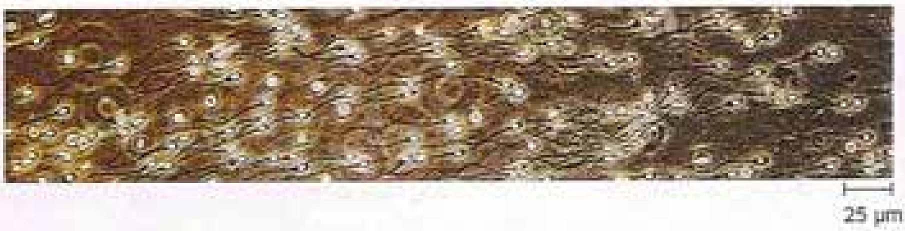


Fig. 41-6. ESPERMATOZOIDES HUMANOS. *El eyaculado de un varón adulto contiene, en promedio, 200 millones de espermatozoides.*

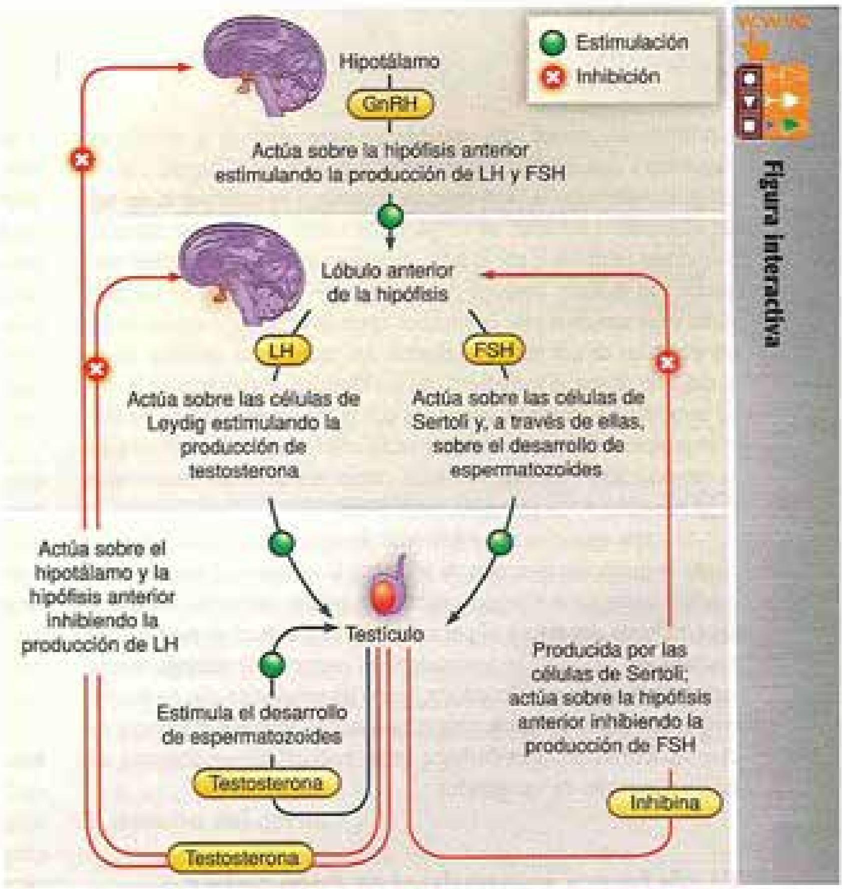


Fig. 41-7. HORMONAS QUE CONTROLAN EL FUNCIONAMIENTO DE LOS TESTÍCULOS. *La producción de hormonas que controlan el funcionamiento de los testículos está regulada por un sistema de retroalimentación negativa. La GnRH u hormona liberadora de gonadotrofinas, producida en el hipotálamo, actúa sobre la hipófisis anterior estimulando la producción de hormona luteinizante (LH) y hormona foliculoestimulante (FSH). La LH estimula la producción y liberación de testosterona por las células de Leydig del testículo. A medida que la testosterona en circulación sanguínea aumenta, la producción de GnRH por parte del hipotálamo se inhibe. La testosterona también influye sobre la hipófisis mediante la supresión de la producción de LH. Como consecuencia de estos efectos inhibidores combinados, la secreción de LH por la hipófisis se reduce. La FSH actúa sobre las células de Sertoli, las cuales producen la hormona proteica inhibina. Esta hormona, a través de otra vía de retroalimentación negativa, inhibe la formación de FSH en la hipófisis. La testosterona inicia el comienzo de la producción de espermatozoides en la pubertad. El efecto combinado de estas hormonas es esencial para la producción de los espermatozoides.*

a los tejidos intersticiales de los testículos, donde estimula la liberación de testosterona. Cuando el nivel de testosterona en sangre se incrementa, la liberación de LH desde la hipófisis se torna más lenta (fig. 41-7).

Los testículos también están bajo la influencia de una segunda hormona hipofisaria, la hormona foliculoestimulante (FSH), que actúa sobre las células de Sertoli y, a través de ellas, sobre los espermatozoides en desarrollo. Entre los factores que intervienen en la regulación de la producción de FSH hay una hormona proteica, la inhibina, secretada por las células de Sertoli. Esta hormona, como sugiere su nombre, inhibe la producción de FSH en la hipófisis.

En el varón humano, la tasa de liberación de testosterona es pulsátil, con un pulso muy pronunciado durante toda la noche. Por eso, en general, los hombres se despiertan con erecciones. En muchos animales, la producción de hormona masculina es provocada por cambios en la temperatura, la luz del día u otros factores ambientales. La producción de testosterona también puede verse afectada por circunstancias sociales y puede variar de acuerdo con el estado emocional. La testosterona, además, también tiene efectos sobre otras partes del cuerpo que no intervienen directamente en la producción de espermatozoides. En el varón, estos efectos incluyen el crecimiento de la laringe, que se

Recuadro 41-2

Esteroides anabólicos

La producción de testosterona también se ve afectada notablemente por compuestos sintéticos que se conocen como esteroides anabólicos. Estas drogas, que son variantes químicas de la testosterona, se elaboraron originalmente en Alemania en la década de 1930, en un intento por incrementar el desarrollo de la musculatura causado naturalmente por la hormona sin sus efectos masculinizantes. A raíz de su similitud química con la testosterona, los esteroides anabólicos funcionan como inhibidores en un sistema de retroalimentación negativa que regula la producción de testosterona. En los varones adultos, su uso puede reducir los niveles de testosterona hasta el 85% y causar la contracción de los testículos y el crecimiento de las mamas. Su uso prolongado también incrementa en gran medida el riesgo de daño renal y hepático, de cáncer de hígado y de enfermedad cardíaca. En los adolescentes, los esteroides anabólicos pueden llevar a una calvicie prematura y a la detención del crecimiento de los huesos largos, lo que les impide alcanzar su altura máxima.

acompaña de una voz más profunda, un incremento en el tamaño del esqueleto y una distribución característica de vello en el cuerpo. Los andrógenos estimulan la biosíntesis de proteínas y el crecimiento del tejido muscular, la actividad de las glándulas sudoríparas –cuyas secreciones atraen bacterias y, por lo tanto, producen los olores corporales asociados con el sudor después de la pubertad– e incluso la de las glándulas sebáceas de la piel. En muchos casos, la actividad excesiva de estas glándulas da por resultado el acné. Así, todos estos cambios, como el del tono de voz, el incremento de la vellosidad, el aumento de la masa corporal, la sudoración, asociados con la mayor actividad de las hormonas sexuales –aun cuando no están involucrados directamente en la reproducción– son los llamados *caracteres sexuales secundarios* (*recuadro 41-2, Esteroides anabólicos*).

En otras especies de vertebrados existen diversos caracteres sexuales secundarios: ejemplos de ellos son la melena del león, la musculatura poderosa y el brioso carácter del caballo semental, la cresta y los espolones del gallo y el plumaje brillante de muchas aves macho adultas (fig. 41-8). La testosterona es responsable además de una variedad de patrones de conducta, como las señales de olor de los perros, el comportamiento de cortejo de muchos animales machos, y de diversas formas de agresión hacia otros machos que se observan en muchas especies de vertebrados.

El sistema reproductor femenino de los mamíferos

En los mamíferos, el sistema reproductor femenino está formado por dos **ovarios**, productores de gametos que se encuentran suspendidos en la cavidad abdominal por ligamentos ováricos (fig. 41-9). Los oocitos, a partir de los cuales se desarrollan los óvulos, se encuentran en la capa externa del ovario (fig. 41-10).

Otras estructuras importantes incluyen los oviductos (llamados también **trompas de Falopio** o trompas uterinas), el **útero**, la **vagina** y la **vulva**. El útero es un órgano hueco, muscular, con forma de pera, de tamaño ligeramente inferior al de un puño (de unos 7,5 cm de largo y 5 cm de ancho). Yace casi horizontalmente en la cavidad abdominal, en la parte superior de la vejiga, y está tapizado internamente por el **endometrio**, que tiene dos capas de tejido. Una de ellas es expulsada cada mes como un sangrado vaginal conocido como **menstruación**; a partir de la capa basal se regenera la capa eliminada. Los músculos lisos de las paredes del útero se mueven en ondas continuas que posiblemente aumentan la movilidad de los espermatozoides en su recorrido hacia el oviducto. Estas contracciones se incrementan cuando el endometrio es expulsado durante el período menstrual y aun son mayores durante el parto. El esfínter muscular que cierra la abertura del útero es el **cérvix** –o cuello–. En el momento del parto, el cuello se dilata y permite la salida del feto.

La vagina es un tubo muscular que comunica el cuello del útero con el exterior del cuerpo. Es el órgano receptivo para el pene y también el canal de parto. Su abertura externa se encuentra entre la uretra, que es el conducto que comunica a la vejiga con el exterior, y el ano. A diferencia de lo que ocurre en los machos, la abertura de la uretra es independiente de la del sistema reproductor. El tapiz de la vagina es rico en glucógeno, que se convierte en ácido láctico por acción de las bacterias normalmente presentes en esa zona. En consecuencia, el conducto vaginal es ligeramente ácido, con un pH de entre 4 y 5.

Los órganos genitales externos de la mujer, el **clítoris** y los **labios**, se conocen colectivamente como vulva. El clítoris tiene alrededor de 2 cm de largo y es un órgano homólogo al pene del varón. En el embrión temprano, las estructuras promotoras de ambos órganos son idénticas. Al igual que el pene, el clítoris está compuesto en su mayor parte por tejido eréctil. Los labios mayores de la vulva son carnosos y en la mujer adulta están cubiertos con vello púbico; encierran y protegen las estructuras subyacentes más delicadas. Los labios menores son delgados y membranosos (véase fig. 41-9)

La formación de los oocitos

En la mujer, los oocitos primarios comienzan a formarse alrededor del tercer mes de desarrollo fetal. Estos oocitos están rodeados por una capa de células epiteliales planas, las células foliculares, que forman los *folículos primordiales*. En el momento del nacimiento, los dos ovarios contienen aproximadamente 2 millones de oocitos primarios, que han alcanzado la profase de la primera división meiótica. Estos oocitos primarios permanecen en profase I hasta que se alcanza la maduración sexual (véase cap. 7, fig. 7-22). Luego, por influencia hormonal, se reanuda la primera división meiótica de un oocito primario y su resultado



Fig. 41-8. ***CARACTERÍSTICAS SEXUALES SECUNDARIAS DE ALGUNOS VERTEBRADOS.*** *Los caracteres que distinguen a los animales macho y hembra en los leones son bien evidentes.*

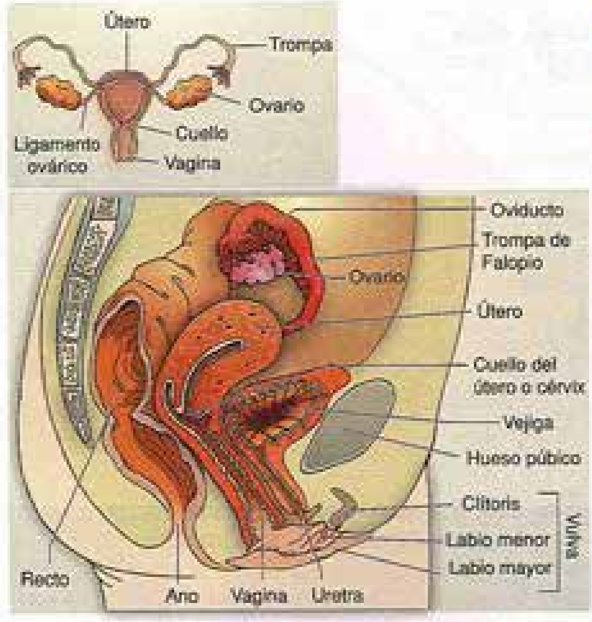


Fig. 41-9. ***SISTEMA REPRODUCTOR FEMENINO HUMANO.*** *Órganos reproductores femeninos. Nótese que el útero y la vagina forman un ángulo recto entre sí. Ésta es una de las consecuencias del bipedalismo y de la postura erecta de Homo sapiens y una de las razones por las que el alumbramiento es más difícil en las mujeres que en otros mamíferos.*

Galería de imágenes

es un oocito secundario y un cuerpo polar (véase más adelante). La primera división meiótica se completa alrededor del momento de la **ovulación** (la liberación del oocito desde el ovario; véase fig. 41-10). De los 2 millones originales de oocitos primarios, quedan unos 400.000 al comienzo de la pubertad debido a que muchos se reabsorben. Sólo 300 a 400 alcanzan la madurez, por lo general uno por vez, aproximadamente cada 28 días desde la pubertad hasta la *menopausia*, la cual ocurre alrededor de los 50 años. Cuando un oocito crece, aumenta de tamaño por la acumulación de reservas alimenticias almacenadas y de la maquinaria metabólica, como el RNA mensajero y las enzimas, que se requieren para las etapas tempranas del desarrollo (véase cap. 15, Los orígenes de la asimetría del embrión).

Como vimos en la figura 7-22 (cap. 7), los oocitos no se dividen en células de igual tamaño como lo hacen los espermatocitos. Cuando el núcleo se divide, el citoplasma del oocito forma una protuberancia. Un juego de cromosomas pasa al interior de esta protuberancia que luego se estrangula y se separa como una célula pequeña, el *primer cuerpo polar*. El resto del material celular forma el oocito secundario, que va creciendo (folículo en maduración). La primera división meiótica se completa pocas horas antes de la ovulación. La segunda división meiótica se completa recién después de la fecundación. Esta división produce el óvulo (oocito ya fecundado) y la liberación de un *segundo cuerpo polar*. Como consecuencia de estas divisiones celulares desiguales, la mayoría de las reservas alimenticias acumuladas en el oocito pasan a una única célula, el óvulo, que en los seres humanos alcanza los 100 μm de diámetro (fig. 41-11). El primer cuerpo polar también puede dividirse, aunque las dos células resultantes no resultan funcionales, ya que todos los cuerpos polares finalmente mueren.

Los oocitos, junto con las células foliculares que los rodean, se desarrollan inicialmente cerca de la superficie del ovario. Las células del folículo suministran nutrientes al oocito en crecimiento y también secretan estrógenos, las hormonas que mantienen el crecimiento sostenido del folículo e inician la formación del endometrio. A medida que avanza la maduración del folículo, éste se profundiza dentro del ovario. Durante las etapas finales de su crecimiento, el folículo completa su maduración y se convierte en **folículo de de Graaf**. Seguidamente, se desplaza hacia la superficie y produce una elevación delgada, con forma de ampolla, que por último estalla y libera un oocito secundario (detenido en metafase II) rodeado por células de la granulosa, conocidas como *corona radiata* (fig. 41-12). Así, se produce la ovulación. En general, varios folículos comienzan a crecer en forma simultánea pero sólo uno madura lo suficiente como para liberar su oocito, en tanto que los otros se reabsorben (recuadro 41-3, *La historia de de Graaf*).

El trayecto del oocito

Cuando el oocito se libera del folículo ovárico durante la ovulación, es captado por la abertura en forma de embudo de la trompa de Falopio gracias a sus movimientos sobre la superficie del ovario y por el batir de los cilios que tapizan las proyecciones digitiformes –o fimbrias– que rodean a esta abertura (fig. 41-13). Luego, el oocito desciende lentamente por la trompa, impulsado por las ondas peristálticas producidas por los músculos lisos de sus paredes. El recorrido desde el ovario al útero toma alrededor de 3 días. Una vez expulsado del ovario, el oocito puede ser fecundado en las siguientes 24 horas. Así, la fecundación, si tiene lugar, se produce en la *ampolla* del oviducto. En ese caso, el embrión se implanta en el endometrio 2 o 3 días después de alcanzar el útero, es decir 5 o 6 días después de producida la fecundación. Si el oocito no es fecundado, muere y es expulsado junto con el endometrio que tapiza el útero en la siguiente menstruación. En algunos casos, los oocitos ya fecundados que se han implantado en el endometrio se pierden por diferentes razones; en estos casos, también

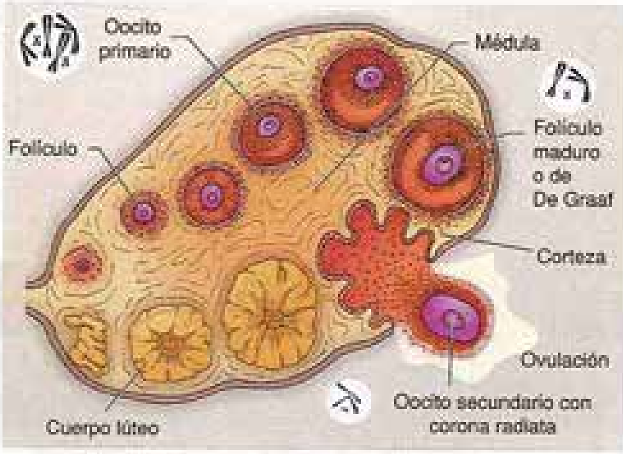


***Fig. 41-10.* CRECIMIENTO Y MADURACIÓN DEL OOCITO DENTRO DEL OVARIO DEL SISTEMA REPRODUCTOR FEMENINO HUMANO.** *Los oocitos se desarrollan dentro de los folículos que se sitúan cercanos a la pared del ovario (aquí en sección transversal). En realidad, el folículo permanece siempre en el mismo lugar durante todo su desarrollo pero, para mayor claridad, en este esquema las distintas etapas de desarrollo del oocito y su folículo se ordenan siguiendo las agujas del reloj por toda la periferia del ovario. Después de que el oocito secundario es expulsado del folículo durante la ovulación, las células foliculares restantes dan origen al cuerpo lúteo, que secreta estrógenos y progesterona. Si el oocito no es fecundado, el cuerpo lúteo se reabsorbe en dos semanas. Si el oocito se fecunda, el cuerpo lúteo continúa activo durante tres meses más fabricando estrógenos y progesterona. Estas hormonas, que luego son producidas en grandes cantidades por la placenta, hacen que las condiciones del útero sean apropiadas para la implantación del embrión y el desarrollo del embarazo.*

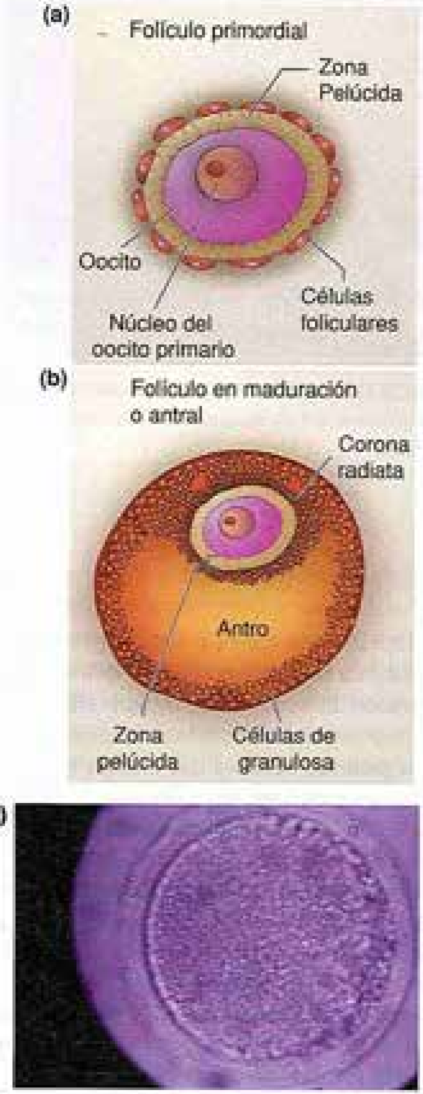


Fig. 41-11.* FOLÍCULO DE MAMÍFERO.** ***(a) *Diagrama de un folículo primordial que contiene el oocito primario acompañado de una capa de células foliculares planas.* ***(b)*** *Folículo en crecimiento en el que se distinguen varias capas de células foliculares cúbicas, las células de la granulosa y la zona pelúcida.* ***(c)*** *Microfotografía de un oocito humano sin fecundar.*

son eliminados junto con un flujo menstrual algo anormal, pero la mujer por lo general ignora que ha tenido un embarazo. Alrededor del 30% de los embarazos en seres humanos se pierden en forma espontánea en esta etapa.

El orgasmo en la mujer

Bajo la influencia de una variedad de estímulos, el clítoris y sus bulbos se congestionan y se distienden con sangre, como lo hace el pene del varón. Este proceso es algo más lento en las mujeres que en los hombres, principalmente porque el tipo de tejido esponjoso de las mujeres tiene características que impiden atrapar la sangre como en el caso del varón. La distensión de los tejidos se acompaña por la secreción en la vagina de un líquido o flujo vaginal que lubrica sus paredes y neutraliza su ambiente ácido.

El orgasmo en la mujer, como en el varón, está marcado por contracciones musculares rítmicas, seguidas por la expulsión de la sangre atrapada en los tejidos congestionados del clítoris hacia las venas. Músculos homólogos producen el orgasmo en los dos sexos, pero en las mujeres no hay eyaculación de líquido a través de la uretra o de la vagina. Durante el orgasmo, el cuello del útero desciende levemente hacia la vagina, donde el semen depositado durante la eyaculación se estaciona y forma una pequeña laguna. El orgasmo femenino también puede producir contracciones en las trompas, que impulsan a los espermatozoides a avanzar en su recorrido hacia el oocito. Sin embargo, no es necesario el orgasmo femenino para que se produzca la fecundación.

Regulación hormonal en las hembras: el ciclo menstrual

La producción de oocitos en casi todas las hembras de vertebrados es cíclica. Implica tanto la interacción de hormonas como los cambios en las células foliculares y en el tapiz uterino. Este patrón recurrente de niveles hormonales variables y de cambios en los tejidos en los seres humanos se conoce como **ciclo menstrual**.

La producción hormonal y su control están a cargo del hipotálamo (véase cap. 34, Centros de integración: el hipotálamo y la hipófisis). Las

Recuadro 41-3

La historia de de Graaf

Reinier de Graaf fue sin duda uno de los pioneros en la medicina reproductiva. Nació en Holanda y vivió entre 1641 y 1673. Trabajó como médico en Delft desde 1666 hasta su muerte. Fue el primero en descubrir las funciones de las trompas de Falopio, el recorrido del oocito hacia el útero y en describir un folículo al cual denominó "kleine bollekens" (pequeñas bolas o esferas). Dio el nombre de "testículo femenino" al ovario y observó que era el folículo el que contenía al oocito, al cual denominó "ovum". En esa época aún no existían los microscopios, por lo que no pudo observar en detalle la estructura de un oocito. Simplemente dedujo su presencia por la observación de cadáveres de mujeres que fallecían por embarazos ectópicos, es decir, embarazos en los que la implantación y el posterior desarrollo embrionario se producen fuera del útero, por ejemplo, en las trompas.

(a) (b) (c) (d)



Fig. 41-12. LA OVULACIÓN. ***(a)*** *Durante la ovulación se produce una elevación delgada, con forma de ampolla: el oocito secundario, visible sólo como una partícula diminuta que comienza a emerger del folículo ovárico.* ***(b)*** *y* ***(c)*** *Con fuerza explosiva, el oocito es expulsado del folículo, rodeado por un material conocido como corona radiata.* ***(d)*** *Completamente libre del folículo y de gran parte del material que sale con él, el oocito comienza su recorrido hacia uno de los oviductos o trompas de Falopio.*

hormonas que participan en el sistema de retroalimentación extremadamente complejo que regula el ciclo menstrual incluyen los **estrógenos** y la **progesterona** (las hormonas sexuales femeninas), las gonadotrofinas hipofisarias FSH y LH y la hormona liberadora de gonadotrofina (GnRH) del hipotálamo. De acuerdo con su concentración, los estrógenos producen diferentes efectos. En concentraciones reducidas, inhiben la producción de FSH y GnRH (e indirectamente, de LH) a través de un circuito de retroalimentación negativa en el hipotálamo y la hipófisis. En concentraciones elevadas, actúan por retroalimentación positiva, con aumento de la sensibilidad de la hipófisis a la GnRH o estimulación de la secreción de GnRH; el resultado es un incremento en la síntesis de LH y FSH por la hipófisis. La progesterona, por otra parte, en concentraciones altas y en presencia de estrógenos, inhibe la secreción de GnRH y, así, la producción de LH y FSH.

Al comenzar el ciclo, durante la menstruación, los niveles hormonales son bajos (fig. 41-14). Después de unos pocos días, un oocito y su folículo comienzan a madurar bajo la influencia de las gonadotrofinas FSH y LH. A medida que el folículo aumenta de tamaño, secreta cantidades crecientes de estrógenos que estimulan la proliferación del endometrio. El aumento rápido de los niveles de estrógenos cerca

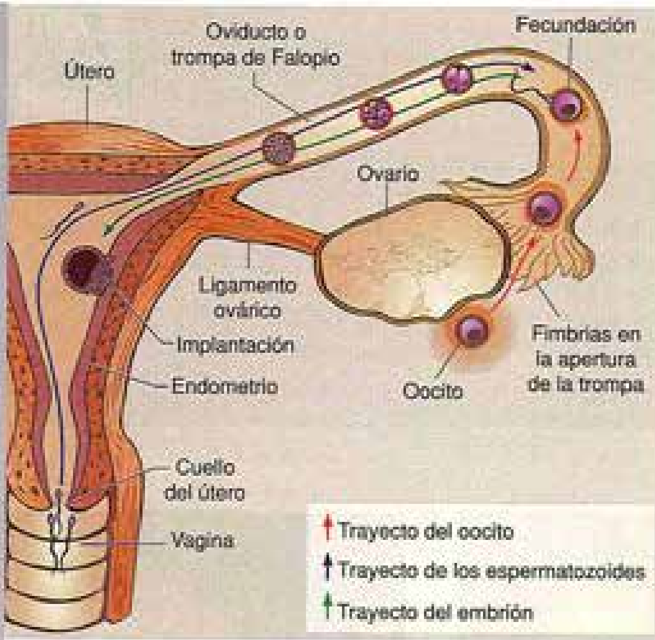


Figura animada

Fig. 41-13. CAMINO DEL OOCITO EN EL SISTEMA REPRODUCTOR FEMENINO HUMANO. *Aproximadamente una vez por mes en la mujer en edad reproductiva y no embarazada, un oocito es expulsado de un ovario y pasa a la trompa contigua. En condiciones normales, la fecundación del oocito por el espermatozoide tiene lugar dentro de una de las trompas. Posteriormente, el embrión recién formado desciende por la trompa impulsado por movimientos musculares y el batir de los cilios que la tapizan. Por último, se implanta en el endometrio. Si el oocito no es fecundado en un lapso de alrededor de 24 horas, pierde su capacidad de unirse al espermatozoide. Por otra parte, el espermatozoide tiene una expectativa de vida de unas 48 horas dentro del tracto reproductor femenino.*

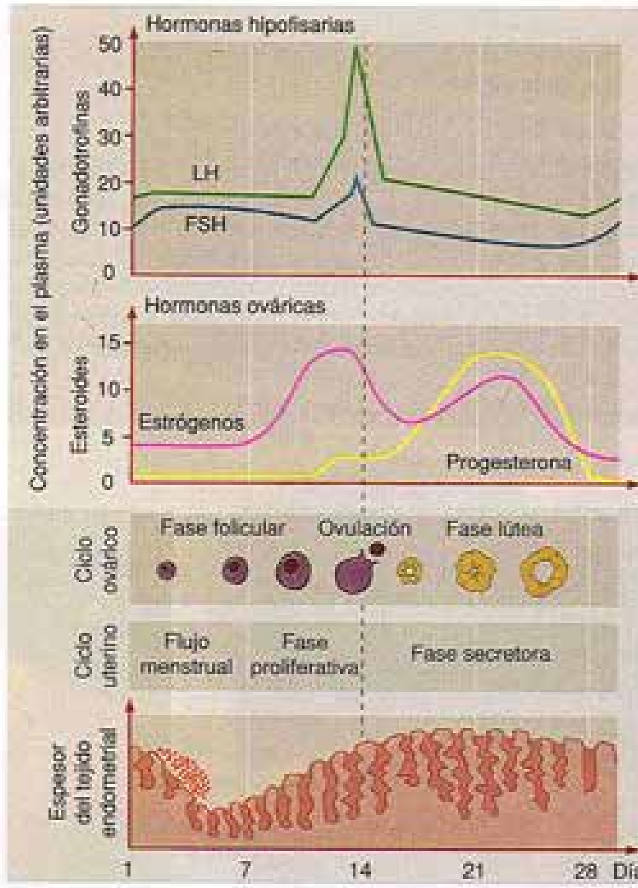


Fig. 41-14. EL CICLO MENSTRUAL. *Los acontecimientos que se producen en un ciclo menstrual incluyen cambios de concentración hormonal y anatómicos en el ovario y en el endometrio. El ciclo comienza con el primer día de flujo menstrual, causado por el desprendimiento del endometrio, el revestimiento interno del útero. El aumento de la concentración de FSH y LH cuando comienza el ciclo estimula el desarrollo de varios folículos, uno de los cuales se torna dominante, crece y secreta estrógenos. Bajo la influencia de los estrógenos, el endometrio se regenera. El aumento brusco de la concentración de estrógenos antes de alcanzar la mitad del ciclo dispara un incremento súbito de LH desde la hipófisis, lo que produce la expulsión del oocito (ovulación) (se desconoce el papel, si es que lo tiene, del aumento simultáneo de FSH). Aquí termina la fase folicular del ciclo. Después de la ovulación, comienza la fase lútea, en la que la concentración tanto de LH como de FSH cae. El folículo ahora se convierte en el cuerpo lúteo, que produce progesterona y estrógenos. La progesterona continúa estimulando el endometrio, preparándolo para la implantación del óvulo fecundado. Si la fecundación no se produce, el cuerpo lúteo se degenera, la producción de progesterona entonces se detiene y el endometrio comienza a desprenderse; las concentraciones de LH y de FSH vuelven a subir y comienza un nuevo ciclo.*

de la mitad del ciclo provoca un claro incremento en la liberación de LH por la hipófisis.

El aumento repentino de LH, a su vez, estimula al folículo, lo cual provoca la liberación de su oocito y éste comienza su camino hacia el útero. Bajo el estímulo continuo de la LH, las células del folículo vacío aumentan de tamaño, llenan la cavidad y forman el **cuerpo lúteo** (o cuerpo amarillo). Cuando las células del cuerpo lúteo aumentan de tamaño, comienzan a sintetizar cantidades significativas de progesterona y de estrógenos. A medida que los niveles de progesterona aumentan, los estrógenos y la progesterona, juntos, inhiben la producción de GnRH y, así, la de las hormonas gonadotróficas LH y FSH de la hipófisis. Si no ocurre un embarazo, el cuerpo lúteo se reabsorbe y la producción de las hormonas ováricas decae. Sin apoyo hormonal, una porción del endometrio se elimina con el flujo menstrual. Luego, en respuesta al nivel ahora bajo de las hormonas ováricas, la concentración de hormonas gonadotróficas hipofisarias comienza a elevarse una vez más, un nuevo folículo se desarrolla y los estrógenos vuelven a aumentar cuando comienza el nuevo ciclo menstrual.

En la mujer, el ciclo menstrual habitualmente dura unos 28 días y la ovulación ocurre alrededor del día 14, pero las variaciones individuales son comunes. Aun en las mujeres con ciclos de longitud promedio, la ovulación no siempre ocurre en el mismo momento del ciclo. Aunque el ciclo menstrual no requiere estímulos ambientales como en el caso de los ciclos reproductivos de muchos otros vertebrados, hasta cierto grado está bajo la influencia clara de factores externos. Por ejemplo, algunas mujeres encuentran que los sobresaltos emocionales demoran el período menstrual o lo eliminan por completo. Durante aproximadamente 24 horas los oocitos conservan la capacidad de ser fecundados.

El inicio de la primera menstruación, denominada *menarca*, marca el comienzo de la pubertad en las hembras humanas, que ocurre al-

Recuadro 41-4

La ovulación en otros animales

Los mamíferos no primates presentan un ciclo estral en lugar de menstrual y la ovulación es desencadenada por diferentes estímulos ambientales. En estos mamíferos, la fase lútea es muy corta, hay poca o nula proliferación del endometrio y, por ende, no se produce la menstruación. Durante la parte del ciclo estral en la que el folículo ya está maduro para la ovulación, la hembra exhibe cambios de conducta acentuados (celo) y está receptiva del macho. En los gatos y los conejos, la ovulación es inducida mecánicamente por el macho durante la cópula. En los camellos, la ovulación es inducida por las feromonas del macho (véase cap. 32, ensayo 32-1). Si en un grupo de camellos no hay machos, las hembras no tendrán estro. Otro ejemplo interesante es el de las gallinas, cuya ovulación se produce casi a diario.

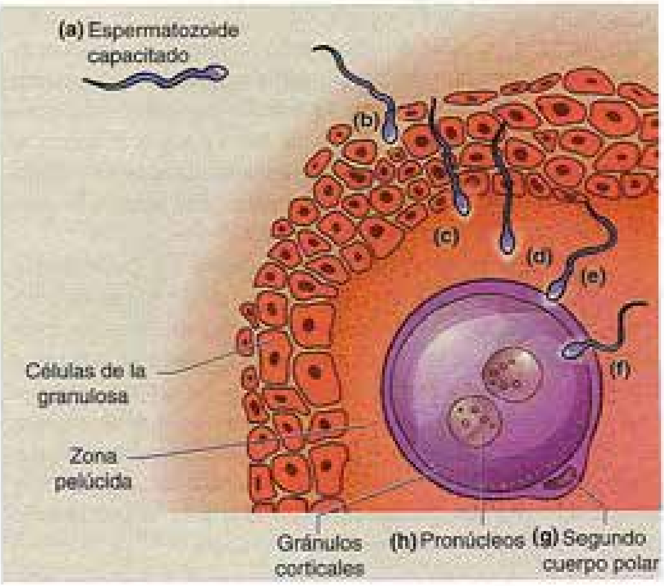


Fig. 41-15. LA FECUNDACIÓN. *Los espermatozoides recién eyaculados carecen de la capacidad para fecundar a un oocito. Para adquirir su capacidad fecundante, necesitan sufrir una serie de modificaciones y procesos a lo largo del recorrido durante el ascenso por el tracto genital femenino. Estos procesos son continuos e incluyen distintas instancias: la capacitación, la reacción acrosómica, el contacto del espermatozoide con la zona pelúcida y su penetración, el contacto con la membrana plasmática del oocito, la fusión de la membrana plasmática del espermatozoide con la membrana plasmática del oocito, la descondensación del núcleo del espermatozoide en el interior del citoplasma del oocito y la activación del oocito.* ***(a)*** *Capacitación: durante la capacitación en el tracto genital femenino, el espermatozoide, morfológicamente completo, se transforma en una célula espermática con capacidad de fecundar.* ***(b)*** *El espermatozoide pasa entonces entre las células de la granulosa que rodean al oocito, que están embebidas en una matriz acelular rica en ácido hialurónico.* ***(c)*** *Reacción acrosómica: el espermatozoide luego se une a la zona pelúcida, en un proceso mediado por la interacción de receptores de membrana del espermatozoide con proteínas específicas de la zona pelúcida. La unión desencadena la reacción acrosómica, un proceso de exocitosis en el que se liberan enzimas que disgregan la zona pelúcida. Además, en el espermatozoide se exponen los sitios de fusión con el oocito.* ***(d)*** *Lisado: el espermatozoide atraviesa la zona pelúcida por medio de fuerzas mecánicas provenientes de los vigorosos movimientos del flagelo y por la acción de las enzimas recién liberadas.* ***(e)*** *Fusión: las membranas del espermatozoide y el oocito, al entrar en contacto directo, finalmente se fusionan.* ***(f)*** *Activación: el núcleo del espermatozoide ingresa en el oocito y lo activa, de modo que se reactiva la división meiótica que entonces entra en su última etapa. Ocurren además cambios en el potencial de la membrana del oocito y se produce la exocitosis de los gránulos corticales que impiden la entrada de nuevos espermatozoides (con lo cual, no se produce poliespermia).* ***(g)*** *Con la finalización de la meiosis II, finalmente se libera el segundo cuerpo polar.* ***(h)*** *Se forman los pronúcleos masculino y femenino por descondensación del material genético, los cuales se fusionarán para dar origen al único y nuevo núcleo del huevo o cigoto.*

rededor de los 12, años pero hay grandes variaciones. La mayor producción de hormonas sexuales femeninas antes de la pubertad induce el desarrollo de las características sexuales secundarias, como el agrandamiento de las caderas y de los senos y la aparición del vello púbico (recuadro 41-4, *La ovulación en otros animales*).

Acontecimientos necesarios para la fecundación

Para que ocurra la fecundación, se debe producir el encuentro entre el oocito expulsado durante la ovulación y un espermatozoide proveniente del semen depositado en la vagina durante la eyaculación. Previo a la fecundación, el espermatozoide deberá atravesar la capa de células de la granulosa (corona radiata) que rodean al oocito y su zona pelúcida –la cubierta glucoproteica que rodea al oocito– y tomar contacto con su membrana plasmática. Los espermatozoides sólo adquieren la capacidad de fecundar al oocito después de permanecer algunas horas en el tracto genital femenino. Es allí donde experimentan la *capacitación*, un proceso en el que se agregan y eliminan ciertos componentes de la membrana plasmática que fueron adquiridos durante el contacto con el líquido del epidídimo y de la vesícula seminal. Una vez capacitado, un espermatozoide puede interactuar con el oocito y sus barreras externas gracias a la modificación de ciertas proteínas de superficie. Este evento precede a la reacción acrosómica, un proceso de exocitosis que se desencadena por la interacción de la membrana externa del espermatozoide con componentes de la zona pelúcida. Como consecuencia de la reacción acrosómica, se liberan enzimas que permiten que el espermatozoide penetre la zona pelúcida. Así se produce el contacto entre la membrana del espermatozoide y la membrana del oocito. Finalmente, ambas membranas se fusionan y el núcleo del espermatozoide penetra en el citoplasma del oocito. El espermatozoide entonces aportará su núcleo haploide (n) y uno de sus centríolos. En la figura 41-15 se resumen los acontecimientos que conducen a la fecundación (fig. 41-15).

Cómo evitar un embarazo: los métodos anticonceptivos

Existe una amplia variedad de métodos anticonceptivos para las parejas que desean evitar o diferir el embarazo (programación familiar), los cuales se describen en el cuadro 41-1.

Durante muchos años, los métodos anticonceptivos más ampliamente utilizados fueron los métodos de barrera (impiden que el espermatozoide entre en contacto con el oocito), como el diafragma y el condón o preservativo. En las décadas de 1960 y 1970, muchas parejas abandonaron estos métodos y se generalizó el uso de métodos hormonales (la mayoría inhiben la ovulación), como "la píldora", una combinación de estrógenos y progesterona sintéticos. Cuando se toma a diario, la píldora mantiene el nivel de estas hormonas en sangre lo suficientemente elevado como para inhibir la producción de las hormonas hipofisarias FSH y LH. Sin FSH, los folículos ováricos no maduran y, en ausencia de LH, no hay ovulación, de manera que el embarazo no es posible (véase fig. 41-14). Día a día, los laboratorios farmacológicos desarrollan combinaciones hormonales más seguras, con menos efectos adversos y de aplicación semanal o incluso mensual.

Historia de la biología
Anatomía y fisiología · 1960 y 1970

Sin embargo, en los últimos años, el diafragma y el preservativo se han vuelto a utilizar (ensayo 41-1, *Algunas enfermedades de transmisión sexual*). En combinación con geles espermicidas, estos dos métodos suministran una barrera contra los espermatozoides y, en particular el preservativo, contra muchos agentes infecciosos. No obstante, como se muestra en el cuadro 41-1, esta protección dista mucho de ser absoluta. Una adquisición relativamente reciente es el preservativo femenino, que presenta una nueva opción para el control de la natalidad y de la transmisión de enfermedades infecciosas, aunque su empleo es poco práctico por la complejidad del procedimiento de colocación.

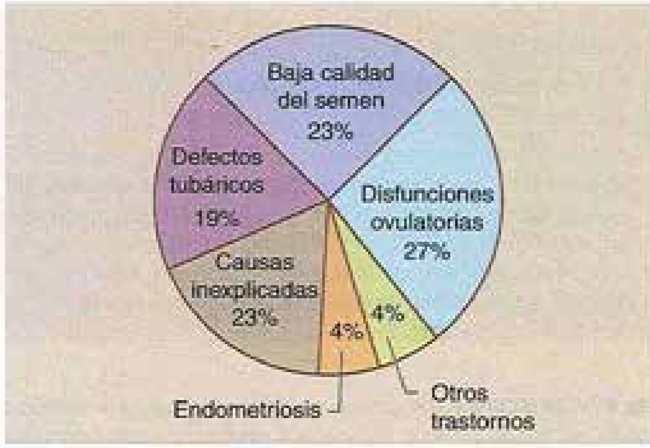


Fig. 41-16. PROPORCIONES ESTIMADAS DE LAS CAUSAS DE INFERTILIDAD. *Las patologías asociadas con la función hormonal en general se deben a disfunciones ovulatorias. Un ejemplo de ello es una insuficiencia en la fase lútea que se refleja en una producción inadecuada de progesterona. La deficiencia de esta hormona altera la implantación del embrión. Las patologías con bases anatómicas en general son defectos en las trompas: las alteraciones en la porción distal de las trompas dificultan la captación del oocito, así como la falta de permeabilidad de las trompas crea problemas en el transporte del oocito o, en su defecto, del embrión hacia el útero. Otras patologías anatómicas incluyen la endometriosis, o presencia de tejido endometrial fuera de la cavidad uterina, por ejemplo en los ovarios, y la presencia de quistes, tumores o malformaciones en la pared interna del útero que dificultan la implantación del embrión. En cuanto al oocito, son muchas las causas que pueden afectar su interacción con el espermatozoide. Entre ellas, una madurez incompleta, alteraciones degenerativas del citoplasma y escasez de sitios de unión con el espermatozoide son las más frecuentes. En el hombre, la infertilidad por lo general está asociada con la calidad espermática: baja concentración de espermatozoides en el semen, defectos en la morfología o una disminución en la movilidad o la vitalidad son los problemas más frecuentes.*

Cuando el embarazo no se produce naturalmente: subfertilidad

El 80% de las mujeres en edad de embarazarse, que mantienen relaciones sexuales regulares y no usan métodos anticonceptivos, se embarazan dentro del lapso de 1 año. Cuando los pasos necesarios para lograr la fecundación se desarrollan normalmente y el sistema reproductor del hombre y de la mujer están anatómica y funcionalmente íntegros, se produce una fecundación exitosa. En la especie humana, una pareja fértil tiene una probabilidad de concepción de alrededor del 30% por cada ciclo menstrual. Sin embargo, en muchas ocasiones, se presentan patologías, tanto en el hombre como en la mujer, que dificultan o impiden un embarazo natural.

La *subfertilidad* de una pareja se define como la incapacidad de concebir y dar a luz un hijo vivo a pesar de mantener un ritmo normal de relaciones sexuales sin métodos anticonceptivos durante un período de un año.

Una pareja puede ser subfértil debido a la disfunción de uno o ambos integrantes. Estas disfunciones son diferentes para la mujer y el hombre. En la mujer, la capacidad reproductiva está condicionada fundamentalmente por la edad. A nivel poblacional, se observa una clara disminución de la capacidad reproductiva a partir de los 35 años, que se acentúa aún más a partir de los 40. Tanto la calidad de los oocitos como la capacidad del útero para llevar un embarazo a término se ven afectadas, aunque la primera causa es la principal responsable de la disminución de la función reproductiva, ya que se ha demostrado que la tasa de anomalías cromosómicas aumenta de manera significativa con la edad. Además, entre los diversos factores que determinan la esterilidad en la mujer, algunos están relacionados con variables endocrinas y otros con variables anatómicas (fig. 41-16).

En el hombre, las causas de infertilidad están relacionadas con baja calidad del semen, lo cual se determina por la comparación de ciertos parámetros de morfología, movilidad, vitalidad y concentración de los espermatozoides con valores estándares. Existen casos de inmunidad, que se caracterizan por la presencia de anticuerpos contra los espermatozoides.

Anatomía y fisiología · 1978

Las técnicas de reproducción asistida

La alta frecuencia de parejas con dificultades para procrear ha impulsado en los últimos años la investigación en *técnicas de reproducción asistida*, un conjunto de procedimientos en los cuales un equipo multidisciplinario –formado por médicos, biólogos y asistentes– facilita el encuentro de los gametos femeninos y masculinos que por diversas disfunciones no puede producirse naturalmente. Los procedimientos involucran técnicas de baja y de alta complejidad. Junto con ellos, se recomienda que las parejas reciban asesoramiento y apoyo psicológico.

ENSAYO 41-1

Algunas enfermedades de transmisión sexual

Desde la perspectiva de un microorganismo patógeno, siempre en busca de una oportunidad para encontrar un nuevo hospedador, la vía de transmisión sexual es un camino muy eficiente. En la especie humana, debido a la falta de información y a los prejuicios existentes en torno de la sexualidad, es difícil que los afectados busquen rápidamente el remedio adecuado para combatirlas. Por lo tanto, no debe extrañar que los microorganismos parásitos responsables de las infecciones y enfermedades de transmisión sexual hayan tenido un enorme éxito en la historia de la humanidad.

En 1998, la Organización Mundial de la Salud (OMS) propuso denominar infecciones de transmisión sexual (ITS) a estas afecciones, ya que muchas de ellas son asintomáticas y pasan inadvertidas para el personal de la salud. Sin embargo, muchas de estas infecciones pueden devenir en enfermedades, como en el caso del SIDA, por lo cual también pueden denominarse enfermedades de transmisión sexual (ETS). Las infecciones y las enfermedades de transmisión sexual son muchas. Aquí haremos una descripción breve de las más importantes:

Linfogranuloma venéreo

Millones de personas, la mayoría mujeres, padecen cada año la enfermedad provocada por la bacteria *Chlamydia trachomatis*, lo cual ha transformado al linfogranuloma venéreo (LGV) en la enfermedad de transmisión sexual más común. Esta enfermedad venérea se caracteriza por la aparición de una úlcera transitoria en los genitales externos y por el engrosamiento de los ganglios linfáticos de la ingle (en el hombre) y pararrectales (en la mujer). Las adolescentes son las que en mayor riesgo se encuentran de adquirirla debido a que los tejidos juveniles del cérvix son más sensibles a la infección. Esta enfermedad no suele manifestarse con síntomas destacables. No obstante, si no se trata, puede afectar el útero y las trompas. Al menos una de cada cuatro mujeres en esta situación padece posteriormente esterilidad y embarazos ectópicos (p. ej., en las trompas). También puede causar infertilidad masculina.

Gonorrea

También conocida como *blenorragia*, es una afección contagiosa común causada por *Neisseria gonorrhoeae*. Transmitida principalmente por contacto sexual, esta bacteria produce una toxina que provoca irritación y dolor en las zonas afectadas, inflamación de la mucosa del tracto genital, secreción purulenta y micción frecuente y dolorosa. La afección puede causar esterilidad si alcanza el epidídimo en los hombres y los ovarios en las mujeres. En su etapa más avanzada puede provocar lesiones cardíacas y nerviosas.

Papilomavirus humano

Cada año se declaran unos 750.000 casos de verrugas genitales causadas por el papilomavirus humano (HPV) en personas de entre 20 y 24 años. Estas verrugas son sólo una de las manifestaciones más benignas de la afección. En combinación con otros factores, algunas cepas del virus parecen ser en parte responsables del cáncer de cuello de útero, de vagina y de pene. Por esta razón, es de vital importancia que las mujeres afectadas por esta enfermedad venérea se realicen con una frecuencia regular un frotis cervical (PAP o Papanicolaou) para detectar precozmente cambios en las células cervicales del útero. En general, esta afección se trata con criocirugía, pero se están ensayando nuevos tratamientos.

Virus del herpes simple 2 (HSV-2)

Hasta la aparición de la epidemia del SIDA, el herpes se consideraba una de las infecciones virales de transmisión sexual cuya incidencia se incrementaba más en jóvenes de 15 a 29 años. Un gran porcentaje de adultos tiene anticuerpos contra esta infección viral que indica la presencia de una infección por HSV-2. Además puede provocar ampollas y vesículas ulcerosas en los labios, las ventanas nasales, la conjuntiva, la córnea y la piel de los genitales tanto de hombres como de mujeres. El virus puede pasar de la madre al hijo durante el parto. En los bebés puede causar ceguera, sordera e incluso la muerte. Sin embargo, puesto que la mayoría de las personas no evidencian síntomas externos, sólo una pequeña proporción es consciente de la infección.

Sífilis

Existen sospechas de que personajes como Al Capone, Florence Nightingale y Napoleón Bonaparte padecieron sífilis. También se cree que la sordera que afectó a Beethoven pudo haber tenido ese origen. La bacteria que causa la sífilis, *Treponema pallidum*, ingresa en el organismo durante el contacto sexual, a través de las mucosas o por lesiones en la piel y puede ser transportada por vía linfática o sanguínea a todo el organismo. Esta enfermedad de transmisión sexual puede causar lesiones neurológicas graves si no se diagnostica y trata de manera conveniente y oportuna. En el sitio de infección inicial se forma una pequeña úlcera indolora, llamada chancro, que sana con rapidez; en esa etapa, la enfermedad es muy contagiosa. En una segunda fase de la enfermedad puede haber lesiones escamosas altamente infecciosas. Finalmente, la fase latente puede durar muchos años. La introducción de los antibióticos en 1940 condujo a que en 1956 se alcanzaran mínimos históricos de incidencia de la enfermedad. Sin embargo, a partir de 1986 se ha producido un incremento alarmante. En 1989 se diagnosticaron 100.000 nuevos casos y al presente ha llegado a los niveles más altos desde la Segunda Guerra Mundial, probablemente debido a desinformación y falta de control médico.

SIDA

El síndrome de inmunodeficiencia adquirida (SIDA) es causado por el virus de la inmunodeficiencia humana (HIV) (véase cap. 40, Inmunodeficiencias: la enfermedad del SIDA), cuya dispersión y alta incidencia en la población mundial lo ha convertido en una verdadera epidemia. La transmisión del virus está favorecida por la preexistencia de otras enfermedades venéreas, como las que producen ulceraciones abiertas, por pequeñas que sean, en los genitales. Entre los investigadores de la salud dedicados a detener el avance de esta enfermedad existe consenso en que es necesario que se produzcan cambios en las prácticas sexuales de la población de manera que se practique un sexo más seguro. Pero para eso, las personas primero deben comprender los mecanismos de contagio, conocer los riesgos involucrados y sentirse vulnerables o susceptibles de contraer las enfermedades de transmisión sexual. Esto obliga a romper los estereotipos de que estas enfermedades afectan sólo a personas de "dudosa reputación" o de que la enfermedad puede ser contraída "por otros grupos" pero no aquel al que uno pertenece.

No es probable que la medicina consiga producir formas de protección completa contra microorganismos que, evolutivamente, han

Ensayo 41-1 *(Cont.)*

Algunas enfermedades de transmisión sexual

conseguido utilizar la transmisión sexual como parte de su forma de vida y como su vía de dispersión. El recurso disponible para minimizar los riesgos es llevar a cabo una actividad sexual segura, con métodos de barrera que disminuyan el riesgo de transmisión de virus y otros microorganismos patógenos.

Principales agentes patógenos propagados por contacto sexual y sus principales consecuencias médicas

Agente	**Consecuencias**
Por virus	
Virus del herpes simple 2 (HSV-2, herpes simplex)	Herpes genital
Virus de la hepatitis B	Alteraciones en el funcionamiento hepático
Papilomavirus humano (HPV)	Condilomas (verrugas)
Molluscum contagiosum	Pápulas cutáneas genitales
Virus de la inmunodeficiencia humana (HIV)	SIDA
Por bacterias	
Gardnerella vaginalis	Infecciones vaginales
Especies de *Shigella*, de *Campylobacter* y de *Salmonella*	Infecciones vaginales
Streptococcus del grupo B	Infecciones vaginales
Mycoplasma hominis	Infecciones genitales en ambos sexos
Ureaplasma urealyticum	Infecciones genitales en ambos sexos
Calymmatobacterium granulomatis	Granulomas genitales (forma de dermatosis)
Neisseria gonorrhoeae	Gonorrea (blenorragia)
Chlamydia trachomatis	Linfogranuloma venéreo; infección del cuello o las trompas; inflamación del epidídimo
Treponema pallidum	Sífilis
Haemophilus ducreyi	Chancro blando
Otros	
Candida albicans (hongo)	Infecciones vaginales
Entamoeba histolytica (ameba)	Rectocolitis
Giardia lamblia (protozoo parásito)	Enteritis
Trichomonas vaginalis (protozoo parásito)	Infecciones vaginales

Entre los procedimientos de baja complejidad se encuentran:

- *Inseminación artificial o intrauterina* (IA): al acercarse el momento de la ovulación, una muestra de espermatozoides seleccionados previamente se descarga dentro del útero con un tipo de cánula desarrollada para tal fin. El éxito de este procedimiento depende de que las trompas de la mujer estén sanas y libres y que la cantidad de espermatozoides sea normal. Requiere la preparación previa del semen (capacitación y selección del mayor número posible de espermatozoides móviles y morfológicamente normales) y a veces incluso la estimulación hormonal previo a la ovulación. La inseminación artificial se realiza el día de la ovulación, la cual es monitoreada por ecografías.

Entre los procedimientos de alta complejidad se encuentran:

- *Transferencia de gametos a las trompas de Falopio* (o GIFT por *gamete intra-Fallopian transfer*): es la transferencia de los gametos masculinos y femeninos a las trompas de Falopio, donde la fecundación ocurre naturalmente. Esta técnica se aplica en casos de disfunciones ovulatorias y muestras de semen con parámetros normales o con anomalías leves. Requiere la existencia de trompas sanas y permeables.

Cuadro 41-1. *Métodos anticonceptivos más usuales*

Método*	Forma de actuar	Eficacia aproximada* (inhibición del embarazo/100 mujeres/año)	Actuación necesaria durante el coito	Necesidad de instrucciones antes de usarlo	Posibles efectos indeseables
Esterilización					
Vasectomía (corte de los vasos deferentes)	Previene la salida de espermatozoides durante la eyaculación	100-99,5	Ninguna	No, aunque obliga a una intervención quirúrgica	Generalmente, produce esterilidad irreversible
Ligadura tubaria (de las trompas)	Previene el encuentro entre gametos	100-99,5	Ninguna	No, aunque obliga a una intervención quirúrgica	Generalmente, produce esterilidad irreversible
Métodos hormonales **La "píldora" combinada (estrógenos y progesterona)**	Inhibe la secreción de FSH y LH, que evita la maduración del folículo y, por ende, la ovulación	100-97	Ninguna	Sí, debe tomarse según prescripción y control médico	En el 3% a 4% produce efectos a corto plazo: retención de líquidos, mamas más sensibles, náuseas. A largo plazo: mayor riesgo de enfermedades cardíacas
"Minipíldora" (sólo contiene progestágeno, hormona similar a la progesterona)	Provoca cambios en el útero y en el cuello del útero que evitan la implantación	99-95	Ninguna	Sí, debe tomarse según prescripción médica	En algunos casos: sangrado irregular, embarazos ectópicos (fuera del útero, p. ej., en las trompas)
"Píldora del día después o de emergencia" (dosis de estrógenos y progesterona varias veces más altas que en la píldora)	Detiene el embarazo, probablemente evitando la implantación	100-80	Ninguna	Sí; en algunos países sólo se prescribe en situaciones de emergencia, como una violación	Hinchazón de las mamas por retención de líquidos, dolor abdominal, náuseas
Inyección mensual (progesterona y estrógenos) Inyección trimestral (progesterona sola)	Inhiben la ovulación. Aumenta el espesor del moco cervical, lo cual hace más difícil el paso de los espermatozoides hacia el interior del útero	98	Ninguna	Sí, debe utilizarse según prescripción y control médico	Irregularidades menstruales, aumento de peso, dolor de cabeza prolongado
Métodos de barrera **Diafragma (dispositivo de caucho) con crema espermicida**	Obstruye el cuello del útero y evita que los espermatozoides alcancen el óvulo. La crema mata a los espermatozoides que logran pasar la barrera	97-75	Sí, colocación en el fondo de la vagina antes del coito	Sí, debe colocarse correctamente cada vez y al menos 30 minutos antes del acto sexual; se debe extraer al menos 6 horas después. Su correcta colocación requiere práctica	Normalmente no tiene, puede causar irritaciones
Preservativo o condón masculino (funda delgada de látex)	Evita que el esperma se ponga en contacto directo con el tracto genital femenino y así previene la fecundación	97-88	Sí, debe colocarse en el pene una vez alcanzada la erección	Normalmente no	Cierta pérdida de sensibilidad en el hombre y reacciones alérgicas en algunos casos en ambos

Cuadro 41-1. *(Cont)*

Método*	Forma de actuar	Eficacia aproximada* (inhibición del embarazo/100 mujeres /año)	Actuación necesaria durante el coito	Necesidad de instrucciones antes de usarlo	Posibles efectos indeseables
Preservativo o condón femenino (vaina de poliuretano con dos anillos en sus extremos que se ajustan a las paredes de la vagina)	Evita el contacto directo del esperma con el tracto genital femenino. Previene la fecundación	95-79	Sí, colocación antes del coito	Sí, debe colocarse correctamente cada vez. Requiere práctica	Normalmente no tiene. Es menos alergénico que el preservativo masculino
Capuchón cervical con crema espermicida	Previene que el esperma entre en el útero; la crema mata a los espermatozoides	91-80	Sí, colocación antes del coito	Sí, debe usarse correctamente cada vez; es más difícil de colocar que el diafragma. Requiere práctica	Generalmente ninguno, puede causar irritación
Esponja anticonceptiva (contiene crema espermicida)	Previene que el esperma entre en el útero; mata a los espermatozoides	91-80	Sí, colocación antes del coito	Sí, debe colocarse correctamente cada vez; después se deja al menos 6 horas	Generalmente ninguno, puede causar irritación
Dispositivos intrauterinos (DIU) (medicado con hilos de cobre o con progesterona de liberación lenta)	Previene la fecundación o evita la implantación, dado que genera un medio hosil para los espermatozoides. Podría evitar la fecundación	99,5-94	Ninguna, puede dejarse colocado hasta 4 años	No, pero debe ser colocado por el médico, quien hará revisiones periódicas	Puede producir molestias menstruales; corrimiento o pérdida del dispositivo, infecciones pelvianas, perforación uterina, embarazos ectópicos. Recomendado para mujeres que ya han tenido hijos
Espermicidas **Espuma, crema espermicida**	Espermicida, barrera química para el esperma	84-75	Sí, requiere su aplicación antes del coito	Sí, debe usarse dentro de los 30 minutos previos al coito; después se deja al menos 6 horas antes de hacer un lavado vaginal	Generalmente ninguno; puede causar irritación. En caso de producirse el embarazo, algunas formulaciones pueden causar defectos congénitos
Métodos naturales **Ritmo**	Abstinencia sexual durante los días de probable ovulación	85-65	Ninguna	Sí, se debe saber cuándo abstenerse sobre la base de las temperaturas diarias y/o los cambios cíclicos del flujo (método denominado Billings)	Requiere que la mujer sea muy regular en sus períodos menstruales y la práctica de la abstención durante gran parte del ciclo
Ducha	El lavado vaginal permite expulsar los espermatozoides que aún se encuentren en la vagina	20	Sí, inmediatamente después del coito	Normalmente, no	Puede ayudar a empujar el esperma hacia el cuello del útero y producir un efecto inverso al que se busca
Coito interrumpido o retiro *(coitus interruptus)*	Retirar el pene de la vagina antes de la eyaculación	90-60	Sí, el retiro del pene	No	Frustración en algunas personas. La falta de efectividad se debe a que previo al eyaculado principal, existe un lubricativo que también contiene espermatozoides

* La mayor parte de los métodos anticonceptivos mencionados se aplican en mujeres.

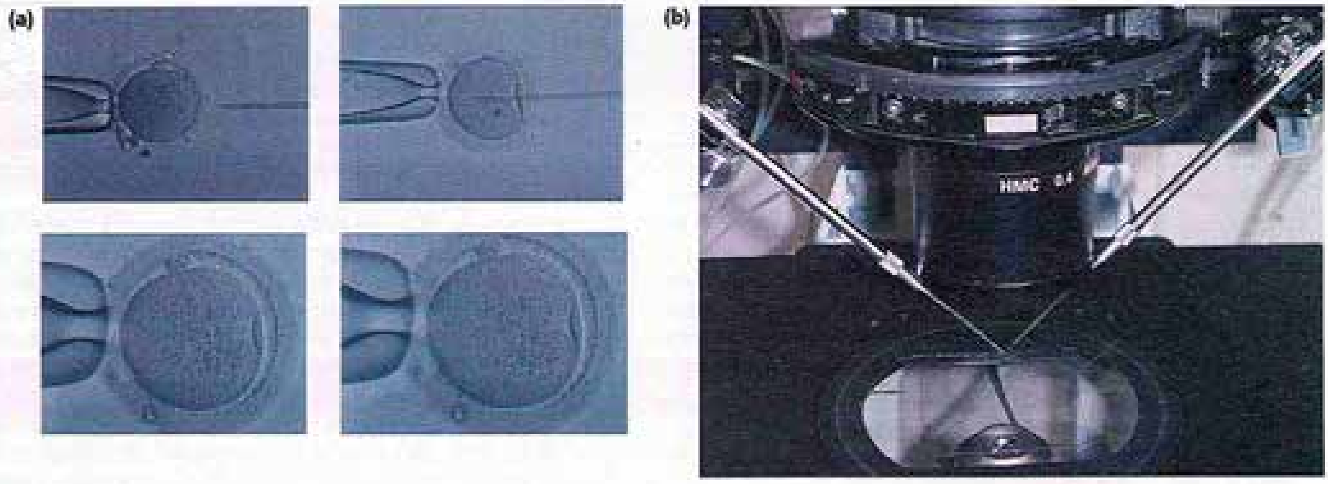


Fig. 41-17. EL MÉTODO DE ICSI. ***(a)*** *Inyección con un micromanipulador de un espermatozoide –seleccionado previamente por su morfología, motilidad, integridad de membrana y vitalidad– dentro del citoplasma de un oocito sin granulosa.* ***(b)*** *Micromanipulador que consta de un control fino de movimientos, de inyectores –uno para sujetar al oocito y otro para hacer subir o bajar al espermatozoide dentro de la aguja de inyección– y las varillas metálicas o soportes para las agujas de sujeción del oocito y de inyección del espermatozoide.*



Fig. 41-18. CONGELAMIENTO DE EMBRIONES. *Los embriones no transferidos luego de un procedimiento de fecundación asistida se congelan en nitrógeno líquido, en el que se mantienen a –196 °C dentro de delgados tubos metálicos (pajuelas) cuidadosamente identificados. Así, estos embriones se podrán descongelar para futuras transferencias.*

- *Fecundación in vitro* (o FIV): es el procedimiento de reproducción asistida que se practica con mayor frecuencia en todo el mundo. Luego de la estimulación hormonal femenina, los oocitos captados por punción y aspiración folicular se dejan en el laboratorio en contacto con los espermatozoides para que la fecundación ocurra y se puedan obtener embriones. Éstos se siguen desarrollando *in vitro* y a las 48 o 72 horas se transfieren al útero de la mujer a través de la vagina. Esta técnica se aplica en el casos de trompas obstruidas, endometriosis, disfunciones ovulatorias y cuando las muestras de semen presentan anomalías moderadas.
- *Inyección de un espermatozoide en el citoplasma del oocito* (o ICSI por *intra cytoplasmic sperm injection*): es una técnica de FIV modificada. Se realiza por medio de potentes microscopios y un sofisticado equipo de micromanipulación y consiste en la inyección de un espermatozoide dentro de un oocito (fig. 41-17). Se lleva a cabo cuando el número de espermatozoides es muy bajo o casi nulo y/o su movilidad está muy disminuida. A diferencia de las otras técnicas mencionadas, el oocito debe ser liberado de las células de la granulosa previo a la microinyección del espermatozoide.

En los procedimientos de fecundación asistida se emplean tratamientos que dan lugar a un número elevado de oocitos. Si todos esos oocitos se fecundan, se obtiene una cantidad excesiva de embriones que, en general, no se transfieren al mismo tiempo para evitar el riesgo de un embarazo múltiple. Estos embriones no transferidos, se congelan de manera especial y se pueden transferir posteriormente (fig. 41-18).

Ensayo 41-2

Clonación

La obtención de la oveja Dolly a partir de un embrión producto de la fusión entre una célula de glándula mamaria y un oocito enucleado (véase cap. 11, fig. 11-17) tuvo un impacto enorme en la opinión pública. El debate que generó se centró casi exclusivamente en las consecuencias éticas de la posible aplicación de esta técnica a la duplicación de seres humanos, a pesar de que muchos científicos sostienen que la posibilidad de utilizar la clonación para la reproducción humana es remota. Quienes defienden el uso de esta técnica sostienen que aporta conocimientos fundamentales sobre los mecanismos que controlan la proliferación y la diferenciación celular y que posiblemente aporte aplicaciones importantes en medicina.

La clonación utiliza la técnica de trasplante nuclear, que consiste en la fusión de una célula somática del organismo donante del núcleo con un oocito del cual se ha eliminado el material cromosómico mediante micromanipulación. Así se obtiene un "embrión reconstituido" en el cual el núcleo de la célula donante aporta la totalidad de la información genética (con excepción de la contenida en el DNA mitocondrial). El individuo resultante es genéticamente idéntico a aquel que aportó la célula original.

La producción de clones de distintas especies animales mediante este procedimiento ha sacudido una de las nociones más arraigadas de la biología del desarrollo: la de la pérdida irreversible de la totipotencialidad en las células diferenciadas. Por muchos años se consideró que una vez que una célula embrionaria animal se diferenciaba para convertirse en alguno de los tipos celulares característicos del individuo adulto, su núcleo generalmente perdía la capacidad de generar un individuo completo. Esto marcaba una diferencia fundamental con ciertos organismos como las plantas, las cuales pueden generar un organismo completo a partir de un fragmento, por ejemplo, una hoja.

La posibilidad de reprogramar el genoma de una célula diferenciada a través del trasplante nuclear demostró que la diferenciación celular es el producto de la asociación reversible de factores de transcripción, proteínas que interactúan con el DNA y regulan la expresión de los distintos genes (véase cap. 10, La transcripción en procariontes y eucariontes). Después del trasplante nuclear, los factores originalmente presentes en la célula diferenciada son desplazados por los presentes en el oocito y estos últimos determinan la transcripción de los genes responsables del desarrollo embrionario.

La clonación animal se ha aplicado a la reproducción de animales de alto valor comercial, como vacas y toros campeones. Mediante la clonación se reproducen con gran eficiencia animales modificados genéticamente; la introducción de un gen adicional a las células donantes antes de efectuar el trasplante nuclear asegura que el embrión, y por consiguiente el animal resultante, llevará este gen en todas sus células.

Un ejemplo de la aplicación de esta técnica en Latinoamérica es el de la clonación de la vaca Pampa Mansa (véase cap. 11, fig. 11-18). Esta vaca tuvo una construcción genética que contenía el gen de la hormona del crecimiento humana bajo control de un elemento que dirigía su expresión en la glándula mamaria. Las cantidades de hormona producidas en la leche de esta vaca son tan altas que bastarían unos 15 animales como éste para abastecer la demanda mundial de la hormona.

La técnica de trasplante nuclear también permitiría obtener células embrionarias para el tratamiento de enfermedades humanas como la diabetes, el infarto de miocardio o la enfermedad de Parkinson. En esta técnica, denominada "clonación terapéutica", se tomarían células del paciente, las cuales serían fusionadas con un oocito de una donante y así se obtendrían células embrionarias totalmente compatibles con el paciente y que, por lo tanto, no producirían rechazo inmunológico. Experimentos realizados en animales indican que estas células obtenidas de clones pueden originar prácticamente todos los tejidos, lo cual podría llevar en un futuro a restaurar la función de ciertos órganos afectados.

Quienes defienden la clonación terapéutica señalan que esta técnica constituiría una alternativa éticamente más aceptable para la obtención de células embrionarias (en inglés *stem cells*) que el uso de embriones humanos producto de la fecundación *in vitro*.

La investigación en clonación terapéutica en células humanas, no obstante, está sujeta a importantes restricciones éticas y sólo es permitida en algunos países. Muchos sectores de la sociedad han expresado la preocupación de que la autorización para la clonación terapéutica pueda abrir las puertas a la clonación reproductiva. Sin embargo, los científicos embarcados en este tipo de investigación sostienen que hasta el momento no se ha demostrado que un embrión humano producto del trasplante nuclear sea capaz de desarrollarse hasta producir un nuevo individuo. Esta afirmación, sin embargo, plantea un nuevo interrogante: ¿qué pasaría si se sortearan esos obstáculos? Uno de los temores que surgen es el de la posibilidad de crear un "ejército homogéneo de clones" con ciertas características seleccionadas según distintas finalidades (la producción, la guerra), que pueda someterse a la voluntad de otros seres humanos. Esta idea no concuerda con las nociones establecidas por la biología del desarrollo. Aun cuando se resolvieran los enormes impedimentos técnicos que trae aparejados la técnica de clonación y se lograran evitar las eventuales patologías que hasta ahora se han observado en los clones, estos hipotéticos clones humanos exhibirían todas las diferencias que surgen entre cigotos genéticamente idénticos durante el desarrollo embrionario por azar (llamadas "ruidos" del desarrollo), así como aquellas particularidades que se establecen durante la vida de cada individuo por interacción con el medio ambiente, la cultura, la historia personal. Por otra parte, estos individuos clonados, probablemente tendrían muy diversas características, buenas y malas, del mismo modo que las personas "comunes". Por lo tanto, no es posible pensar en multiplicar personas "a la medida" de un único fin. Sin embargo, no se deben subestimar los temores y las críticas. Es importante reflexionar profundamente acerca de las posibles consecuencias del uso de la clonación y garantizar que los ciudadanos participen en la construcción de un marco legal apropiado que regule las modalidades y los alcances de las prácticas vinculadas con la aplicación de estas técnicas.

La probabilidad de éxito de cada tratamiento de reproducción asistida es muy variable y depende de muchos factores: la edad de la mujer, las patologías presentes en ambos miembros de la pareja, las condiciones psicológicas en las que se realiza el tratamiento, la respuesta ovárica a las hormonas y el número de embriones que se transfieren en el caso de FIV, entre muchos otros factores. Las técnicas de repro-

ducción asistida permanentemente trasponen nuevas fronteras, algunas de las cuales parecían inalcanzables sólo unos pocos años atrás. Sin embargo, a pesar del éxito relativo obtenido en distintas etapas del proceso, desde la unión de los gametos hasta la implantación y el desarrollo del embrión, las dificultades para llevar adelante un embarazo en parejas subfértiles son muchas. Resolverlas se ha convertido en uno de los grandes desafíos de la biología de la reproducción.

Ya sea en el laboratorio, en el medio acuático o dentro del cuerpo de la madre, cuando un espermatozoide fecunda con éxito a un gameto femenino, comienza un proceso maravilloso de transformación por el cual una simple célula huevo se convierte en un organismo completo, complejo y altamente diferenciado. En el próximo capítulo analizaremos el extraordinario proceso del desarrollo embrionario (ensayo 41-2, *Clonación*).

En síntesis

Tipos de reproducción

1. La reproducción permite la formación de nuevos individuos semejantes a sus progenitores y asegura la continuidad de las especies. Por medio de la reproducción, las características heredables de los progenitores pasan de una generación a la siguiente.
2. La fecundación es la unión de un gameto masculino y otro femenino. Muchos invertebrados y la mayoría de los peces y anfibios poseen fecundación externa. Gran parte de los reptiles, las aves y los mamíferos, en cambio, presentan fecundación interna.
3. La mayoría de las aves y los reptiles son ovíparos y el desarrollo de sus embriones es externo. Ciertos mamíferos, como los ornitorrincos y los equidnas, tienen fecundación interna, pero el desarrollo del embrión es externo. Algunos peces, anfibios y reptiles son ovovivíparos: la fecundación y el desarrollo del embrión son internos, pero el cuerpo de la hembra sólo brinda protección. Los marsupiales y los placentarios son vivíparos: la fecundación y el desarrollo son internos y el cuerpo de la hembra proporciona nutrición y protección durante la gestación.

El sistema reproductor masculino de los mamíferos

4. En los mamíferos, el sistema reproductor de los machos incluye los órganos sexuales primarios (testículos) y las estructuras sexuales secundarias (conductos genitales y excretores, glándulas anexas y pene). Los testículos producen hormonas sexuales y espermatozoides. El escroto es un saco externo que mantiene los testículos a una temperatura más baja que la del cuerpo, condición necesaria para el desarrollo normal de los espermatozoides.
5. Cada testículo está subdividido en compartimientos que albergan a los túbulos seminíferos. Estos túbulos contienen las células germinales, que producen espermatozoides, y las células de Sertoli, que aportan sostén y nutrición. Entre los tubos se encuentran las células de Leydig, que producen testosterona.
6. La espermatogénesis es el proceso que lleva a la formación de espermatozoides a partir de la división meiótica de células inmaduras (espermatogonias). Las espermatogonias se diferencian en los espermatocitos primarios que, luego de la primera división meiótica, originan los espermatocitos secundarios. Después de la segunda división meiótica, los espermatocitos secundarios dan origen a las espermátides, que se diferencian y originan los espermatozoides. En los espermatozoides se pueden distinguir una cabeza, con acrosoma y núcleo compacto, un cuello y una cola.
7. Las vesículas seminales, la próstata y las glándulas bulbouretrales son las principales glándulas anexas del sistema reproductor masculino. Las vesículas seminales secretan un líquido rico en fructosa y prostaglandinas. La fructosa nutre a los espermatozoides, las prostaglandinas estimulan las contracciones del útero y de los oviductos (estos movimientos impulsan a los espermatozoides hacia el oocito). La próstata secreta un líquido lechoso y ligeramente ácido. Las glándulas bulbouretrales descargan un líquido lubricante que favorece el movimiento de los espermatozoides. El semen es el conjunto de estos líquidos y los espermatozoides.
8. Desde cada testículo, los espermatozoides se dirigen a un tubo llamado epidídimo. De allí pasan al conducto deferente, donde son almacenados. Cada conducto deferente se interna en la cavidad abdominal, atraviesa la próstata y se fusiona con la uretra, que se extiende a lo largo del pene.
9. El pene permite depositar los espermatozoides dentro del tracto reproductor de la hembra. Su erección, generada por diversos estímulos, es el resultado de la acumulación de sangre en las tres masas de tejido eréctil que lo forman. La estimulación continua endurece y aumenta el tamaño del pene y el bulbo subyacente.
10. Los receptores del pene y el escroto envían impulsos nerviosos a las neuronas motoras que inervan diferentes músculos del sistema reproductor. Las contracciones musculares impulsan a los espermatozoides hacia la uretra y a través de ella. Las contracciones en los músculos que rodean al bulbo subyacente impulsan a los espermatozoides y al líquido acompañante al exterior de la uretra (eyaculación) y producen algunas de las sensaciones de placer asociadas con el orgasmo.
11. Los testículos son la principal fuente de hormonas masculinas (andrógenos). La producción de estas hormonas es muy baja hasta los 10 años. A partir de esa edad, la concentración aumenta e induce la producción de espermatozoides y el aumento de tamaño del pene, los testículos, la próstata y otros órganos accesorios. La testosterona es fundamental para la formación de los espermatozoides y la aparición de los caracteres sexuales secundarios. En el hombre, estos caracteres incluyen el crecimiento de la laringe y el tamaño del esqueleto, la distribución característica del vello, la estimulación de la biosíntesis de proteínas y el crecimiento del tejido muscular.

En síntesis *(Cont.)*

12. La producción de testosterona está regulada por un sistema de retroalimentación negativa que involucra a la hormona luteinizante. El desarrollo de los espermatozoides está bajo la influencia de la hormona foliculoestimulante.

El sistema reproductor femenino de los mamíferos

13. En los mamíferos, el sistema reproductor femenino está formado por dos ovarios, órganos productores de gametos ubicados en la cavidad abdominal, suspendidos por ligamentos ováricos. En su capa externa se encuentran los oocitos.

14. Otras estructuras femeninas importantes son las trompas de Falopio, el útero, la vagina y la vulva. El útero es un órgano hueco, muscular, con forma de pera, de tamaño ligeramente inferior a un puño. Su lado interno está tapizado por dos capas de tejido (endometrio). La menstruación es la expulsión mensual de la capa externa de este tejido. El cérvix o cuello es el esfínter que cierra el útero. En el momento del parto, se dilata y permite la salida del feto. La vagina, un tubo muscular que comunica el cuello del útero con el exterior del cuerpo, actúa como órgano receptor del pene y como canal de parto. El clítoris y los labios forman la vulva y son los órganos genitales externos femeninos. El clítoris es un órgano homólogo al pene del varón, compuesto principalmente por tejido eréctil.

15. En las hembras humanas, los oocitos primarios comienzan a formarse alrededor del tercer mes de desarrollo fetal y permanecen en profase I hasta la pubertad. Se desarrollan junto con células foliculares que suministran nutrientes y secretan hormonas que mantienen el crecimiento del folículo. La primera división meiótica se completa en el momento de la ovulación y da por resultado un ovocito secundario y un cuerpo polar. La segunda división meiótica se completa luego de la fecundación y produce el óvulo (oocito fecundado) y un segundo cuerpo polar.

16. Cuando el oocito se libera del folículo ovárico, es captado por la trompa de Falopio y desciende por ella, impulsado por ondas peristálticas. La fecundación del oocito ocurre en la ampolla del oviducto, dentro de las 24 horas posteriores a su liberación del ovario. El embrión se desplaza hasta el útero y se implanta en el endometrio. Si el oocito no es fecundado, muere y es expulsado en la siguiente menstruación, junto con la capa externa del endometrio.

17. Cuando son estimulados adecuadamente, el clítoris y la vulva se congestionan y se distienden con sangre. La vagina se lubrica y neutraliza su ambiente ácido. El orgasmo femenino está marcado por contracciones musculares rítmicas, seguidas por la expulsión hacia las venas de la sangre atrapada en los tejidos del clítoris. El cuello del útero desciende levemente hacia la vagina, donde se acumula el semen depositado durante la eyaculación. También ocurren contracciones en las trompas, que impulsan a los espermatozoides hacia el oocito.

18. En casi todas las hembras de los vertebrados, la producción de oocitos es cíclica, está regulada por hormonas e involucra cambios en las células foliculares y en el tapiz uterino. Este patrón de cambios recurrentes es el ciclo menstrual. La producción de hormonas y su control están a cargo del hipotálamo. Los estrógenos, la progesterona, la FSH, la LH y la hormona liberadora de gonadotrofina del hipotálamo participan en el sistema de retroalimentación que regula el ciclo menstrual.

19. Durante la menstruación, los niveles hormonales son bajos. Al cabo de unos días, un oocito y su folículo comienzan a madurar bajo la influencia de la FSH y la LH. A medida que el folículo aumenta de tamaño, secreta cantidades crecientes de estrógenos que estimulan la proliferación del endometrio. El aumento de los niveles de estrógenos durante la mitad del ciclo aumenta la liberación de LH en la hipófisis. La LH estimula al folículo y provoca la liberación del oocito. Las células del folículo vacío forman el cuerpo lúteo y comienzan a sintetizar progesterona y estrógenos. Si no ocurre un embarazo, el cuerpo lúteo se reabsorbe, la producción de las hormonas ováricas decae y ocurre la menstruación.

20. En la mujer, el ciclo menstrual dura unos 28 días y la ovulación ocurre alrededor del día 14. La primera menstruación (menarca) se produce, de manera aproximada, a los 12 años. Las hormonas sexuales femeninas inducen el desarrollo de las características sexuales secundarias.

Acontecimientos necesarios para la fecundación

21. Para que ocurra la fecundación, se deben encontrar un oocito y un espermatozoide. En el tracto genital femenino, los espermatozoides completan un proceso de capacitación que comienza antes de la eyaculación. El espermatozoide atraviesa la capa de células que rodea al oocito (corona radiata) y la zona pelúcida, entonces entra en contacto con la membrana celular y ocurre un reconocimiento en el que intervienen proteínas de membrana de ambas células. Finalmente, las membranas se fusionan y el núcleo del espermatozoide entra en el oocito.

Cómo evitar un embarazo: los métodos anticonceptivos

22. Durante muchos años, los métodos anticonceptivos más comunes fueron los métodos de barrera (diafragma, preservativo). Durante la década de 1960 se generalizó el uso de métodos hormonales como "la píldora", que inhibe la producción de las hormonas FSH y LH. En los últimos años ha resurgido el uso del diafragma y del preservativo, combinados con geles espermicidas. El preservativo brinda protección contra muchas enfermedades infecciosas de transmisión sexual. También se ha desarrollado un preservativo femenino, que no ha tenido mucha difusión por su compleja forma de colocación.

Cuando el embarazo no se produce naturalmente: subfertilidad

23. La subfertilidad de una pareja es la incapacidad de concebir y dar a luz un hijo vivo a pesar de mantener un ritmo normal de relaciones sexuales durante un año y sin usar métodos anticonceptivos. La capacidad reproductiva de las mujeres está condicionada por la edad, que afecta la calidad de los oocitos y la capaci-

En síntesis *(Cont.)*

dad del útero para llevar un embarazo al término. En el hombre, la principal causa de infertilidad es la baja calidad del semen.

24. Las técnicas de reproducción asistida son el conjunto de procedimientos destinados a facilitar el encuentro de los gametos femeninos y masculinos. El principal procedimiento de baja complejidad es la inseminación artificial o intrauterina. Entre los procedimientos de alta complejidad se encuentran la transferencia de gametos a las trompas de Falopio, la fecundación *in vitro* y la inyección de un espermatozoide en el citoplasma del oocito.

Cuestionario

1. **a.** ¿Durante qué días del ciclo menstrual es más probable que una mujer quede embarazada?
   b. El control de la natalidad a través del método del calendario es mucho menos efectivo que otros métodos. ¿Por qué?
2. **a.** ¿Qué tipos de reproducción son la fertilización *in vitro* y la clonación? Aclare el criterio utilizado para responder la pregunta.
   b. ¿Qué diferencia existe entre plantar un gajo extraído de un rosal para obtener una nueva planta y el proceso de clonación mencionado en este capítulo?
3. La pintura "*La mujer barbuda*" (José de Ribera, siglo XVI) fue inspirada por un caso real. Al tener su cuarto hijo, la mujer que aparece en la obra sufrió un cambio metabólico que le produjo la aparición de vello en el rostro. ¿Cómo se puede explicar lo ocurrido?
4. Cuando una mujer está por experimentar el orgasmo, las paredes de la vagina se humedecen, el clítoris se llena de sangre, aumenta de tamaño y se retrae dentro de su capucha, la vagina se contrae, los labios menores se oscurecen. Entonces el útero, la vagina y los músculos de la pelvis sufren una serie de contracciones rítmicas que producen una profunda sensación de placer. Alrededor del 13% de las mujeres experimentan orgasmos múltiples: varios orgasmos consecutivos después del primero. Dado que el orgasmo se puede alcanzar en un contexto no relacionado con la reproducción, ¿representará alguna ventaja evolutiva?
5. ¿Cuál(es) sería(n) el (los) método(s) de anticoncepción adecuado(s) en cada uno de los siguientes casos?:
   a. Una pareja que mantiene relaciones sexuales infrecuentes (una vez por mes).
   b. Una pareja que mantiene relaciones sexuales frecuentes (tres veces por semana) y desea tener hijos en el futuro.
   c. Una pareja que mantiene relaciones sexuales frecuentes, pero no desea tener hijos en el futuro.

Capítulo 42



El desarrollo embrionario

Y no olvidemos al goofus bird, que construye su nido al revés y vuela para atrás, porque no le importa a dónde va, sino de dónde ha venido.

JORGE LUIS BORGES

Durante su desarrollo, un oocito fecundado se transforma en un organismo completo que alcanza a tener, según la especie, desde centenares hasta miles de millones de células. Ese organismo se asemeja estrechamente a sus padres, de la misma manera que sus padres se asemejaron a sus propios progenitores, en una larga progresión hacia el pasado. En la transición del siglo XIX al XX, a las preguntas acerca de la herencia se sumaron preguntas tal vez aún más intrigantes. ¿De qué manera las estructuras complejas del embrión, y posteriormente del animal adulto, se desarrollan a partir de esta célula única y en apariencia simple? El proceso implica una etapa de multiplicación de las células (segmentación), de morfogénesis u organización de tejidos y órganos (gastrulación y organogénesis) y modelado de la forma corporal y un notable aumento de tamaño (crecimiento). El curso del desarrollo de muchas especies se ha observado de cerca y documentado minuciosamente, lo cual ha iluminado la secuencia de los fenómenos que se suceden. Sin embargo, sólo en años recientes hemos podido disponer de nuevas técnicas que permitieron comenzar a descifrar los acontecimientos celulares y moleculares subyacentes que desencadenan y controlan los procesos observados.

En este capítulo consideraremos las etapas del desarrollo embrionario en tres organismos que constituyen modelos ampliamente estudiados: un equinodermo –el erizo de mar–, y dos cordados –la rana dentro del grupo de los anfibios y el pollo dentro del grupo de las aves–, cada uno de los cuales ha hecho contribuciones centrales al conocimiento científico. Una vez establecidos los principios generales y las vías globales del desarrollo, retomaremos el proceso para centrarnos en el oocito humano fecundado (fig. 42-1), estadio con el que finalizamos en el capítulo anterior, y continuaremos describiendo el proceso de su descenso por el oviducto hacia el útero; consideraremos también la maravillosa serie de acontecimientos que preceden y conducen al nacimiento de un nuevo ser humano.

Se forma el cigoto: la fecundación

Como vimos en el capítulo 41, la formación del cigoto o huevo es el punto de partida de una serie de procesos que darán origen a un organismo pluricelular. El espermatozoide y el oocito hacen contribuciones muy desiguales al cigoto. Además del núcleo haploide (n), el oocito aporta la mayor parte del citoplasma rico en nutrientes, ribosomas, mRNA y mitocondrias.

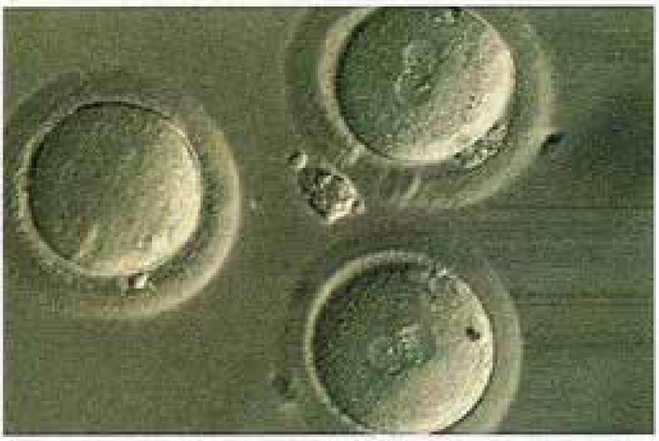


Fig. 42-1. OOCITOS HUMANOS FECUNDADOS. *Esta imagen muestra el aspecto general de los oocitos fecundados, bajo el microscopio óptico.*

Como vimos en el capítulo 41, luego de la reacción acrosómica, se produce el contacto entre la membrana del espermatozoide y la membrana del oocito. Finalmente, ambas membranas se fusionan y el núcleo del espermatozoide penetra en el citoplasma del oocito. El espermatozoide aportará entonces su núcleo haploide (n) y uno de sus centríolos que formará el centrosoma del cigoto y que guiará las divisiones mitóticas posteriores. Toda esta reorganización citoplasmática dentro del oocito establecerá la simetría y los ejes corporales del embrión.

En el citoplasma del oocito, los nutrientes y los factores citoplasmáticos están distribuidos en forma desigual y, por lo tanto, no se reparten en forma equitativa en las sucesivas divisiones celulares. Esto sienta las bases para la determinación, la diferenciación y la morfogénesis posteriores.

Se forma la blástula: la segmentación

En algunos anfibios, las zonas ricas en nutrientes se concentran, por gravedad, en la parte inferior del oocito no fecundado. Este hemisferio rico en vitelo se denomina *hemisferio vegetal* y el hemisferio opuesto, pobre en vitelo, constituye el llamado *hemisferio animal* (recuadro 42-1, *La partenogénesis*).

El embrión se transforma en un organismo multicelular mediante un proceso denominado segmentación que implica una serie de divisiones mitóticas en las que el citoplasma del huevo se divide en numerosas células más pequeñas. En una etapa temprana, si el embrión es macizo, sin cavidad interna, se llama **mórula** por su aspecto similar al de una mora. A medida que las células continúan dividiéndose, se forma una cavidad llena de líquido en el centro del embrión, el **blastocele**. La existencia de esta cavidad será fundamental para la futura organización del embrión. Cuando el blastocele está completamente formado, el embrión –ahora una esfera llena de líquido de una sola capa de células– se llama **blástula** y sus células son las **blastómeras**. En la mayoría de las especies, el volumen total del embrión no aumenta durante este período.

El patrón o tipo de segmentación varía según el organismo y esto depende de la cantidad y la distribución de nutrientes –vitelo– en el citoplasma. En general, en el hemisferio animal, de escaso vitelo, las divisiones celulares ocurren con más rapidez que en el hemisferio vegetal.

En los embriones con poco vitelo –como el del erizo de mar o los anfioxos (véase cap. 29, fig. 29-8)–, la segmentación es uniforme; abarca el embrión entero y forma células de tamaño similar que dan por resultado una blástula hueca con una única capa de células (fig. 42-2). En embriones con mayor cantidad de vitelo, como los de los anfibios, el huevo se divide en forma desigual y las células de mayor tamaño se encuentran en el hemisferio vegetal. El blastocele de los anfibios es pequeño y habitualmente excéntrico, lo cual da lugar a una blástula desigual (fig. 42-3).

El huevo de las aves, así como el de peces y reptiles, contiene una gran cantidad de vitelo lo que le permite al embrión pasar por un período de desarrollo relativamente largo antes de emerger. Esta gran cantidad de vitelo impide la segmentación del huevo. Sólo una delgada capa de citoplasma que se sitúa como un casquete en la parte superior del vitelo –y contiene el núcleo– se divide y produce una blástula con forma de rombo, el **blastodisco**. Si se abre un huevo de gallina fecundado cuando recién se ha puesto, el blastodisco puede verse como una masa blanca de unos 2 milímetros de diámetro en la parte superior del vitelo. El examen microscópico muestra una disposición en capas, el **epiblasto** –o capa superior– y el **hipoblasto** –o capa inferior–, como se muestra en la figura 42-3c. Entre ellas se ubica el blastocele. Los mamíferos monotremas como los ornitorrincos y los equidnas también se desarrollan a partir de un blastodisco.

Establecimiento del plan corporal: la gastrulación

Como vimos en el capítulo 15, los movimientos que ocurren durante la gastrulación (del latín *gaster*, estómago) producen las tres capas de tejidos germinales o capas embrionarias: el **endodermo**, el **mesodermo** y el **ectodermo** (fig. 42-4). El ectodermo forma la capa más externa de la gástrula, el endodermo recubre el intestino primitivo y el mesodermo llena parte del espacio entre el ectodermo y el endodermo. A esta altura del desarrollo ya se ha establecido el eje anteroposterior del embrión (véase cap. 15, Los gradientes de morfógenos). En el erizo de mar, la gastrulación comienza en la región del hemisferio vegetal, en donde se invagina la capa de células pertenecientes a esa región, denominada *polo vegetal*. Estas células se mueven a través del blastocele hacia el polo opuesto (*polo animal*) y forman una cavidad nueva: el **arquenterón**, que dará origen al futuro tubo digestivo. Su abertura en el polo vegetal se denomina **blastoporo**, que luego se transformará en el ano del animal. Como vimos en el capítulo 29 (Boca secundaria: los deuteróstomos), ésta es una característica de los animales deuteróstomos, grupo que incluye a los equinodermos y los cordados. En el polo opuesto, en el lugar donde el arquenterón hace contacto con la pared del embrión, se formará la boca (fig. 42-5). La gastrulación en los anfibios es más compleja que en el erizo de mar, principalmente debido a la gran cantidad de células ricas en vitelo presentes en el hemisferio vegetal. Este proceso se inicia en el futuro lado dorsal del embrión, en el que un grupo de células que se encuentran por debajo del ecuador de la blástula –en la zona que constituye la denominada *medialuna gris*, una región particular en la superficie del huevo fertilizado– cambian de forma y migran al interior de la blástula "arrastrando" con ellas a otras células. Así se forma una hendidura, el *labio dorsal del blastoporo (LDB)*. Las células prosiguen su migración,

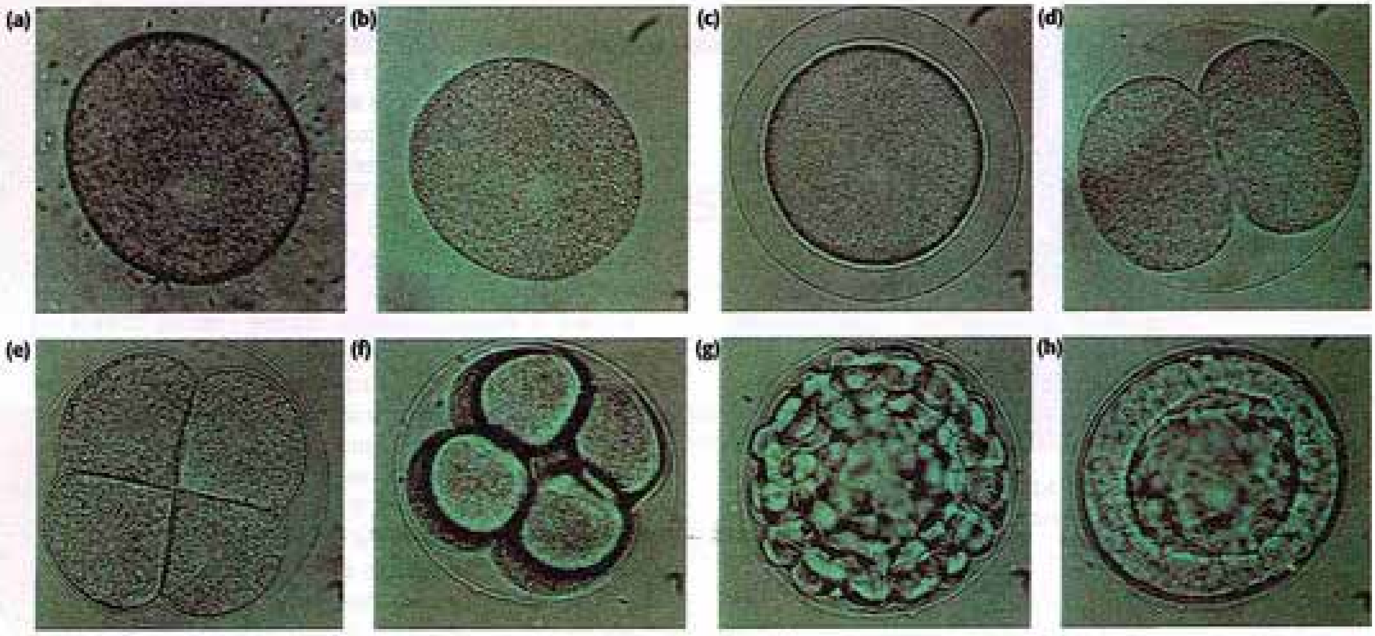


Fig. 42-2. MICROFOTOGRAFÍAS DEL DESARROLLO TEMPRANO DEL ERIZO DE MAR. ***(a)*** *Numerosos espermatozoides rodean al oocito.* ***(b)*** *Oocito ya fecundado; la membrana de fecundación ha comenzado a formarse. El área clara que se encuentra ligeramente por encima del centro es el núcleo diploide.* ***(c)*** *La membrana de fecundación se ha formado por completo. El huevo ha comenzado a dividirse: si se mira con atención, pueden verse dos núcleos.* ***(d)*** *La primera división mitótica da por resultado dos células.* ***(e)*** *Etapa de cuatro células.* ***(f)*** *Etapa de ocho células.* ***(g)*** *Formación del blastocele en el centro del embrión, evidenciable por transparencia.* ***(h)*** *Blástula madura. A medida que el huevo se divide, las células se hacen progresivamente más pequeñas y ya no son identificables con facilidad.*

Recuadro 42-1

La partenogénesis

En muchas especies, la activación del oocito y su posterior mitosis pueden producirse en ausencia de un espermatozoide que lo fecunde. El desarrollo de un embrión sin la contribución del macho se denomina *partenogénesis*. Los oocitos de muchos invertebrados, y de algunos vertebrados, en ausencia de espermatozoides, son capaces de desarrollarse normalmente, pero para que se desencadenen las primeras divisiones celulares deben ser activados en forma artificial. Por ejemplo, los oocitos de rana sin fecundar pueden ser activados y dividirse después de haber sido punzados con una aguja o luego de haber recibido una descarga eléctrica suave. Los oocitos de los mamíferos no poseen esta capacidad partenogénica.

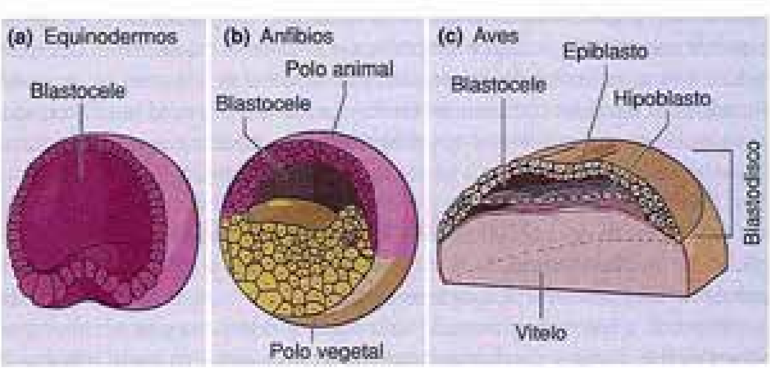


Fig. 42-3. BLÁSTULAS EN DISTINTOS GRUPOS DE ANIMALES. ***(a)*** *Un equinodermo (erizo de mar),* ***(b)*** *un anfibio (rana o sapo) y* ***(c)*** *un ave (pollo). En el erizo de mar y en la rana, la blástula es una esfera hueca de células. En el pollo, el embrión está restringido al polo animal y tiene la forma de una esfera aplastada de células, el blastodisco, que se constituye en la superficie del vitelo. En este caso, el blastocele se ubica entre dos capas de células: el epiblasto y el hipoblasto.*

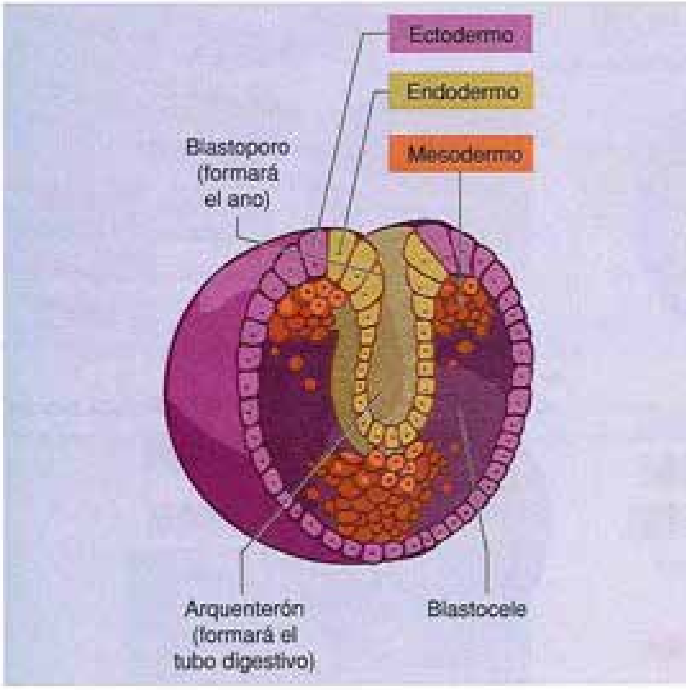


Fig. 42-4. UN EMBRIÓN DE ERIZO DE MAR EN ETAPA DE GÁSTRULA. *La gastrulación produce un embrión de tres capas: endodermo, mesodermo y ectodermo. El arquenterón se transformará en el tubo digestivo y el blastoporo, en el ano. Finalmente, el blastocele queda obliterado casi por completo. En esta ilustración y en las siguientes, el ectodermo se muestra en color violeta, el endodermo en amarillo y el mesodermo en anaranjado.*

Figura animada

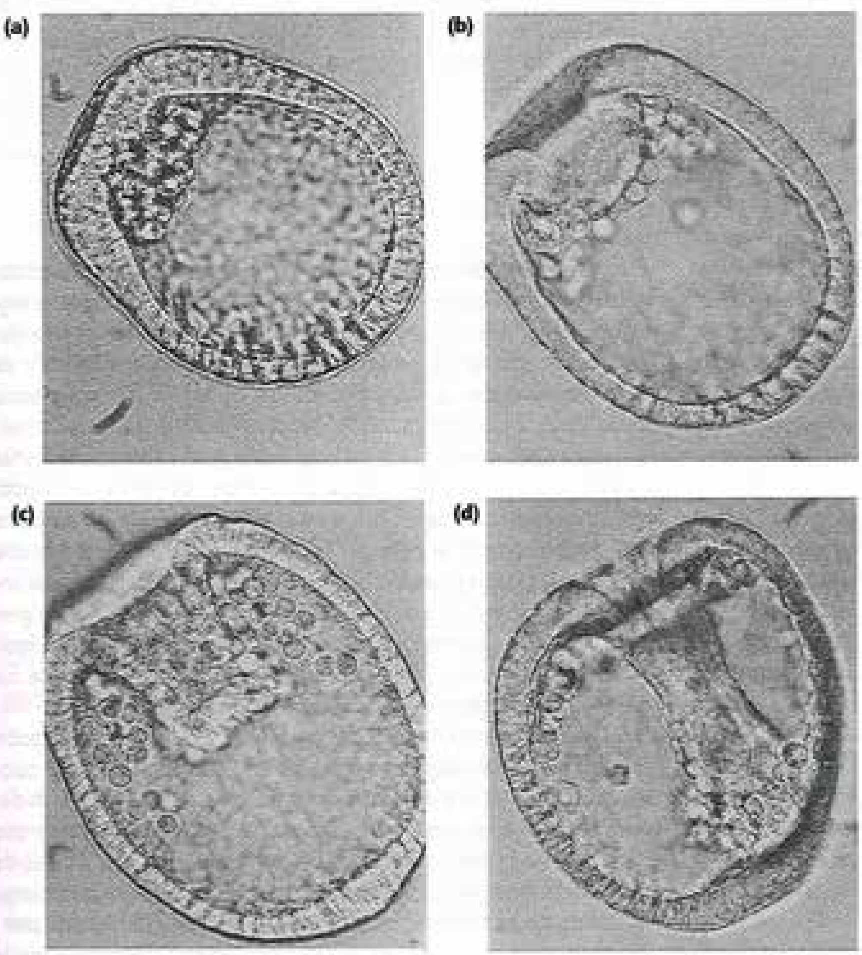


Fig. 42-5. GASTRULACIÓN EN EL ERIZO DE MAR. **(a)** *Inicio de la gastrulación: el blastoporo ha comenzado a formarse en la parte superior izquierda y las células cercanas del blastoporo han comenzado a migrar a través del blastocele.* **(b)** *La capa externa de células comienza a invaginarse en el blastoporo para formar el arquenterón.* **(c)** *La capa externa de células continúa moviéndose a través del blastocele.* **(d)** *Gástrula formada.*

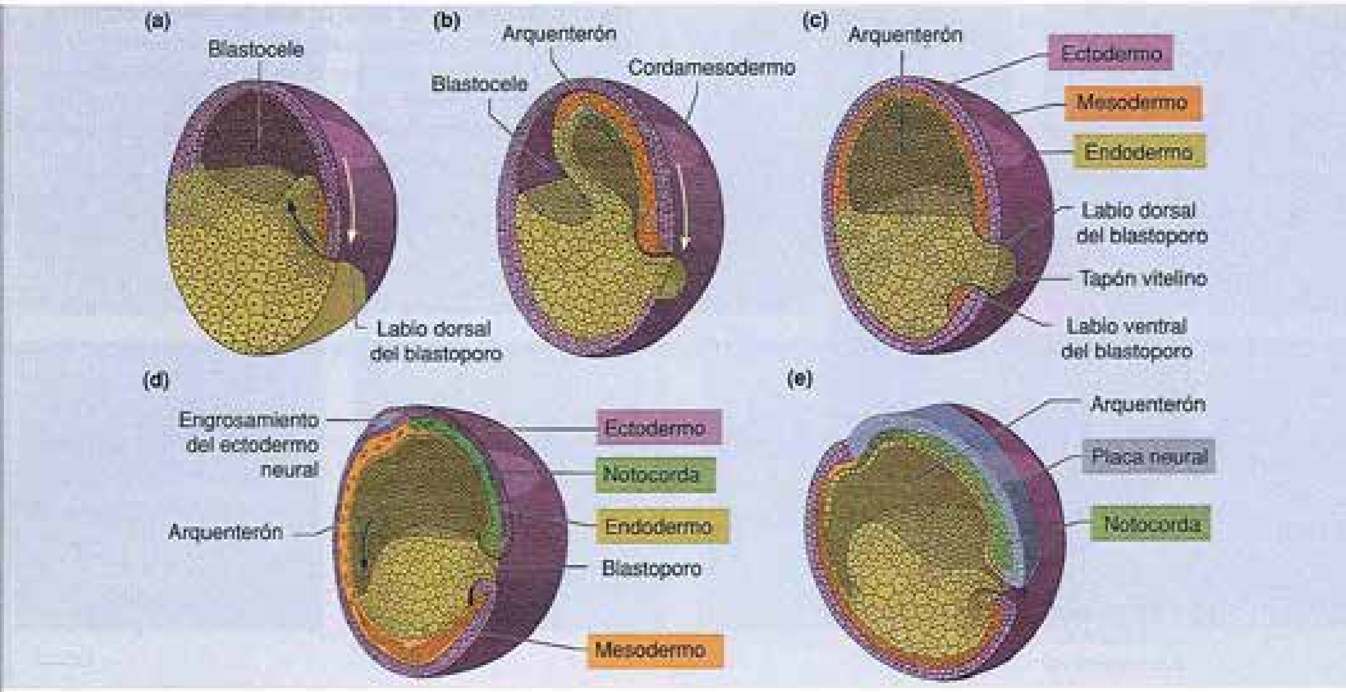


Fig. 42-6. GASTRULACIÓN EN LA RANA. ***(a)*** *En la blástula se inicia la internalización de células de la superficie externa. Se forma una hendidura, el labio dorsal del blastoporo, que marca la zona de ingreso. Estas células cambian de forma y migran al interior de la blástula, "arrastrando" con ellas a otras células. Las flechas indican la dirección de los movimientos de las células.* ***(b)*** *A medida que progresan las migraciones celulares, el blastocele se va reduciendo y se forma el arquenterón.* ***(c)*** *Se constituyen tres capas de tejido embrionario: el ectodermo, el endodermo y el mesodermo.* ***(d)*** *El mesodermo, que se encuentra por encima del techo del arquenterón, conocido como cordomesodermo, se diferencia transformándose en la notocorda.* ***(e)*** *El ectodermo en la superficie dorsal por encima de la notocorda se engruesa y se aplana y se forma así el ectodermo neural, a partir del cual comienza a constituirse la placa neural.*

se alejan del labio dorsal penetrando más profundamente en el embrión y moviéndose en la dirección anterior del futuro eje anteroposterior del animal. A medida que avanzan, forman las paredes del arquenterón y desplazan al blastocele, el cual terminará por desaparecer. Con el avance de la gastrulación, el labio dorsal del blastoporo se expande lateralmente, para formar labios laterales y, por último, un labio ventral, que da lugar al blastoporo completo. El blastoporo rodea, de esta manera, a un grupo de grandes células llenas de vitelo que constituyen el *tapón vitelino* que también es, eventualmente, internalizado. De esta forma, todos los precursores endodérmicos y mesodérmicos ingresan en el embrión y pasan a constituir las tres capas embrionarias (fig. 42-6).

El plegamiento, la división y la condensación de células son los instrumentos básicos en el modelado del embrión que señalan el comienzo de la formación de órganos. Hacia el final de la gastrulación se forma la notocorda (véase cap. 29, Aparición de la notocorda: los cordados), a partir de una zona del mesodermo dorsal. Una lámina de ectodermo, llamada **ectodermo neural**, comienza a engrosarse y forma la placa neural. Los bordes de esta placa se curvan hacia arriba y hacia adentro, se encuentran y se fusionan y así forman el **tubo neural**. Este tubo hueco se separará del resto del ectodermo y dará lugar al encéfalo y la médula espinal (figs. 42-7 y 42-8).

Casi simultáneamente, dos "cintas" laterales de mesodermo a cada lado de la notocorda se condensan y se separan en bloques de tejido o segmentos denominados **somitos**. Las células de los somitos darán lugar a las vértebras y a los músculos esqueléticos. Aunque la segmentación se hace menos evidente en estadios más avanzados del desarrollo, el origen en series de unidades repetitivas del esqueleto y de los músculos evidencia que los cordados son animales segmentados. Como vimos en el capítulo 15 (Diferenciación de unidades repetitivas), el proceso de segmentación está dirigido por genes homeóticos, genes maestros que otorgan identidad a los diferentes segmentos del cuerpo.

Como puede verse en la figura 42-7, en el mesodermo se forma una cavidad corporal, el celoma (véase cap. 28, Animales con simetría bilateral). Quedan así establecidas las principales características del anfibio. El endodermo, que contiene el vitelo, continúa constituyendo gran parte de la masa corporal, hasta que los nutrientes almacenados finalmente son absorbidos por la larva, el renacuajo. El ectodermo que cubre el resto de la gástrula dará lugar a la epidermis de la piel.

Los movimientos de las células y los tejidos durante la gastrulación son completamente regulares y previsibles. Con la aplicación de colorantes inocuos en la superficie de la blástula, los embriólogos han desarrollado mapas de destino o de predeterminación (fig. 42-9) que identifican los grupos de células que darán lugar a las distintas capas de tejidos de la gástrula madura. Estas capas de tejido embrionario luego se diferencian para formar los tejidos y los órganos del animal adulto.

La gastrulación en las aves tiene semejanzas y diferencias con la de los erizos de mar, así como con la gastrulación y la formación del tu-

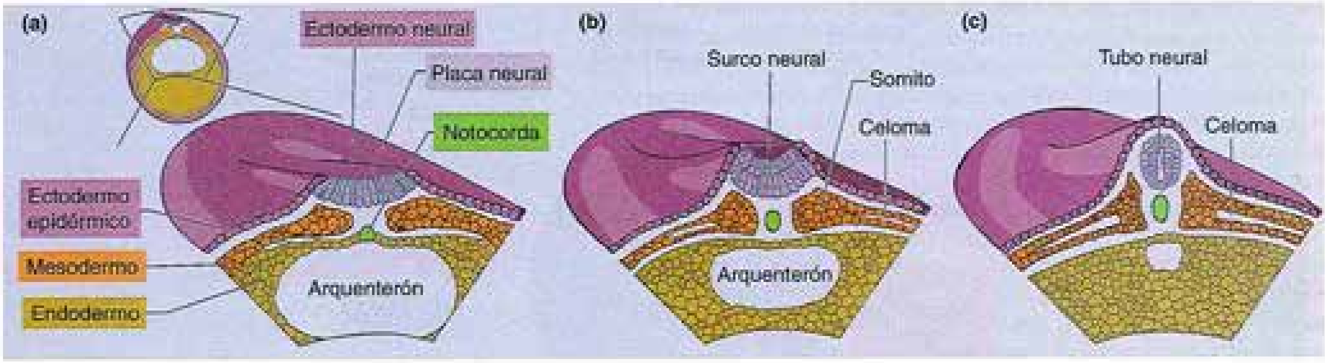


***Fig. 42-7. FORMACIÓN DEL TUBO NEURAL EN LA RANA. (a)** y **(b)** Las elevaciones engrosadas del ectodermo neural a derecha e izquierda de la placa neural se curvan y forman el surco neural. Luego, los rebordes del surco neural se encuentran y se fusionan. **(c)** Finalmente, el tubo neural resultante se separa del ectodermo epidérmico.*



***Fig. 42-8. SURCO NEURAL DEL EMBRIÓN DE UN ANFIBIO.** Fotografía bajo lupa de un embrión de un tritón donde se observa el estadio de surco. La zona más ancha correspondiente a la parte anterior del embrión dará lugar al encéfalo; la parte más estrecha formará la médula espinal.*

bo neural en los anfibios (fig. 42-10). En los embriones de las aves, el blastodisco se establece sobre un gran volumen de vitelo. Esto impone grandes limitaciones sobre los movimientos celulares y, a primera vista, parecería que la gastrulación en las aves es muy diferente de las ya descritas. En la superficie del blastodisco aparece, al cabo de un breve período, una línea visible, que se conoce como *línea primitiva*, rasgo característico de la gastrulación de aves, reptiles y mamíferos. Esta línea primitiva es análoga a un blastoporo alargado y a través de ella ingresan las células que en el futuro serán parte del endodermo y el mesodermo del embrión.

Una novedad evolutiva: el huevo amniota

Una de las características clave más importantes en el éxito evolutivo del linaje de los vertebrados fue el desarrollo del huevo amniota, que contiene su propia reserva de agua y, por lo tanto, permite la independencia del medio acuático. El agua está contenida dentro de un conjunto de membranas formadas a partir de tejidos del embrión. Son las **membranas extraembrionarias**: saco vitelino, alantoides, corion y amnios. Cada una de estas membranas, que comienzan como extensiones del embrión, está formada por dos de los tejidos primarios. El endodermo de las membranas extraembrionarias deriva de las células del hipoblasto; el mesodermo y el ectodermo, de células localizadas originalmente en el epiblasto.

La primera membrana en formarse es el **saco vitelino**, una membrana formada por mesodermo y endodermo que en forma gradual rodea al vitelo (fig. 42-11a). Las células endodérmicas del saco vitelino digieren el vitelo; los vasos sanguíneos formados a partir de las células mesodérmicas llevan alimento al embrión propiamente dicho.

Una segunda membrana, el amnios, se forma cuando el embrión en desarrollo se eleva desde la superficie del blastodisco (véase fig. 42-10c). El ectodermo y el mesodermo localizados en su base se pliegan hacia arriba, rodeando al embrión tubular y se fusionan por encima del embrión, encerrándolo en una cavidad llena de líquido, la **cavidad amniótica** (fig. 42-11b). El líquido salino que se encuentra en la cavidad, secretado por células del amnios, protege al embrión de los daños que podrían producir los choques mecánicos y térmicos y evita su desecación.

La fusión de los pliegues amnióticos crea, además del amnios, otra membrana extraembrionaria, también compuesta de una capa de ectodermo y otra de mesodermo: el corion. Ambas membranas están separadas por el celoma extraembrionario. El corion es la membrana extraembrionaria más externa; rodea todas las estructuras y permite el intercambio gaseoso. En mamíferos, el corion se desarrolla a partir de la porción embrionaria de la placenta y tiene funciones endocrinas, inmunitarias, nutritivas y respiratorias. A medida que el desarrollo prosigue, el embrión del pollo adquiere límites cada vez más precisos, aunque permanece unido al vitelo por el pedicelo del saco vitelino. Se forma entonces una bolsa, conocida como **alantoides**, a partir del intestino posterior, compuesta por endodermo y mesodermo (véase fig. 42-11b), que acumula sustancias de desecho. En el caso de los huevos de las aves y los reptiles, que están aislados del ambiente por la cáscara, los desechos nitrogenados, que suelen ser tóxicos, se convierten en ácido úrico, el cual es insoluble y de baja toxicidad. El ácido úrico del embrión se acumula en la alantoides, que constituye así una especie de bolsa que contiene los desechos embrionarios. Cuando el embrión de ave eclosiona, en la cáscara abandonada se puede hallar el ácido úrico acumulado en la alantoides.

A medida que el desarrollo prosigue, la alantoides crece a expensas del celoma extraembrionario y en forma gradual envuelve al embrión propiamente dicho (fig. 42-11c); finalmente oblitera al celoma extraembrionario cuando sus paredes se fusionan con el corion. La membrana corioalantoidea formada por la fusión de la alantoides con

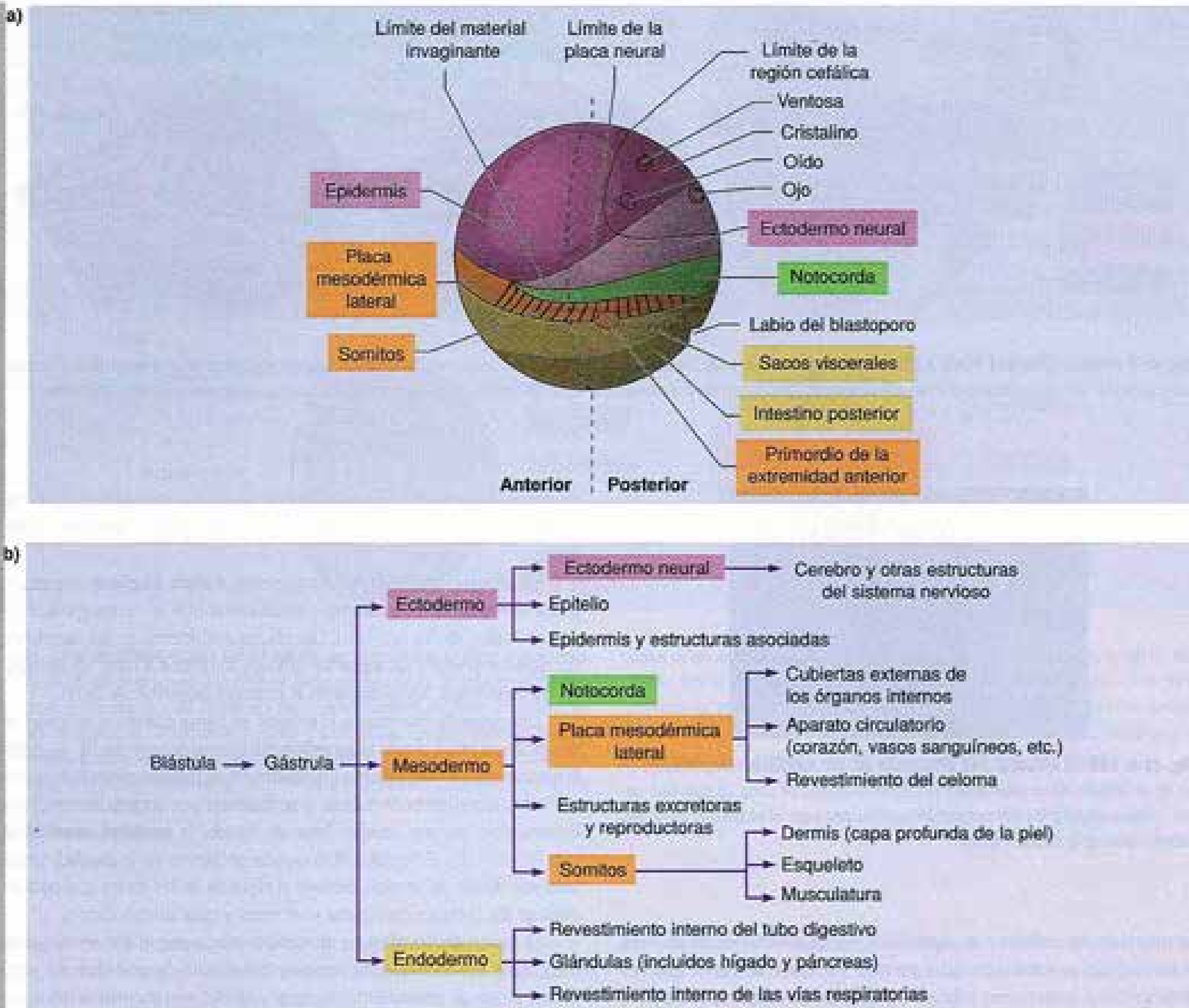


Fig. 42-9. MAPA DE DESTINO DE LAS CÉLULAS DE LA BLÁSTULA EN ANFIBIOS. (a) *Un mapa de destino de los anfibios que muestra los grupos de células en la blástula que, en el curso de la gastrulación y del desarrollo posterior, originan los tejidos de la larva, el renacuajo. Una comparación de la posición de grupos de células particulares en la blástula con su posición final dentro del renacuajo pone de relieve el enorme grado de reorganización celular que ocurre durante el desarrollo de los anfibios.* **(b)** *Las capas de tejido que se forman como consecuencia de la gastrulación originan luego, por el proceso de diferenciación, las células y los tejidos especializados del animal adulto. Este patrón de diferenciación es característico de todos los vertebrados.*

el corion está profusamente irrigada por vasos sanguíneos y así actúa como una membrana respiratoria eficiente para el embrión durante su desarrollo posterior. Además, interviene en el transporte de calcio desde la cáscara, lo cual contribuye a la formación del futuro esqueleto del embrión (fig. 42-12).

La interacción de los tejidos

La diferenciación, como vimos, es el resultado de la expresión diferencial de genes específicos en una célula o tejido. Aunque los genetistas moleculares han identificado varios de los mecanismos que controlan la activación y la inactivación de procesos de expresión del DNA, la relación entre estos descubrimientos y los fenómenos del desarrollo observados sigue siendo uno de los principales desafíos de la embriología y uno de los aspectos menos comprendidos del mundo biológico.

Una variedad de experimentos, como por ejemplo los realizados a partir de trasplantes de núcleos (véase cap. 11, fig. 11-13) han demostrado que, en ciertos tipos celulares, la diferenciación no es irreversible hasta etapas bastante avanzadas del proceso del desarrollo. Es notable que, aunque las células se hayan diferenciado, retienen su potencial de desarrollo. Sin embargo, en muchos tipos de células, la potencialidad

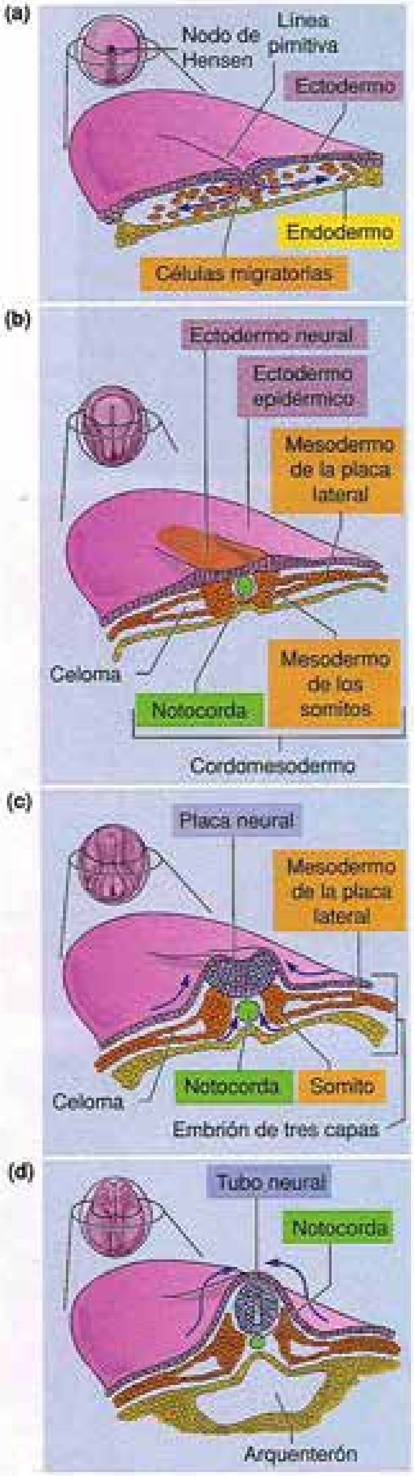


Fig. 42-10. GASTRULACIÓN Y FORMACIÓN DEL TUBO NEURAL EN AVES. ***(a)*** *Al comienzo de la gastrulación, algunas células del epiblasto se hunden y comienzan a difundirse entre el epiblasto y el hipoblasto (véase fig. 42-3c). Las células que originarán el mesodermo y el endodermo del embrión comienzan su migración a través de la línea primitiva. El hipoblasto no contribuye a la formación del embrión en desarrollo, pero algunas de sus células intervienen en la formación de las membranas que lo rodean. Las tres capas de tejido embrionario, así como el resto de las membranas extraembrionarias, se formarán a partir del epiblasto.* ***(b)*** *A medida que avanza la gastrulación, comienza a formarse la notocorda y el mesodermo de la placa lateral se desdobla en dos capas; el celoma aparece entre ambas capas. Comienzan a diferenciarse el ectodermo neural y el ectodermo epidérmico.* ***(c)*** *El embrión adopta una forma tubular y se eleva desde la superficie del vitelo. La notocorda se ha diferenciado, los somitos se han formado y los costados de la placa neural han comenzado a elevarse.* ***(d)*** *Los rebordes de la placa neural se acercan y se fusionan para formar el tubo neural, que es dorsal y hueco. Como veremos en breve, las porciones de los tres tejidos embrionarios primarios, situados por debajo del embrión tubular, también sufren una serie de plegamientos a partir de los que se produce un conjunto de membranas que encierran y protegen al embrión mientras éste continúa su desarrollo. El inserto en cada figura señala la vista dorsal del embrión. El detalle equivale a un corte transversal de la zona marcada.*

de desarrollo se va limitando a medida que avanza la gastrulación. El proceso por el cual se fija el destino de una célula depende de interacciones entre diferentes tejidos.

En el anfibio, el primer tejido que se diferencia es el labio dorsal del blastoporo y, por ello, es uno de los tejidos embrionarios más cuidadosamente investigados. Las células dorsales del hemisferio vegetal, es decir, aquellas que se encuentran más cercanas a la medialuna gris, reciben el nombre de *centro de Nieuwkoop*. Estas células producen ciertas señales químicas que actúan sobre células vecinas y provocan la expresión de genes que codifican una segunda generación de señales. Estas células se conocieron a partir de los experimentos del embriólogo alemán Hans Spemann (1869-1941) y su discípula doctoral Hilde Mangold (1898-1924) en la década de 1920. En la actualidad reciben el nombre de organizador de Spemann-Mangold por su capacidad de orientar la organización de las células vecinas para la formación del futuro embrión.

Los experimentos de Spemann y Mangold consistían en trasplantes de porciones de embriones de salamandra a otros embriones. Así encontraron que si se trasplanta una porción de la zona donde comienza la gastrulación a otro embrión –es decir, el labio dorsal del blastoporo– ocurre una segunda gastrulación en el embrión hospedador y se originan embriones siameses. Ninguna otra zona del embrión tiene este maravilloso poder, al que Spemann y Mangold llamaron *inducción* (fig. 42-13). En 1935, Spemann y Mangold (póstumamente) recibieron el Premio Nobel por "el descubrimiento del efecto organizador en el desarrollo embrionario", una de las pocas tesis doctorales que alcanzaron el Premio Nobel.

La señal emitida por las células del organizador de Spemann-Mangold tiene distintos efectos según qué células la reciban. Por ejemplo, la epidermis que recibe la señal del organizador sufre cambios espectaculares: se pliega y forma el tubo neural. Como el tubo es más largo que ancho, define un eje cuyos extremos constituyen la cabeza y la cola del embrión. Su posición también define el lado dorsal del embrión. Así, el organizador establece la polaridad en dos ejes en el embrión.

Parte de las células del organizador forman más tarde la notocorda, la cual también produce señales químicas. Estas señales inducen cambios en la parte ventral del tubo neural y éste, a su vez, produce otras señales. Mediante estos procesos inductivos, se dividen varias zonas con propiedades y destinos distintos. La cascada continúa y, en cada paso, un nuevo conjunto de células se organiza en varios conjuntos con identidades distintas, posicionados en el lugar adecuado con respecto a las demás estructuras.

Spemann encontró además que una vez completada la formación de la blástula e iniciada la gastrulación, sólo se obtenía un embrión normal a partir de la porción que contenía el labio dorsal del blastoporo.

WWW
Historia de la biología
Anatomía y fisiología · 1918

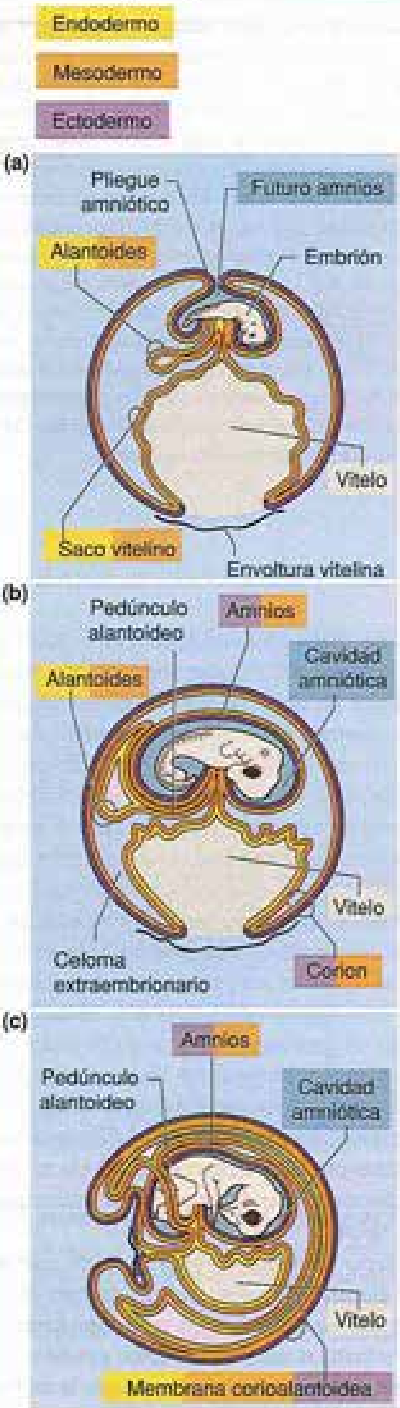


FIG. 42-11. DESARROLLO DE LAS MEMBRANAS EXTRAEMBRIONARIAS EN AVES. *A medida que el embrión adopta una forma tubular y se separa del vitelo, comienzan a formarse las membranas extraembrionarias a partir de los tejidos del embrión.* ***(a)*** *El saco vitelino crece alrededor del vitelo y lo rodea casi por completo. Una segunda membrana, la alantoides, surge como una evaginación de la parte posterior del intestino. La tercera y la cuarta membranas se elevan por encima del embrión por un proceso de plegamiento. Cuando los pliegues se fusionan, se forman dos membranas separadas. La membrana interna es el amnios y la externa es el corion.* ***(b)*** *El corion finalmente se fusiona con la alantoides para formar la membrana corioalantoidea* ***(c)*** *que, en etapas posteriores del desarrollo, encierra al embrión, al vitelo y a todas las otras estructuras. Nótese que cada membrana está compuesta por dos tejidos embrionarios primarios.*

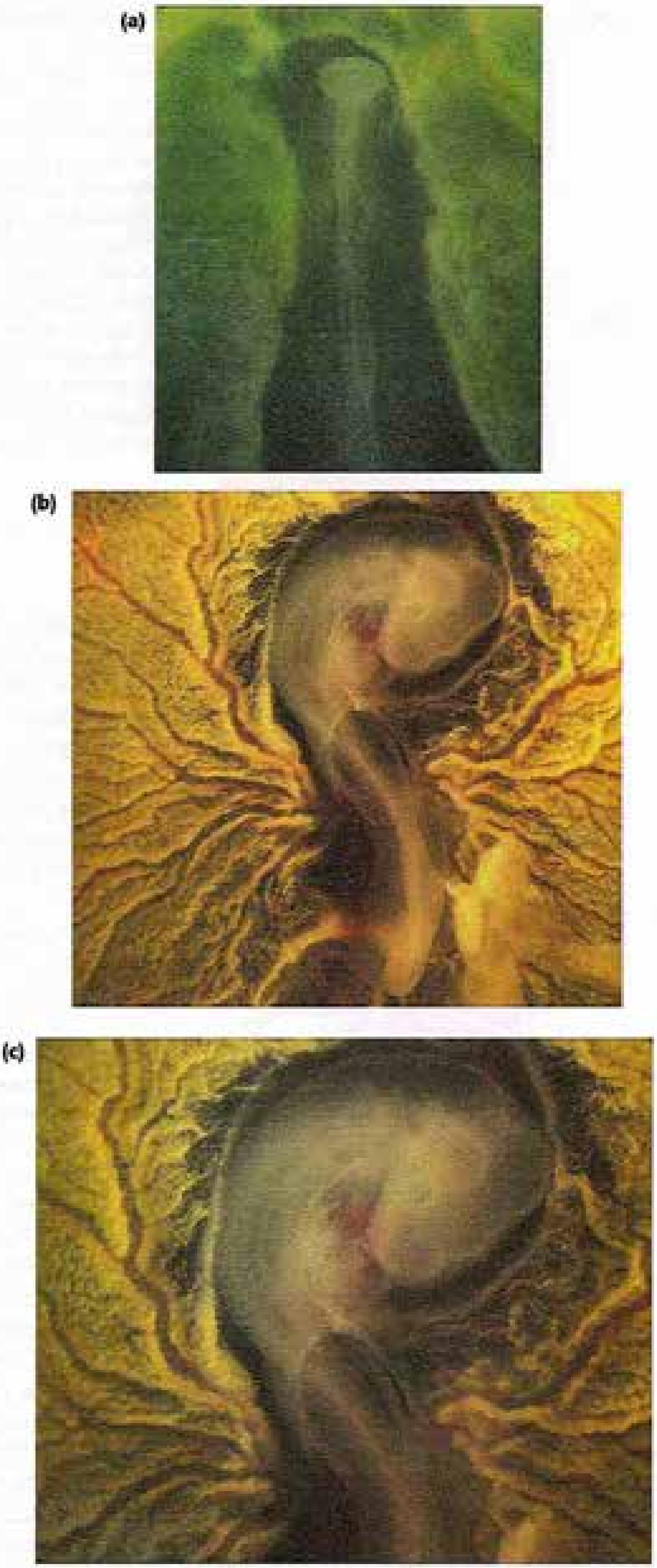


Fig. 42-12. DESARROLLO TEMPRANO DEL EMBRIÓN DE POLLO. ***(a)*** *Embrión de 34 horas. Se observa claramente la presencia de somitos y una notoria cefalización.* ***(b)*** *y* ***(c)*** *Embrión de 60 horas. Se han desarrollado grandes vasos que parten del embrión y penetran el saco vitelino. Nótese la circulación de la sangre en el corazón, el desarrollo del cerebro y las vesículas ópticas (formación de los ojos). La parte anterior del embrión se desarrolla primero y la parte posterior, más tardíamente. Aún no se observa la presencia de alantoides.*

Galería de imágenes

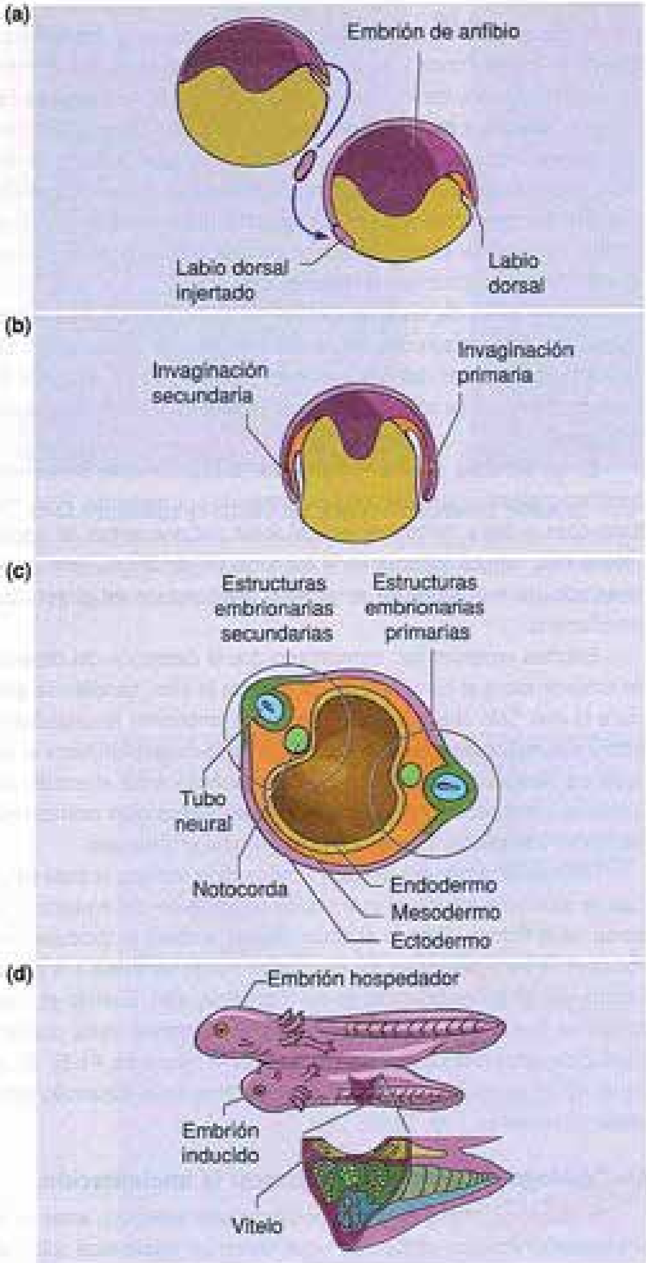


Fig. 42-13. EXPERIMENTO DE SPEMANN Y MANGOLD. ***(a)*** *El labio dorsal del blastoporo de un embrión de anfibio se injerta en otro embrión.* ***(b)*** *El labio dorsal injertado induce la formación de un segundo blastoporo, a través del cual el tejido injertado se mueve al interior del embrión durante la gastrulación.* ***(c)*** *A medida que prosigue el desarrollo, se forman dos conjuntos de estructuras embrionarias y* ***(d)*** *se produce un embrión doble.*

En aves y mamíferos existe un equivalente funcional al labio dorsal del blastoporo, el *nodo de Hensen*, ubicado en el extremo anterior de la línea primitiva, una estructura característica del inicio de la gastrulación en aves, reptiles y mamíferos (véase fig. 42-10a).

La acción del organizador de Spemann-Mangold es sólo una de las muchas interacciones entre tejidos que ocurren en el desarrollo, por lo que también se denomina *inducción embrionaria primaria*.

Los sistemas de órganos: la organogénesis

Ya en 1828, Karl Ernst von Baer (1792-1876), el fisiólogo alemán que desarrolló la ciencia de la embriología, expresó que los embriones de todos los vertebrados son muy semejantes en los estadios tempranos del desarrollo. Es en el desarrollo tardío que emergen las características particulares de clase, orden y finalmente de especie. Von Baer encontró un patrón común en el desarrollo de todos los vertebrados: las tres capas de tejido embrionario dan origen a los diferentes órganos.

En todos los vertebrados, el ectodermo forma la piel, el cerebro y otras estructuras nerviosas; el endodermo forma el tubo digestivo y las glándulas anexas y el sistema respiratorio; el mesodermo forma el tejido conectivo, las células sanguíneas, el corazón, el sistema urogenital y la mayoría de los órganos internos.

La formación de los sistemas de órganos ocurre en las últimas etapas del desarrollo después de la segmentación y de la gastrulación y se denomina **organogénesis**. Cada uno de los tres tejidos primarios formados durante la gastrulación experimenta crecimiento y diferenciación durante el proceso de organogénesis (cuadro 42-1). Este proceso es esencialmente el mismo en todos los vertebrados.

No hay ningún sistema de órganos que derive de un solo tipo de tejido. Por ejemplo, el revestimiento del intestino es de origen endodérmico; las células que lo forman secretan jugos digestivos y absorben los materiales digeridos. Sin embargo, como vimos en el capítulo 37, la estructura funcional del intestino también incluye músculos, tejido conectivo, vasos sanguíneos, nervios y una envoltura externa, que están constituidos por tejidos derivados del mesodermo y del ectodermo.

Etapas del desarrollo del embrión humano

Los patrones básicos de desarrollo son notablemente semejantes en todos los animales, en particular entre los vertebrados. Así, los estudios experimentales sobre el desarrollo de los erizos de mar, los anfibios, las aves y mamíferos –sobre todo en ratones– han provisto un fundamento sólido a nuestra comprensión del desarrollo humano.

Sin embargo, el estudio de los embriones humanos en la etapa previa a la implantación fue posible con el advenimiento, hace alrededor de dos décadas, de las técnicas de fecundación *in vitro* (FIV) para el tratamiento de la infertilidad (véase cap. 41, Las técnicas de reproducción asistida). Gran parte de lo que en la actualidad se conoce acerca del desarrollo embrionario proviene de las observaciones realizadas en los centros de fecundación asistida a lo largo de todos estos años.

La vida antes de la implantación

La fecundación, como vimos en el capítulo anterior, habitualmente ocurre en el oviducto (o trompa de Falopio). En los cinco días siguientes, el embrión realiza su trayecto por el oviducto y experimenta varias divisiones hasta que está listo para ingresar en el útero en donde se puede producir la implantación.

En el estadio de mórula, la compresión de las células que se fueron dividiendo dentro un espacio limitado maximiza los contactos entre sus membranas plasmáticas (compactación). Así, se diferencian dos grupos de células: unas pocas células internas rodeadas por un grupo ma-

Cuadro 42-1. *Diferenciación de las tres capas embrionarias*

Diferenciación del ectodermo	Inicialmente, el tubo neural es una estructura recta; antes de que la porción posterior del tubo se haya formado, la porción anterior desarrolla tres abultamientos: el prosencéfalo, el mesencéfalo y el rombencéfalo. Luego, el tubo neural crece a lo largo de la superficie dorsal, se hace más largo y delgado. Las futuras neuronas motoras comienzan a extender prolongaciones que invaden los órganos y los tejidos periféricos. Las vesículas ópticas aparecen a los lados de la región anterior del encéfalo en formación. En el punto en que la vesícula óptica hace contacto con el ectodermo epidérmico, éste comienza a definirse en una lente transparente, el cristalino. Los órganos de la audición (placas óticas) y del olfato surgen de otros repliegues y procesos de diferenciación del ectodermo epidérmico
Diferenciación del mesodermo	Se forma la notocorda, órgano transitorio (desaparece en adultos) que induce la formación del tubo neural. La serie de somitos que se dispusieron a cada lado de la notocorda poco después de la gastrulación se diferencian en tres tipos de células: algunas formarán elementos del esqueleto, otras se transformarán en parte de la piel y otras formarán la mayor parte de la musculatura. Se forman el corazón, los vasos, las células sanguíneas y el celoma. El mesodermo intermedio forma los riñones, las gónadas y los conductos de los sistemas excretor y reproductor. El mesodermo también contribuye a los tejidos conectivos y a la musculatura de la cabeza
Diferenciación del endodermo	Se diferencia en tejidos del aparato respiratorio y digestivo y de varios órganos relacionados. En el extremo anterior del arquenterón se originan bolsas endodérmicas (bolsas faríngeas) que empujan lateralmente hasta que se encuentran en el ectodermo epidérmico; éste se pliega hacia adentro, lo que produce una serie de surcos sobre la superficie del embrión (hendiduras faríngeas). En los vertebrados acuáticos, el endodermo y el ectodermo se fusionan y se forma una perforación, alrededor de la cual se desarrollan los filamentos de las branquias. En los vertebrados terrestres, incluidos los humanos, porciones de estas bolsas endodérmicas desarrollan las trompas auditivas, las amígdalas, las glándulas paratiroides y el timo. Detrás de esta región se desarrollan los pulmones como evaginaciones semejantes que se bifurcan en dos sacos. Todavía más atrás, evaginaciones del intestino primitivo comienzan a diferenciarse en hígado, vesícula biliar y páncreas

yor de células externas. Las células externas constituyen el **trofoblasto** (del griego *trophe*, "nutrir"), que participan en la implantación del embrión en la pared uterina y darán origen al corion. Las células del interior se denominan **macizo** o **masa celular interna**, que dará origen al embrión propiamente dicho y a las membranas extraembrionarias: amnios, alantoides y saco vitelino. La primera diferenciación celular en el desarrollo de los mamíferos se produce cuando se distinguen las blastómeras del trofoblasto de la masa celular interna. En el momento de formación del blastocele, el embrión recibe el nombre de **blastocisto**.

Hacia el tercer día, las blastómeras (👁 fig. 42-14) todavía son totipotenciales, es decir, son capaces de desarrollarse y dar cualquier tipo celular del organismo, tal como ocurre en el erizo de mar. Sin embargo, en los seres humanos las células pierden su totipotencialidad en unas pocas divisiones.

En un principio, el embrión depende exclusivamente del control genético materno y su desarrollo es sostenido por proteínas, RNA, mitocondrias y otros componentes celulares pertenecientes al oocito (véase cap. 15, Los orígenes de la asimetría del embrión). Pero ya en el estadio de 4 a 8 células, se activa la transcripción en el genoma embrionario.

Estudios recientes han demostrado que la detención del desarrollo embrionario que comúnmente se observa *in vitro*, también se produce *in vivo*. Sólo alrededor del 50% de los embriones fecundados *in vitro* y que no presentan anomalías evidentes se desarrollan hasta el estadio de blastocisto; el resto detiene su desarrollo entre el estadio de 2 células y mórula. Esto puede deberse tanto a anomalías cromosómicas como a la falla en la activación del genoma embrionario.

Durante el pasaje del embrión a través de la trompa, la zona pelúcida se mantiene intacta, lo que impide la adhesión del embrión a la pared de la trompa. Cuando el embrión llega al útero, se produce una rotura en la zona pelúcida y así el embrión puede adherirse a la pared uterina, por lo general durante el día 6 del desarrollo. Cuando el blastocisto se libera de su zona pelúcida antes de llegar al útero, pueden producirse embarazos ectópicos (véase cap. 41, recuadro 41-3). En la figura 42-15 se resumen los eventos que ocurren en el desarrollo temprano del embrión (👁 fig. 42-15).

Un "diálogo" entre dos organismos: la implantación

El embrión humano es endocrinológicamente activo aun antes de la implantación. Produce estrógenos –que tienen un efecto local sobre el endometrio– y la hormona **gonadotrofina coriónica humana** (conocida como hCG), que estimula al cuerpo lúteo de manera que éste continúe produciendo estrógenos y progesterona. Esta secreción evita la menstruación (véase cap. 41, El sistema reproductor femenino de los mamíferos), el desprendimiento de la capa más externa de tejido uterino. En la mayoría de las pruebas de embarazo se detectan niveles de hCG en la sangre o en la orina maternas. Con el desarrollo de anticuerpos monoclonales contra la hCG, y dispositivos comerciales, estas pruebas resultan en la actualidad cada vez más sensibles, rápidas y confiables.

La implantación es un proceso único que requiere un "diálogo" entre dos organismos con diferente dotación inmunológica y genética: el embrión y la madre. Puede ocurrir entre los días 6 y 10 después de la ovulación y solamente en ese período el trofoblasto puede adherirse y luego invadir el endometrio. Por esta razón, la implantación implica una sincronización precisa entre el desarrollo del blastocisto y la receptividad uterina.

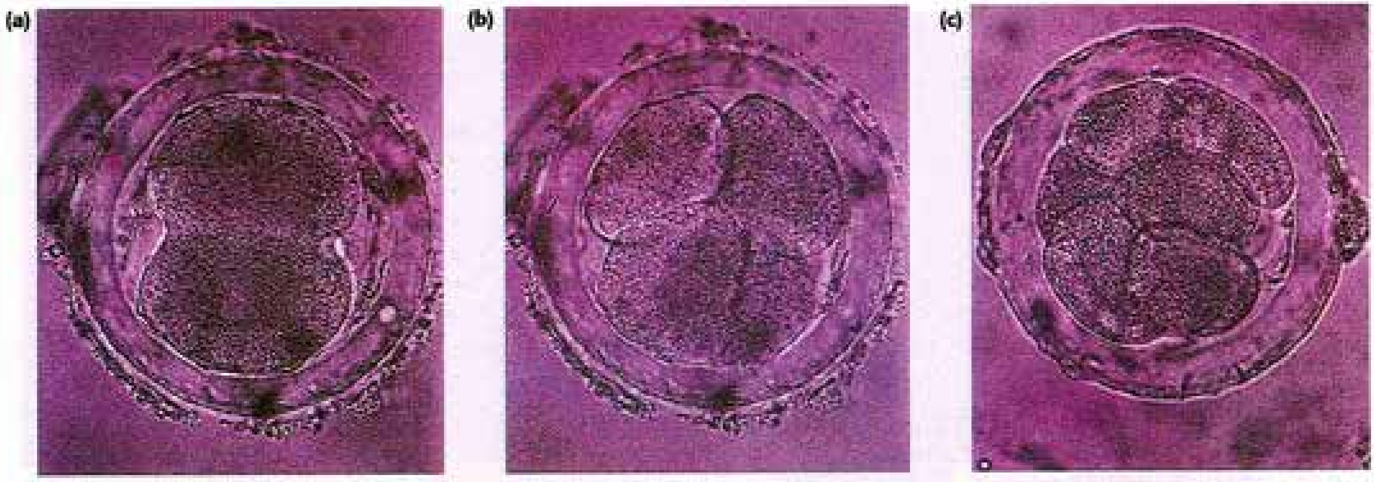


Fig. 42-14. PRIMEROS ESTADIOS DEL EMBRIÓN HUMANO NORMAL. *Microfotografías de embrión en estadio de dos células* ***(a)****, cuatro células* ***(b)*** *y ocho células* ***(c)****. Aunque el número de células se ha duplicado con cada segmentación, el volumen del embrión no se ha incrementado. Así, las células todavía pueden estar contenidas dentro de la zona pelúcida que rodea al embrión. En algunas ocasiones, las células se separan en la etapa de dos células y dan por resultado dos embriones que se desarrollan como gemelos idénticos.*

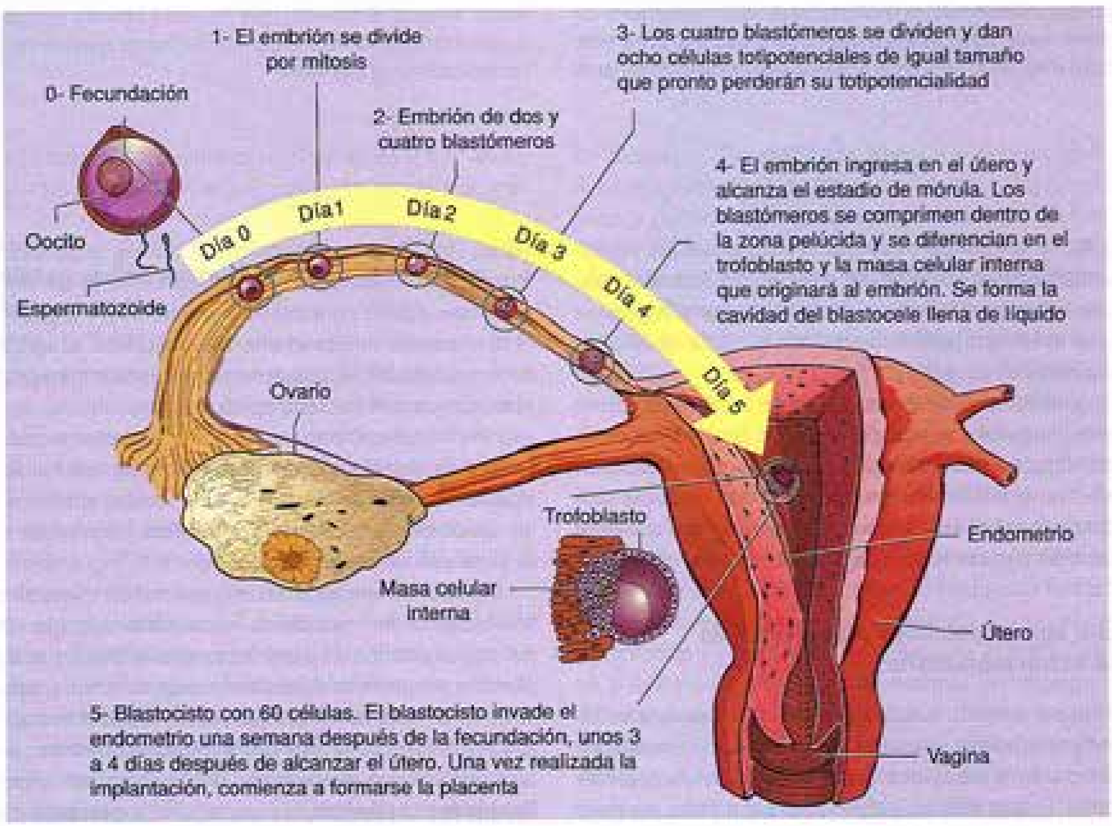


Fig. 42-15. DESARROLLO EMBRIONARIO HUMANO DESDE LA FECUNDACIÓN HASTA LA IMPLANTACIÓN.

www
Galería de imágenes

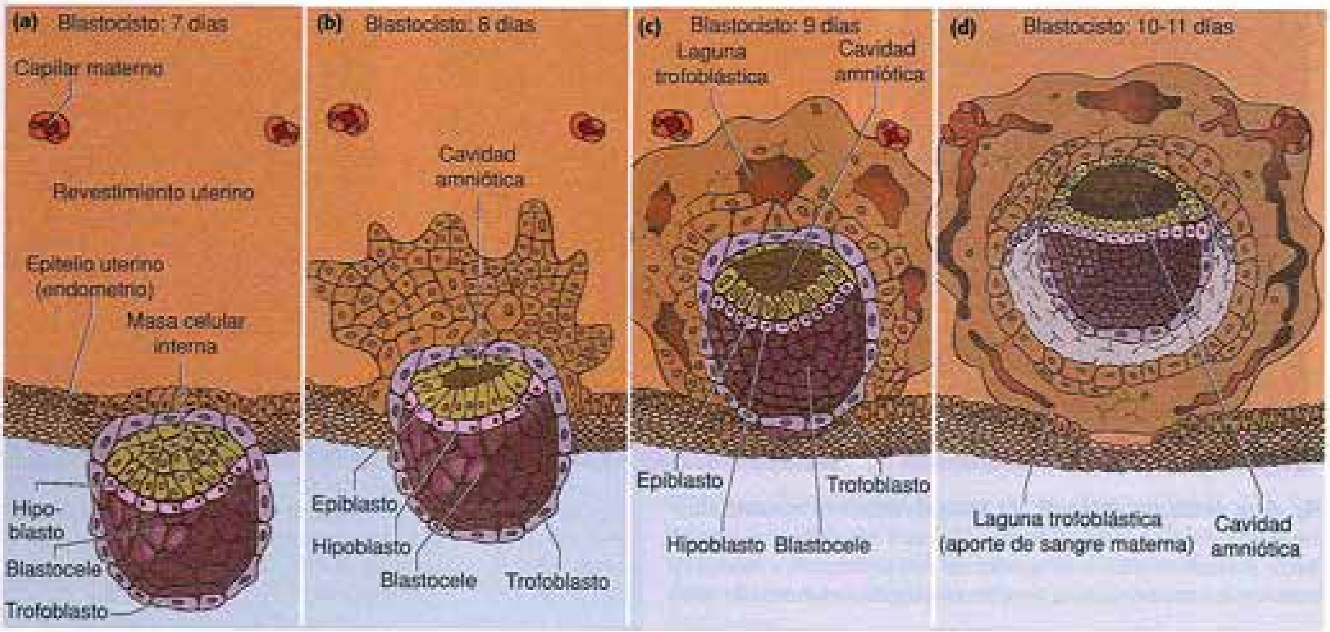


FIG. 42-16. IMPLANTACIÓN DE UN EMBRIÓN HUMANO ENTRE LOS DÍAS 7 Y 11. ***(a)*** *El diminuto embrión invade el revestimiento uterino una semana después de la fecundación. Comienza la implantación por la adhesión de las células del trofoblasto con las células del epitelio uterino.* ***(b)*** *La primera segregación de células dentro de la masa celular interna forma el hipoblasto; por sobre el hipoblasto se encuentra una capa de células, el epiblasto, que contiene todas las células que generarán al verdadero embrión.* ***(c)*** *Mientras tanto, del epiblasto se desprende el ectodermo amniótico que envuelve la cavidad amniótica; el trofoblasto sigue creciendo y formando lagunas.* ***(d)*** *Las lagunas toman contacto con los vasos sanguíneos de la madre. El endodermo extraembrionario comienza a formar el saco vitelino.*

La implantación se inicia por la aposición entre las células del trofoblasto y el endometrio sin una conexión entre ambos. A continuación se produce una adhesión más firme y, finalmente, ocurre la invasión durante la cual el trofoblasto prolifera y penetra a través del epitelio endometrial "hundiéndose" en el útero.

Cuando el embrión penetra en los tejidos del endometrio, es rodeado por vasos sanguíneos rotos y por la sangre llena de nutrientes que escapa de ellos; en este momento, la sangre materna entra en contacto directo con el trofoblasto embrionario, el cual desarrolla prolongaciones que invaden el tapiz uterino y se transforman, así, en el componente ectodérmico del corion (fig. 42-16).

Saco vitelino, amnios, corion y alantoides: las membranas extraembrionarias

Al implantarse el embrión humano, comienzan a desarrollarse las membranas extraembrionarias. Éstas tienen similitudes y diferencias interesantes respecto de las membranas presentes en el desarrollo de las aves y los reptiles. El saco vitelino, que se desarrolla primero, no tiene vitelo. Esta carencia de vitelo constituye un carácter evolutivo secundario. Los monotremas producen huevos con vitelo. Los marsupiales también producen huevos con vitelo, pero éste se descarta en la primera segmentación. Los mamíferos placentarios producen huevos sin vitelo; sin embargo, persiste una notable cavidad donde "debería estar" el vitelo –el saco vitelino– y la segmentación y las migraciones celulares de la gastrulación ocurren como si el vitelo aún estuviese allí. La primera segregación de células dentro de la masa celular interna forma el hipoblasto. Las células que lo conforman revisten la cavidad blastocélica y forman el endodermo del saco vitelino. Como en los embriones de las aves, estas células no formarán parte del nuevo organismo. Por sobre el hipoblasto se encuentra una capa de células: el epiblasto que contiene todas las células que generarán al verdadero embrión, similar a lo que ocurre con el epiblasto de las aves.

Dentro del epiblasto se forma una pequeña cavidad. Allí se forma la segunda membrana extraembrionaria, el amnios, que encerrará la cavidad amniótica. Como en las aves, la cavidad amniótica está llena de un líquido salino –el **líquido amniótico**– por lo que el embrión se desarrolla en un medio acuoso.

La tercera membrana, el corion, es una combinación de células del trofoblasto y del mesodermo extraembrionario que crece a partir del propio embrión. El corion representa la porción embrionaria de la placenta y le permite al feto tomar oxígeno y nutrientes de la madre. También produce hormonas que ayudan a retener el embrión en el útero y reguladores de la respuesta inmunitaria que evitan el rechazo materno del embrión. Alrededor del día 14 comienzan a formarse las **vellosidades coriónicas**, que constituirán la **placenta** madura.

En los seres humanos y en otros mamíferos, la alantoides se origina del saco vitelino alrededor del día 16 del desarrollo. En estos organismos, los desechos metabólicos se transportan en forma de urea y amoníaco al torrente sanguíneo materno, a diferencia de lo que ocurre en las aves, en las que son almacenados en forma de ácido úrico. En los mamíferos, en general, el tamaño de la alantoides depende de la eficiencia con la que los desechos nitrogenados pueden ser eliminados por la placenta. Por este motivo, en el humano, esta membrana es un

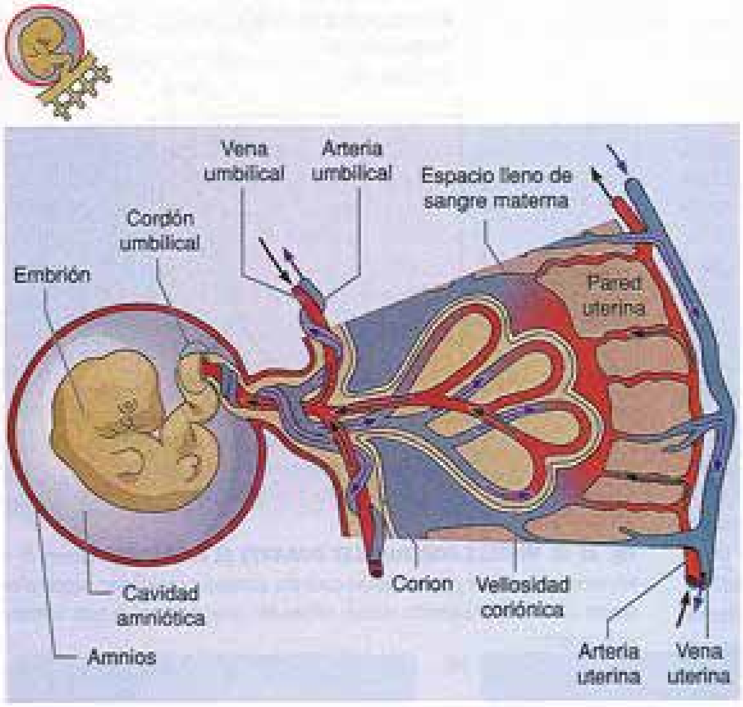


Fig. 42-17. LA PLACENTA. *Este órgano es el sitio en el cual el oxígeno, los nutrientes y otros materiales se intercambian entre la madre y el embrión y también es la fuente de hormonas que ayudan a mantener el embarazo. La implantación habitualmente ocurre 2 a 3 días después de que el embrión alcanza el útero. Una vez que se ha logrado la implantación, el embrión ya no es independiente, sino que es "parásito" de la madre. La implantación puede ocurrir entre los días 6 y 10 después de la ovulación, período en el que el trofoblasto puede adherirse e invadir el endometrio. Desde la placenta se proyectan numerosas vellosidades coriónicas digitiformes. La sangre que llena estos espacios de la placenta procede de ramificaciones de la arteria uterina. A través de la delgada barrera que separa la sangre materna de la fetal ocurre el intercambio de nutrientes solubles, O_2, agua y sales que pasan a la vena umbilical desde la sangre de la madre. El CO_2 y los desechos nitrogenados, llevados a la placenta por las arterias umbilicales, pasan a la sangre de la madre. Así, la placenta es el órgano excretor del embrión y es, asimismo, su superficie respiratoria y su fuente de nutrición. El embrión que aquí se representa tiene 37 días. El tamaño real en esta etapa del desarrollo se muestra en la figura de arriba a la izquierda.*

Figura interactiva

saco vestigial mientras que, por ejemplo, en el cerdo, en el cual los desechos nitrogenados se acumulan, es un órgano importante y de gran tamaño.

Un sitio de intercambio entre la madre y el embrión: la placenta

En los mamíferos, la implantación del embrión y el desarrollo de la placenta son requisitos esenciales para el desarrollo fisiológico normal del feto. Las vellosidades coriónicas otorgan una enorme superficie de intercambio y alcanzan una superficie aproximada de 14 m² en la placenta al final del embarazo, semejante a la del intestino de un adulto.

Hacia el final de la tercera semana después de la fecundación, la placenta cubre el 20% del útero. Es una masa discoide de tejido esponjoso a través de la cual se producen todos los intercambios entre la madre y el embrión. La placenta se forma por las interacciones de un tejido materno –el endometrio– con el corion extraembrionario y está ricamente irrigada por ambos. Sin embargo, los sistemas circulatorios extraembrionarios y materno no están conectados de manera directa (fig. 42-17), de modo que las células sanguíneas de la madre y del embrión no se mezclan. Las moléculas, incluidos los nutrientes (aminoácidos, glucosa, vitaminas), los anticuerpos y el O_2, se difunden desde el torrente sanguíneo materno, a través del tejido placentario, a los vasos sanguíneos que las lleva al embrión.

De un modo semejante, el CO_2, la urea y otros productos de desecho del embrión pasan desde la placenta al torrente sanguíneo materno y son llevados a los pulmones y a los riñones de la madre donde finalmente se eliminan.

Algunas sustancias tóxicas, como el alcohol, el mercurio y el fósforo, atraviesan fácilmente la placenta. También lo hacen algunas drogas, como los opiáceos, y numerosos medicamentos como los barbitúricos, los diuréticos y los antibióticos. Aunque la placenta teóricamente previene el pasaje de microorganismos desde la madre al feto, algunos pueden provocar enfermedades en el feto, entre ellas, sífilis, toxoplasmosis y paludismo. Los virus como el del herpes, el HIV y el de la hepatitis atraviesan la placenta con facilidad y también pueden causar lesiones graves en el feto.

La presencia del feto representa una importante demanda adicional de O_2 y nutrientes para la madre. En respuesta a esto, el volumen sanguíneo materno se incrementa; su apetito aumenta al igual que la absorción de ciertos nutrientes, como el calcio y el hierro. A partir de este momento del desarrollo y hasta el nacimiento, el embrión permanece unido en forma segura a la placenta por medio del **cordón umbilical** y flota libremente en su saco de líquido amniótico.

Desde la perspectiva del sistema inmunitario de la madre, el componente coriónico de la placenta es un tejido extraño. Como tal, puede generar una respuesta inmunitaria mediada por células (véase cap. 40, Los linfocitos T y la inmunidad mediada por células). Cuando esto ocurre, puede provocar un aborto espontáneo. Sin embargo, en la mayoría de los embarazos, no hay respuesta inmunitaria a los tejidos embrionarios debido a que ocurre una supresión inmunitaria selectiva que permite que el embrión se desarrolle sin daño, al mismo tiempo que se mantiene una protección completa de la madre y del embrión contra agentes infecciosos.

A medida que la placenta madura, comienza a producir grandes cantidades de estrógenos y progesterona (fig. 42-18). Hacia el final del tercer mes del embarazo, la placenta reemplaza por completo al cuerpo lúteo como fuente productora de estas hormonas. El corion produce hCG a niveles muy bajos y el cuerpo lúteo finalmente se degenera. Se supone que muchos de los abortos que ocurren en el tercer mes son el resultado de la degeneración del cuerpo lúteo, antes de que la

placenta produzca niveles adecuados de hormonas para mantener el embarazo. Otra hormona secretada por la placenta es la hormona lactogenoplacentaria, que se libera a la sangre materna desde la semana 5 de embarazo. Esta hormona regula el metabolismo intermedio en la madre y aumenta la disponibilidad de glucosa y aminoácidos para el feto. La fuente principal de todas las hormonas placentarias es la capa trofoblástica de la placenta. En el momento del parto, la placenta se desprende de la pared uterina y, unos 30 minutos después, es expulsada.

Crecimiento y transformación: el desarrollo fetal

En la figura 42-19 se señalan los principales eventos del primer trimestre del desarrollo humano, etapa en la cual el embrión crece lentamente con respecto al trofoblasto (fig. 42-19). Los primeros dos meses son el período más sensible en cuanto a la influencia de los factores externos, ya que en ese lapso se forman todos los órganos y sistemas principales. Por esta razón, la mayor parte de las malformaciones congénitas son el resultado del contacto de la madre, durante ese período, con agentes externos capaces de modificar el proceso de desarrollo (*agentes teratógenos*) (recuadro 42-2, *Sustancias teratógenas*). Por ejemplo, si la madre ingiere ciertas sustancias entre las semanas 4 y 5, ellas pueden perturbar el curso normal de los acontecimientos y dar por resultado anormalidades de los miembros, los que incluso pueden quedar reducidos a simples rudimentos.

Las infecciones también pueden afectar el desarrollo del embrión. La rubéola es una enfermedad muy leve en niños y adultos. Sin embargo, cuando la contrae una mujer que se encuentra entre las semanas 4 y 11 del embarazo, puede tener efectos dañinos sobre la formación del corazón, el cristalino del ojo, el oído interno y el cerebro del feto. Los órganos afectados dependen del momento exacto en el que ocurre la infección en relación con el desarrollo embrionario.

En el segundo trimestre, los movimientos del feto se hacen obvios para la madre. Durante el cuarto mes, el esqueleto óseo está formándose. El cuerpo, que mide alrededor de 14 centímetros de largo y pesa más o menos 115 gramos, comienza a recubrirse con una envoltura caseosa protectora. Hacia el final del quinto mes, tiene pelo en la cabeza y en las cejas, y su cuerpo está cubierto con un vello difuso y suave. Su corazón late entre 120 y 160 veces por minuto.

Durante el sexto mes, mide entre 20 y 23 centímetros y pesa entre 500 y 820 gramos. Su piel es roja y rugosa; la cubierta caseosa del cuerpo, que ayuda a proteger al feto contra las abrasiones, es abundante y los reflejos son más vigorosos. En el intestino hay una masa de células muertas y bilis, el *meconio*, que permanece allí hasta después del nacimiento.

Hacia el final del sexto mes, el feto puede sobrevivir fuera del cuerpo de la madre, aunque probablemente sólo con ayuda respiratoria en una incubadora. Pero existen múltiples riesgos ya que, aunque funcionen varios sistemas de órganos, el aparato respiratorio y el sistema nervioso central no se han desarrollado lo suficiente y aún no se ha establecido la coordinación entre ambos.

Durante el último trimestre, el feto incrementa su tamaño y su peso; habitualmente su tamaño se duplica en los últimos dos meses. Numerosos estudios han demostrado que, durante este período, la ingestión de proteínas por parte de la madre es de importancia crítica para que el niño pueda lograr un desarrollo completo del cerebro, ya que se forman muchas conexiones nerviosas y el número de células cerebrales aumenta a gran velocidad. En el séptimo mes pueden registrarse ondas cerebrales a través del abdomen de la madre provenientes de la corteza cerebral del feto. Al finalizar el noveno mes, el peso del feto es de 3 a 3,4 kg y su longitud es de entre 48 y 52 cm.

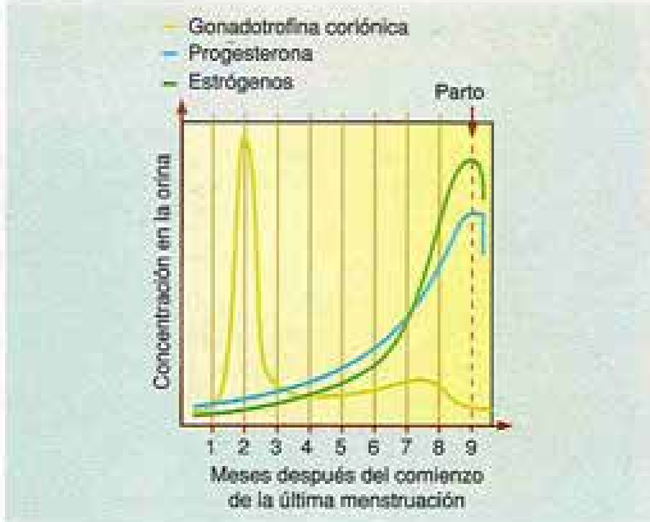


Fig. 42-18. NIVELES HORMONALES DURANTE EL EMBARAZO. *Niveles de estrógenos, progesterona y gonadotrofina coriónica, excretados por la orina durante el embarazo. Los niveles de excreción urinaria reflejan las concentraciones de estas hormonas en la sangre.*

En el transcurso del último mes de embarazo, el feto habitualmente empieza a adquirir anticuerpos de su madre, proceso que continúa después del nacimiento a través de la leche materna. Los anticuerpos, moléculas demasiado grandes como para difundirse a través de la placenta, se transmiten por transporte activo altamente selectivo, pero la inmunidad que confieren sólo es temporal. Uno o dos meses después del nacimiento, los anticuerpos maternos serán reemplazados en forma gradual por los elaborados por el sistema inmunitario del feto. Durante el último mes de embarazo, la velocidad de crecimiento comienza a hacerse más lenta.

Comienzo de independencia madre-hijo: el nacimiento

La fecha de parto se calcula en aproximadamente 266 días después de la concepción (o fecundación) o 290 días después del comienzo del último período menstrual. En raras ocasiones nacen bebés en la fecha calculada, pero en la gran mayoría de los casos nacen durante las dos semanas anteriores o posteriores a esa fecha.

El parto se divide en tres etapas y es desencadenado por señales hormonales y mecánicas. La relación entre progesterona y estrógenos es el factor hormonal determinante de los acontecimientos del parto. La progesterona inhibe las contracciones uterinas y los estrógenos las estimulan. Hacia el final del tercer trimestre, la relación estrógeno-progesterona se inclina a favor de los estrógenos.

Por otra parte, el feto, cuyo crecimiento ya es completo, si ha rotado acomodando su cabeza hacia abajo, toca con la cabeza el cuello uterino. Este estímulo mecánico aumenta la liberación de oxitocina, una hormona secretada por la hipófisis de la madre (véase cap. 34, La neurohipófisis) que estimula también la contracción del útero, lo que a su vez causa más presión sobre el cuello y hace que la hipófisis libere más oxitocina. Este circuito de retroalimentación positiva

Recuadro 42-2

Sustancias teratógenas

La experiencia con la talidomida, un medicamento supuestamente seguro usado a principios de la década de 1960, es un ejemplo trágico del efecto de ciertas sustancias químicas en los primeros meses de desarrollo del feto. Este tranquilizante prescrito contra las náuseas comunes en mujeres embarazadas fue ampliamente utilizado hasta su retiro del mercado a mediados de la década de 1970. La talidomida produce malformaciones que incluyen sordera, ceguera y deformidades graves de las extremidades, incluso la falta completa de brazos y piernas.

Dada la amplia publicidad acerca de los "bebés de la talidomida", ahora adultos, hubo un incremento en la investigación sobre los *teratógenos* (sustancias que causan deformidades en el feto). Se ha encontrado que un gran número de fármacos causan defectos "de nacimiento" y las mujeres embarazadas y sus médicos se han vuelto mucho más cautelosos en el uso de cualquier medicamento durante estos primeros meses críticos. Dada la imposibilidad de experimentar nuevos fármacos en mujeres embarazadas, la farmacología clínica actual indica en los prospectos de la mayoría de los medicamentos que no deben ser consumidos durante el embarazo o la lactancia.

De un modo similar, la exposición a rayos X en dosis que no afectarían a un adulto ni a un feto de mayor tamaño puede producir anormalidades permanentes si se aplican a fetos en estadios tempranos de su desarrollo. El consumo masivo de alcohol, tabaco y opiáceos también afecta la organogénesis normal; las mujeres alcohólicas con frecuencia tienen abortos espontáneos durante el primer trimestre.

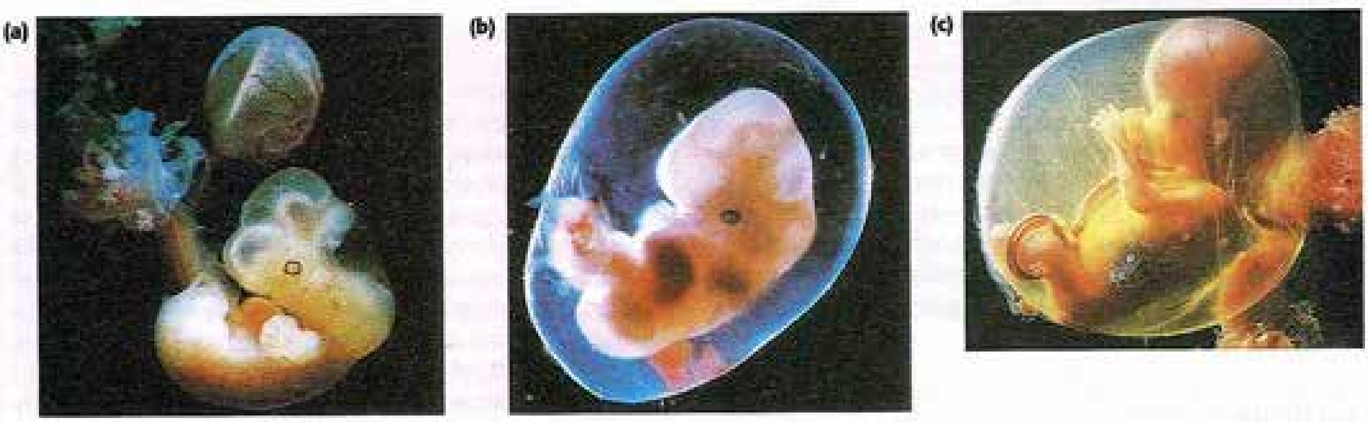


Fig. 42-19. ETAPAS DEL PRIMER TRIMESTRE DEL DESARROLLO FETAL HUMANO. ***(a)*** *Alrededor de la quinta semana, el embrión tiene 10 milímetros de largo. Pueden verse su cerebro en desarrollo, un ojo, el esbozo de las manos y una cola larga. El saco vitelino se puede observar en la parte superior.* ***(b)*** *A las seis semanas, el embrión ha crecido hasta 15 milímetros de longitud. Flota en la cavidad amniótica y su corazón late rápidamente. El cerebro continúa creciendo y los ojos están más desarrollados. El objeto rojo oscuro en la región abdominal es el hígado. Se han formado pliegues de la piel que darán origen a las orejas.* ***(c)*** *Aunque la cabeza de un feto de 12 semanas es desproporcionadamente grande, sus características son claramente humanas. Los dedos de las manos y de los pies están desarrollados por completo y se han formado las orejas y los párpados. Los párpados están fusionados y seguirán cerrados durante los siguientes tres meses. El cordón umbilical, que conecta al feto con la placenta, contiene una vena y dos arterias.*

aumenta enormemente las contracciones uterinas durante el trabajo de parto.

La primera etapa, de dilatación, que por lo habitual dura entre 2 y 16 horas, comienza con el inicio de las contracciones del útero y finaliza con la dilatación completa o apertura del cuello del útero. En el comienzo, las contracciones uterinas ocurren a intervalos de unos 15 a 20 minutos y son relativamente suaves. Hacia el final del período de dilatación, las contracciones son más fuertes y se presentan cada uno o dos minutos. En este momento, la apertura del cuello es de unos 10 centímetros. En esta etapa suele producirse la rotura del saco amniótico (también llamado "bolsa de aguas"), con la expulsión de líquidos.

La segunda etapa, o etapa de expulsión, dura entre 2 y 60 minutos. Comienza con la dilatación completa del cuello y la aparición de la cabeza del bebé en el cuello del útero, llamada *coronación*. Las contracciones de esta etapa duran 50 a 90 segundos y están separadas entre sí por intervalos de uno o dos minutos.

La tercera etapa, o etapa placentaria, comienza inmediatamente después del nacimiento del bebé. También implica contracciones del útero y la expulsión de líquido, sangre y finalmente de la placenta completa con el cordón umbilical unido. Esta etapa también se denomina posnacimiento. Posteriormente, continúan produciéndose contracciones uterinas menores que ayudan a detener el flujo sanguíneo y a que



Fig. 42-20. EL NACIMIENTO DE UN BEBÉ. *Cuando el cordón umbilical –la cuerda "salvavidas" del bebé durante su desarrollo– se corta, el bebé comienza una existencia independiente de su madre. En un parto normal, 5 a 6 minutos después de su salida a través del canal de parto, el bebé humano está alerta y sus pupilas están dilatadas, aun en presencia de luces brillantes. Esta condición de alerta, que puede desempeñar una función en el enlace del recién nacido con su madre en la primera hora de vida, es el resultado de una descarga de adrenalina y noradrenalina similar a la de la reacción de "lucha o huida" (véase cap. 31, Sistema nervioso autónomo: simpático y parasimpático). El nacimiento impone un gran estrés al bebé al ser empujado y comprimido por las contracciones uterinas y puede haber una escasez temporal de oxígeno cuando los vasos sanguíneos del cordón umbilical se cierran. Los reflejos, de un modo similar al reflejo de buceo de los mamíferos marinos, alteran los patrones de la distribución sanguínea protegiendo a los órganos vitales, en particular el cerebro, el corazón y los pulmones, que deben comenzar a funcionar inmediatamente después del nacimiento.*

el útero comience a retornar a su tamaño y estado previos al embarazo.

El bebé emerge desde el encierro cálido y protector en el que había estado nutrido y pudo crecer durante 9 meses. El cordón umbilical –hasta ese momento su cuerda salvavidas– se pinza y se corta inmediatamente después del parto. El segmento restante se seca, cae a los pocos días y queda la marca de origen, el ombligo. El bebé llora con su primer aliento, comienza a respirar con regularidad y, así, se inicia su existencia independiente (fig. 42-20).

Epílogo

¿Cuándo comienza una vida humana particular? ¿Cuando el espermatozoide se encuentra con el oocito? ¿Cuando el embrión se transforma en un feto? ¿Cuando el bebé se hace viable como una entidad independiente? En un sentido evolutivo, ninguno de estos hechos marca el comienzo de la vida. La vida comenzó hace más de 3.000 millones de años y desde entonces se transmitió de organismo a organismo, generación tras generación, hasta el presente y se proyecta hacia el futuro, más allá de lo que la mente humana pueda avizorar. Cada nuevo organismo es, así, un participante temporal en el hilo continuo de la vida. Del mismo modo lo es cada espermatozoide, cada oocito y, de hecho –en cierto sentido–, cada célula viva. Sin embargo, cada individuo es una combinación única de herencia y experiencia que jamás podrá repetirse y que, por lo tanto, es irreemplazable. Pero desde la perspectiva de la continuidad biológica, una vida humana no dura más que el pestañeo de un párpado.

En síntesis

Se forma el cigoto: la fecundación

1. Las contribuciones del oocito y el espermatozoide al cigoto son desiguales. El oocito aporta la mayor parte del citoplasma (rico en nutrientes), ribosomas, mRNA y mitocondrias. El espermatozoide sólo aporta su núcleo haploide y uno de sus centríolos, que formará el centrosoma del cigoto y guiará las posteriores divisiones mitóticas.
2. En los vertebrados, el espermatozoide provoca la reorganización del citoplasma del oocito y se establecen así la simetría y los ejes corporales del embrión. La distribución desigual de los nutrientes y los factores citoplasmáticos en el citoplasma del oocito establecen las condiciones para la determinación, la diferenciación y la morfogénesis que ocurrirán más tarde. La zona rica en nutrientes se denomina hemisferio vegetal; la que es pobre en vitelo, hemisferio animal.
3. Mediante el proceso de segmentación, que implica una serie de divisiones mitóticas, el embrión se transforma en un organismo multicelular. La mórula es el embrión temprano que carece de cavidad interna. A medida que las células se dividen, se forma el blastocele, una cavidad llena de líquido; en esta etapa, el embrión se denomina blástula y sus células, blastómeras.
4. El patrón de segmentación depende de la cantidad y de la distribución de los nutrientes en el oocito. En los embriones con poco vitelo (erizo de mar), la segmentación es uniforme, abarca el

En síntesis *(Cont.)*

embrión entero y forma células de tamaño similar. El resultado es una blástula hueca, formada por una sola capa celular. Si la cantidad de vitelo es mayor (anfibios), la división del huevo es desigual y las células del hemisferio vegetal resultan más grandes. Los huevos de las aves, los peces y los reptiles tienen una gran cantidad de vitelo que impide la segmentación del huevo. Sólo se divide una capa delgada en la parte superior del vitelo y produce el blastodisco, una blástula con forma de rombo. Los mamíferos monotremas también se desarrollan a partir de un blastodisco.

Establecimiento del plan corporal: la gastrulación

5. El proceso de gastrulación produce tres capas embrionarias: el endodermo, el mesodermo y el ectodermo. En el erizo de mar, este proceso comienza con la invaginación de las células del polo vegetal que se mueven hacia el polo animal. Estas células forman una cavidad nueva: el arquenterón, que originará el tubo digestivo. Su abertura en el polo vegetal es el blastoporo, que dará origen al ano del animal. En el polo opuesto se forma la boca.
6. En los anfibios, la gastrulación se inicia en el futuro lado dorsal del embrión, cuando un grupo de células migra al interior de la blástula. Este movimiento forma una hendidura, el labio dorsal del blastoporo. A medida que las células avanzan, forman las paredes del arquenterón y desplazan al blastocele hasta que desaparece. El labio dorsal se expande lateralmente; forma los labios laterales y un labio ventral que da lugar al blastoporo completo. Hacia el final de la gastrulación, a partir de una zona del mesodermo dorsal, se forma la notocorda. El ectodermo neural origina el tubo neural, que dará lugar al encéfalo y a la médula espinal. Casi al mismo tiempo, dos "cintas" de mesodermo a cada lado de la notocorda se condensan y se separan para formar los somitos, estructuras que originarán las vértebras y los músculos esqueléticos. En el mesodermo se forma el celoma o cavidad corporal. Así quedan establecidas las principales características del anfibio.
7. En los embriones de las aves, el blastodisco se establece sobre un gran volumen de vitelo. En la superficie del blastodisco aparece la línea primitiva, una línea visible, análoga a un blastoporo alargado, característica de la gastrulación de las aves, los reptiles y los mamíferos. A través de esta línea, los precursores endodérmicos y mesodérmicos migran al interior del embrión.
8. El huevo amniota fue una de las características más importantes en el éxito de los vertebrados porque, al contener su propia reserva de agua, permitió la independencia del medio acuático. El agua está contenida en cuatro membranas de origen embrionario: el saco vitelino, la alantoides, el corion y el amnios. Las células del saco vitelino digieren el vitelo; sus vasos sanguíneos llevan alimento al embrión. El amnios determina un espacio lleno de líquido, la cavidad amniótica, que rodea al embrión, evita su desecación y lo protege de daños mecánicos y térmicos. La membrana más externa, el corion, rodea a todas las demás y permite el intercambio gaseoso. En los mamíferos tiene funciones endocrinas, inmunitarias, nutritivas y respiratorias. La alantoides acumula sustancias de desecho. En las aves y los reptiles, los desechos nitrogenados se convierten en ácido úrico, que es insoluble en agua y poco tóxico.

La interacción de los tejidos

9. La potencialidad de desarrollo de muchos tipos de células se limita durante la gastrulación. El destino de estas células depende de las interacciones entre diferentes tejidos. En los anfibios, el primer tejido que se diferencia es el labio dorsal del blastoporo. Las células dorsales del hemisferio vegetal producen señales químicas que actúan sobre el organizador de Spemann-Mangold, un conjunto de células que emite nuevas señales dirigidas a otras células.

Los sistemas de órganos: la organogénesis

10. Los embriones de todos los vertebrados son muy semejantes en los estadios tempranos del desarrollo. Las características particulares de clase, orden y especie aparecen durante el desarrollo tardío. El ectodermo forma la piel, el cerebro y otras estructuras nerviosas; el endodermo forma el tubo digestivo, sus glándulas anexas y el sistema respiratorio; el mesodermo forma el tejido conectivo, las células sanguíneas, el corazón, el sistema urogenital y la mayoría de los órganos internos.
11. La organogénesis es la formación de los sistemas de órganos; ocurre en las últimas etapas del desarrollo, después de la segmentación y de la gastrulación. Durante la organogénesis, los tejidos primarios formados durante la gastrulación crecen y se diferencian. Este proceso es esencialmente el mismo en todos los vertebrados. No hay ningún sistema de órganos que derive de un solo tipo de tejido.

Etapas del desarrollo del embrión humano

12. La primera diferenciación celular en el desarrollo de los mamíferos se produce cuando se diferencian dos grupos de células en la mórula: unas pocas células internas, rodeadas por un grupo mayor de células externas. Estas células externas constituyen el trofoblasto, que participa en la implantación del embrión en la pared uterina y da origen al corion. El macizo o masa celular interna da origen al embrión propiamente dicho y a las membranas extraembrionarias. En el momento de la formación del blastocele, el embrión recibe el nombre de blastocisto.
13. La transcripción del genoma embrionario se activa en el estadio de 4 a 8 células. Durante el pasaje del embrión a través de la trompa de Falopio, la zona pelúcida se mantiene intacta y de este modo impide la adhesión del embrión a la trompa. Al llegar al útero, la zona pelúcida se rompe y el embrión se adhiere a la pared uterina, por lo general durante el día 6 del desarrollo.
14. La implantación requiere un "diálogo" entre dos organismos con diferente dotación inmunológica y genética: el embrión y la madre. Puede ocurrir entre los días 6 y 10 después de la ovulación. El trofoblasto sólo se puede adherir e invadir el endometrio durante ese lapso. Este proceso implica una sincronización precisa entre el desarrollo del blastocisto y la receptividad uterina. La im-

En síntesis (Cont.)

plantación se inicia por la aposición entre las células del trofoblasto y el endometrio, sin una conexión entre ambos. Luego se produce una adhesión más firme y, finalmente, ocurre la invasión: el trofoblasto prolifera y penetra a través del epitelio endometrial, "hundiéndose" en el útero.

15. Las membranas extraembrionarias se desarrollan al implantarse el embrión. El saco vitelino no tiene vitelo. La primera segregación de células dentro de la masa celular interna forma el hipoblasto. Sobre el hipoblasto se encuentra el epiblasto, que contiene las células que generarán al embrión. Dentro del epiblasto se forma el amnios, que encerrará a la cavidad amniótica. El corion, la porción embrionaria de la placenta, le permite al feto tomar oxígeno y nutrientes de la madre, produce hormonas que ayudan a retener el embrión en el útero y reguladores de la respuesta inmunitaria que evitan el rechazo materno del embrión. Alrededor del día 14 comienzan a formarse las vellosidades coriónicas que constituirán la placenta madura. En los seres humanos, la alantoides es un saco vestigial que se origina alrededor del día 16 del desarrollo.

16. La placenta es una masa discoide de tejido esponjoso, que se forma por la interacción entre el endometrio y el corion extraembrionario. A través de la placenta se producen todos los intercambios entre la madre y el embrión.

17. Los sistemas circulatorios extraembrionarios y materno no están conectados de manera directa. Esto impide que se mezclen las células sanguíneas de la madre y del embrión. Las moléculas se difunden desde el torrente sanguíneo materno, a través del tejido placentario, a los vasos sanguíneos del embrión. Los productos de desecho del embrión pasan desde la placenta al torrente sanguíneo de la madre.

18. Desde la perspectiva del sistema inmunitario de la madre, el componente coriónico de la placenta es un tejido extraño y puede generar una respuesta inmunitaria mediada por células. Sin embargo, en la mayoría de los embarazos no hay respuesta inmunitaria a los tejidos embrionarios porque ocurre una supresión inmunitaria selectiva.

19. Durante los primeros dos meses se forman todos los órganos y sistemas principales. En el segundo trimestre, los movimientos del feto se hacen obvios para la madre. Durante el cuarto mes se forma el esqueleto. Hacia el final del quinto mes aparece pelo en la cabeza y las cejas y el cuerpo está cubierto por un vello difuso y suave. En el sexto mes, la piel es roja y rugosa, la cubierta que protege al feto contra las abrasiones es abundante y los reflejos son más vigorosos. En el intestino hay una masa de células muertas y bilis, el meconio, que permanece allí hasta después del nacimiento. En el último trimestre, el feto incrementa su tamaño y su peso. En el transcurso del último mes de embarazo, el feto empieza a adquirir anticuerpos de la madre, proceso que continúa después del nacimiento, a través de la leche materna. Durante el último mes de embarazo, la velocidad de crecimiento del feto disminuye.

20. Para calcular la fecha probable del parto, se cuentan 266 días a partir de la concepción o 290 días después del comienzo del último período menstrual. El parto es desencadenado por señales hormonales y mecánicas. Se divide en tres etapas: de dilatación, de expulsión y placentaria. La relación entre progesterona y estrógenos es el factor hormonal determinante de los acontecimientos del parto. También es importante la acción de la oxitocina.

21. La dilatación dura entre 2 y 16 horas, comienza con el inicio de las contracciones del útero y finaliza con la dilatación completa del cuello uterino. Hacia el final de este período se rompe el saco amniótico y el líquido que contiene es expulsado. La expulsión del feto dura entre 2 y 60 minutos. Comienza con la dilatación completa del cuello y la aparición de la cabeza del bebé (coronación). La etapa placentaria comienza inmediatamente después del nacimiento del bebé. También implica contracciones del útero y la expulsión de líquido, sangre y la placenta completa con el cordón umbilical. Luego, las contracciones uterinas continúan y ayudan a detener el flujo sanguíneo y a que el útero retome a su tamaño y estado previos al embarazo.

Cuestionario

1. En 1924, Hans Spemann y Hilde Mangold publicaron su artículo en el que presentan su experimento: tomaron un grupo de células de un embrión temprano de rana y lo trasplantaron a otra parte del mismo embrión. Al día siguiente observaron que las células trasplantadas habían iniciado un nuevo esbozo de sistema nervioso central. El resultado fue el desarrollo de dos animales siameses a partir de un solo embrión. Spemann denominó "grupo organizador" a las células trasplantadas, porque pueden determinar un eje embrionario. En la actualidad se sabe que de ese grupo de células surgen dos estructuras: la notocorda y la placa del piso del tubo neural (que va a dar lugar al sistema nervioso central). La activación génica cumple un papel primordial en la formación de las estructuras básicas para el desarrollo del embrión. El gen *sonic hedgehog*, por ejemplo, es el responsable de la formación de la placa del piso y de la notocorda. Este gen es activado por el producto de otro gen, llamado *notch*. El conocimiento del delicado balance de señales que intervienen en el desarrollo embrionario hará posible entender mejor cuál es la función del organizador. Los expertos sostienen que el estudio de estos procesos podría constituir una "mina de oro". ¿A qué se debe esta afirmación?

Cuestionario *(Cont.)*

2. Durante los siglos XVII y XVIII surgieron distintas teorías que intentaban explicar cómo se produce el desarrollo de los embriones. Junto a las viejas doctrinas creacionistas, aparecieron nuevas ideas mecanicistas. Los preformistas, como Antoine van Leeuwenhoek, sostenían que los espermatozoides son animales completamente formados (homúnculos), que comienzan a crecer una vez que se instalan en el útero. Otros investigadores afirmaban que el animal completamente formado se encuentra en el óvulo e inicia el desarrollo cuando recibe el estímulo de los espermatozoides. Otros autores apoyaban hipótesis epigenetistas. El término epigénesis había sido utilizado por primera vez por William Harvey y significa que el embrión adquiere su forma definitiva de manera gradual, mediante una sucesión de estadios, a partir de un estadio inicial simple. Pierre Maupertuis señaló que la herencia se debe transmitir por partículas que, procedentes del padre y de la madre, se unen por afinidad. Relacione estas ideas con el concepto actual de desarrollo.
3. En los ratones, la capa externa del esmalte de los dientes es fabricada por el tejido epitelial, pero la dentina y el hueso son fabricados por el mesénquima (tejido que deriva del mesodermo). En ausencia de tejido epitelial, el mesénquima fabrica solamente el hueso. Además, el epitelio sólo produce esmalte cuando es estimulado por la presencia de dentina. En 1980, E. J. Collar y C. Fisher publicaron en la revista *Science* los resultados de un extraño experimento: mezclaron tejido epitelial de embrión de pollo y mesénquima de embrión de ratón y observaron que el tejido de ratón fabricaba dentina. En algunos casos, se llegaron a formar dientes completos. Dado que las aves no poseen dientes desde hace millones de años, ¿cuál es la explicación de estos resultados?
4. En la mayoría de los peces, las branquias están sostenidas por unas estructuras llamadas arcos branquiales. Estas estructuras se forman también en los embriones de los mamíferos. ¿Por qué razón se mantendrán en un grupo animal que no posee branquias?
5. La "prueba del hámster", usada habitualmente en los laboratorios de reproducción asistida, consiste en la observación de los cromosomas de un cigoto interespecífico o del embrión en el estadio de dos células. Estos cigotos y embriones surgen de la fecundación *in vitro* de oocitos de hámster desprovistos de la zona pelúcida con espermatozoides humanos previamente capacitados. La "prueba del hámster" se realiza para poder analizar los cromosomas de los espermatozoides humanos, cuyo juego haploide constituye un núcleo tan compacto que lo torna inasequible a la observación. Sin embargo, al fecundar un oocito de hámster con un espermatozoide humano, los cromosomas humanos se vuelven visibles y analizables al microscopio cuando entran en actividad mitótica los pronúcleos del cigoto hámster-humano. ¿Por qué debe ser eliminada la zona pelúcida?



El comportamiento animal

La verdad en la ciencia puede definirse como la hipótesis de trabajo más adecuada para abrir el camino a la siguiente mejor hipótesis.

KONRAD LORENZ

El estudio comparativo de los patrones de comportamiento de los animales en su medio natural y la elaboración de hipótesis vinculadas con sus orígenes evolutivos se conoce como **etología** (del griego *ethos*, "carácter" o "costumbre"). Los pioneros en esta área fueron los zoólogos europeos Konrad Lorenz (1903-1989), Niko Tinbergen (1907-1988) y Karl von Frisch (1886-1982). La amplitud del campo de los estudios sobre comportamiento es enorme y se extiende desde las investigaciones de laboratorio en organismos animales y no animales –como las bacterias– hasta estudios a largo plazo de animales en su medio natural.

Virtualmente todos los organismos, desde los procariontes más simples a los animales más complejos, "actúan", es decir, buscan ambientes adecuados en los cuales puedan obtener nutrientes y moléculas esenciales como agua y oxígeno, y mantener la homeostasis (véase cap. 1, Las características de los seres vivos). Con frecuencia, evitan convertirse en alimento de otros organismos y generan descendientes, procesos que pueden involucrar patrones complejos de defensa, cortejo, apareamiento y paternidad. Estas actividades, junto con muchas otras, son las que constituyen lo que llamamos **comportamiento** (fig. 43-1).

Evolución del comportamiento

Actualmente, los etólogos consideran que las características del comportamiento de un organismo –su sensibilidad y sus patrones de respuesta a estímulos particulares– son producto de la selección natural, tanto como lo son la forma de un diente o el mecanismo de regulación de los niveles de colesterol en la sangre. Los factores que gobiernan la evolución de las características del comportamiento son iguales a los que se aplican a cualquier otro rasgo:

1. *En una misma población hay variaciones en las características de comportamiento entre los organismos que la integran.*
2. *Parte de estas variaciones están determinadas genéticamente, es decir, están influidas por la presencia de alelos o combinaciones de alelos particulares.*
3. *Los individuos con ciertas variantes alélicas, en un ambiente determinado, tienden a tener mayor éxito reproductivo que los individuos portadores de otras variantes.*
4. *Como resultado de este mayor éxito reproductivo, ciertos alelos tienden a aumentar su frecuencia en el reservorio génico de la población (véase cap. 18, Principios básicos de la genética de poblaciones) generación tras generación, lo cual hace que en esa población se consolide el comportamiento determinado por esos alelos.*



Fig. 43-1. EL COMPORTAMIENTO DEL CUCLILLO. *En muchas especies de aves, el primer comportamiento que aparece en los polluelos es levantar la cabeza hacia sus padres con la boca totalmente abierta. El comportamiento de respuesta de los padres es regurgitar la comida dentro de la boca abierta. El pájaro pequeño es el adulto de acentor común. Esta cría (el pájaro más grande de la foto), sin embargo, es un impostor, ya que se trata de una cría de cuclillo. Su madre verdadera vigiló el nido del acentor hasta que hubo dos o tres huevos y, en ausencia de los adultos, sacó un huevo de los ya puestos y puso uno suyo. Aunque los cuclillos son mucho más grandes que los acentores, sus huevos son aproximadamente del mismo tamaño. El tiempo de incubación es menor y, en consecuencia, el polluelo cuclillo eclosiona primero. Una vez que salió del huevo, aún ciego y desnudo, acarrea los huevos del acentor sobre un pliegue especial de su espalda y los empuja hacia el borde del nido, lanzándolos fuera de éste. De esta manera, el cuclillo tiene el monopolio de toda la comida que, de otra manera, se dirigiría a las crías verdaderas del acentor hembra. Mientras tanto, la madre biológica del cuclillo ha conseguido colocar ocho o más huevos en nidos de otros pájaros.*

Las bases biológicas del comportamiento

El comportamiento –ya se trate del de una bacteria que se dirige hacia una fuente de alimento o el complejo comportamiento de cuidado de las crías en los primates– está en estrecha vinculación con la información genética. Sin embargo, esto no implica necesariamente que haya genes específicos que codifiquen aspectos particulares de todo tipo de comportamiento. En general, los pasos que median entre una secuencia de nucleótidos y un comportamiento, aun el de un organismo muy simple, son muchos y muy complejos.

El proceso implica, por lo menos, la síntesis de moléculas específicas, su organización en estructuras particulares capaces de recibir y responder a los estímulos, el desarrollo de vías –eléctricas o químicas– para la transmisión de información dentro del organismo y la modificación de esas estructuras y vías como resultado de las interacciones del organismo con su ambiente.

Como vimos en los capítulos 31 a 34, el sistema nervioso integra la información sensorial procedente del ambiente y, a partir de los resultados de ese procesamiento, se genera una "salida motora" que actúa, además, en coordinación con el sistema endocrino regulando la "salida comportamental". A través de señales químicas (neurotransmisores), puede controlar la secreción de determinadas hormonas. Diferentes hormonas, a su vez, pueden interactuar con receptores específicos en el nivel del sistema nervioso central y así, modificar, entre otros, los niveles de agresividad, el comportamiento sexual o el alimentario. Por ejemplo, una rata hembra castrada y tratada con las hormonas sexuales adecuadas podrá exhibir el comportamiento sexual correspondiente al apareamiento, que incluye una postura adecuada para ser montada por el macho, que tendría en condiciones normales (recuadro 43-1, *Las preguntas acerca del comportamiento*).

La genética que subyace al comportamiento

Los productos de determinados genes actúan de manera directa o indirecta sobre el comportamiento de un individuo, por ejemplo, influyendo en el desarrollo de circuitos neuronales en el sistema nervioso que mediarán la respuesta de comportamiento. La mayor parte de los comportamientos están influidos por un gran número de genes, lo que a menudo dificulta el estudio de su base genética.

Un ejemplo de un comportamiento con una base genética simple es el de los ritmos circadianos de actividad-reposo que se observan en la mosca *D. melanogaster*. La mayoría de los adultos de esta especie presentan ciclos de actividad-reposo de 24 horas: 12 horas de actividad (caminar, volar) seguidos por períodos de 12 horas de reposo. Sin embargo, algunos individuos carecen de regularidad en esos ciclos y otros individuos presentan ciclos de 19 o de 29 horas de duración. Cuando se aparearon moscas con ciclos de distinta duración, los descendientes tuvieron ciclos de duración tales que indicaron que los ritmos están determinados por un único gen y que las diferencias en comportamiento son el resultado de distintos alelos de ese gen. El uso de técnicas moleculares demostró que los distintos alelos diferían sólo en un par de nucleótidos (en una cadena de más de 3.500 pares de bases). Por otra parte, se realizaron experimentos en los que se inyectaron plásmidos que tenían incorporado a su DNA el alelo típico (ciclo de 24 horas) a embriones de moscas que presentaban ciclos irregulares. El resultado fue que esas moscas, al desarrollarse como adultos, presentaron ciclos de actividad-reposo de 24 horas. La transformación genética de los embriones había restituido el comportamiento estándar.

Esta serie de experimentos permite mostrar que para el caso considerado existía una relación directa entre genes y comportamiento. Sin embargo, en la mayoría de los comportamientos, esta relación es más compleja. En cuanto a la base genética, existen genes con efectos múltiples –genes pleiotrópicos (véase cap. 8, Un gen afecta más de una característica: el fenómeno de pleiotropía)– que desempeñan un papel importante. Más a menudo, las características de comportamiento son el resultado de patrones de herencia poligénicos (véase cap. 8, La acción de varios genes: herencia poligénica), o sea, dependen de la acción integrada de los alelos de un gran número de genes. Por otra

Recuadro 43-1

Las preguntas acerca del comportamiento

Imaginemos un día de primavera en un parche de bosque en medio de un pastizal. Un macho de chingolo (*Zonotrichia capensis*) emite su canto repetidamente desde una rama. ¿Por qué presenta este comportamiento? Esta pregunta, según postuló Niko Tinbergen, puede contestarse de distintas formas:

1. En términos de los *mecanismos fisiológicos que subyacen al comportamiento* en cuestión. El aumento del fotoperíodo –período diario de luz– durante la primavera genera un aumento de los niveles circulantes de hormonas sexuales que actúan sobre ciertas áreas del cerebro (los núcleos del canto) que controlan una estructura denominada *siringe*. Esta estructura posee membranas que vibran con el paso del aire y se produce el sonido que escuchamos.
2. En términos de la *ontogenia o desarrollo del comportamiento* en cuestión. Los chingolos aprenden el canto porque en un momento determinado de su vida escuchan cantar a sus padres y a los vecinos de su misma especie. Si ellos fuesen privados de esa experiencia sensorial desarrollarían un canto incompleto y más simple.
3. En términos del *valor adaptativo o "función" que cumple ese comportamiento*. Los chingolos cantan porque, de esta manera, atraen hembras a su territorio y, además, comunican a otros machos que ese territorio está ocupado.
4. En términos de la *historia evolutiva de ese comportamiento*. Los chingolos pertenecen a un grupo de aves cuyos ancestros desarrollaron una estructura (la siringe) y un sistema que controla esa estructura (núcleos del canto en el cerebro). Por medio de esta estructura producen cantos más complejos. Otros grupos de aves que carecen de esas estructuras producen cantos más simples.

Es importante tener presente que estas respuestas corresponden a distintos niveles de explicación de un mismo fenómeno y que estas explicaciones están estrechamente vinculadas entre sí. Algunos investigadores agrupan las explicaciones en términos de mecanismos fisiológicos y del desarrollo (interacciones entre el genotipo y el ambiente) bajo el nombre de "causas próximas" del comportamiento y las explicaciones en términos del valor adaptativo y de la historia evolutiva de ese comportamiento con la denominación de "causas últimas" del comportamiento.

parte, muchos comportamientos se encuentran fuertemente influidos por la experiencia, es decir, están sujetos a procesos de aprendizaje.

Comportamientos fijos *versus* comportamientos flexibles

Los primeros etólogos notaron que algunos patrones de comportamiento, como la apertura de la boca de un pichón, la succión de un bebé humano o el lengüetazo de un sapo que intenta capturar una mosca, se desarrollan con un mínimo de experiencia previa. Aunque el comportamiento puede refinarse con posterioridad, el patrón en apariencia aparece esencialmente completo la primera vez que el organismo se encuentra frente al estímulo pertinente. Este patrón de comportamiento, llamado *innato*, tiende a ser estereotipado, rígido y predecible. Además, no tiene un control de retroalimentación externo, es decir, una vez que se dispara, prosigue paso a paso hasta su finalización. Estos comportamientos contrastan con otros que son *flexibles*, más sensibles a influencias del ambiente.

Los *comportamientos fijos* o *estereotipados* son iniciados por estímulos externos, llamados *estímulos señal*. Un ejemplo de estos comportamientos, que estudiaron Lorenz y Tinbergen, es el comportamiento de reintroducción de los huevos al nido de los gansos cenizos. Estos gansos hacen uso de algunas depresiones en el suelo que les sirven como nidos. Cuando un huevo rueda fuera del nido, la gansa lo recupera a través de una secuencia estereotipada de movimientos (fig. 43-2). Sin embargo, si el huevo se desvía y queda fuera de su alcance, la gansa prosigue con la secuencia de comportamientos estereotipados aunque el huevo ya no esté presente.

Por medio de modelos que imitan los estímulos señal naturales, los etólogos identificaron los "estímulos liberadores" de numerosos comportamientos estereotipados. Por ejemplo, los vientres rojos de los machos de peces espinosos en estado reproductor son liberadores no sólo del comportamiento de apareamiento estereotipado de las hembras, sino también de las interacciones agresivas entre los machos. Tinbergen elaboró una serie de modelos con los cuales demostró que un pez espinoso macho reacciona mucho más agresivamente ante un modelo muy evidente de un macho con vientre rojo que ante una réplica perfecta de un pez espinoso sin la coloración roja (fig. 43-3).

Como vimos, todos los comportamientos, aun aquellos que se ven relativamente completos cuando se despliegan por primera vez, dependen no sólo de los genes que porta ese organismo, sino también de las interacciones entre esos genes y el ambiente en el que se desarrolla el organismo. Un ejemplo de la "sutil" influencia del ambiente en el desarrollo del comportamiento es la conducta agresiva de ciertos ratones. El cerebro de los mamíferos puede ser masculinizado o feminizado según el ambiente hormonal al que el embrión está expuesto durante su desarrollo. En el útero materno, un ratón macho puede estar rodeado por dos hermanas, una hermana y un hermano, o dos hermanos. Los embriones liberan hormonas sexuales (las hembras liberan estradiol y los machos, testosterona) que pasan al líquido amniótico. De esta forma, un ratón macho rodeado por dos hermanos durante su desarrollo estuvo expuesto a un ambiente más rico en testosterona que un ratón que estuvo rodeado por dos hermanas. Estas diferencias en el "ambiente uterino" están asociadas con un nivel mayor de agresividad al llegar a la madurez sexual en los ratones que estuvieron rodeados por hermanos que los que estuvieron rodeados por hermanas.

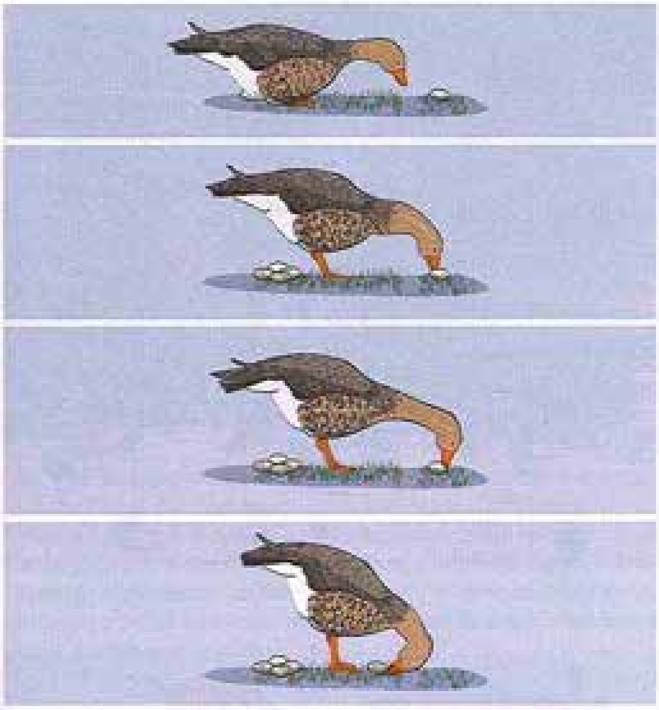


Fig. 43-2. COMPORTAMIENTO ESTEREOTIPADO DE LA GANSA CENIZO. *Por medio de este comportamiento estereotipado, la gansa cenizo recupera un huevo que ha rodado fuera del nido. Primero, estira su cuello hacia el huevo y luego comienza a hacerlo rodar debajo de su pico. Por medio de una serie de movimientos laterales de su cabeza, lo hace rodar hacia atrás, en línea recta hacia el nido. Ocasionalmente, dado que no es una esfera perfecta, el huevo resbala hacia un costado. Sin embargo, la gansa continúa con los movimientos de recuperación durante todo el camino de regreso al nido, aunque ya no haya ningún huevo que recuperar.*

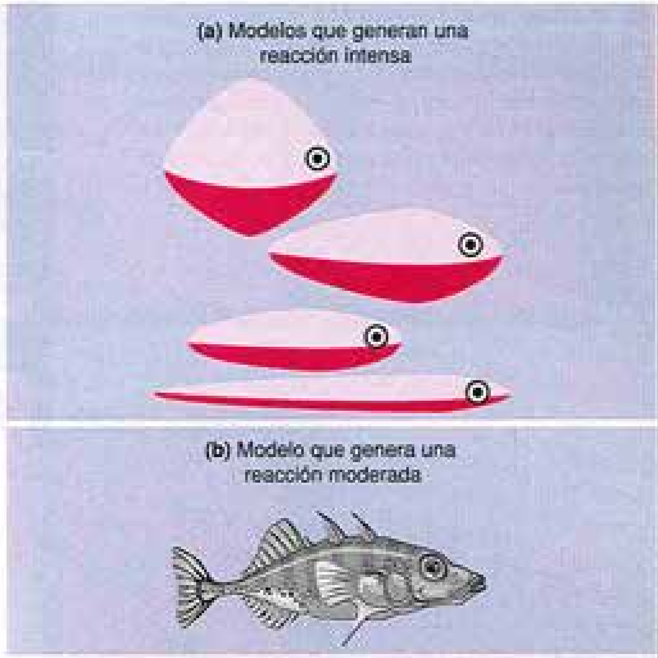


Fig. 43-3. MODELOS DE UN PEZ MACHO USADOS POR TINBERGEN EN SUS EXPERIMENTOS CON EL PEZ ESPINOSO. *Los colores son la señal que desencadena muchos comportamientos estereotipados en diferentes especies animales.* ***(a)*** *Modelos de peces machos, pintados de rojo en la superficie ventral. Estos modelos generaron reacciones mucho más intensas en los machos territoriales y en las hembras del pez espinoso (agresividad en los machos y atracción en las hembras) que* ***(b)*** *la réplica exacta de un macho sin color. Tinbergen, Lorenz y von Frisch compartieron el Premio Nobel en 1973 por sus investigaciones sobre comportamiento animal.*

Tipos de aprendizaje

Un gran número de comportamientos se relacionan con el **aprendizaje**, un proceso en el cual las respuestas del organismo se modifican como resultado de la experiencia.

En los organismos con un cerebro simple, como los insectos, la mayoría de los comportamientos son estereotipados. Por el contrario, en organismos con un cerebro complejo y un ciclo de vida prolongado, como los primates, una gran proporción del repertorio de comportamientos depende fundamentalmente de la experiencia del individuo. Sin embargo, hay excepciones.

Aprendizaje por habituación

Una de las formas más simples de aprendizaje, y una de las más fáciles de comprobar, es la **habituación**. Por medio de la habituación, un animal aprende a ignorar un estímulo repetido. Una paloma recién llegada a una plaza se asustará las primeras veces que un auto frene bruscamente cerca de ella pero, con el tiempo, ignorará los ruidos. En la habituación, un organismo reduce o suprime la respuesta a un estímulo persistente (fig. 43-4). La disminución a largo plazo en la respuesta observada en la habituación no es causada por la fatiga muscular, sino que es el resultado del proceso de aprendizaje. La habituación también es diferente de la *adaptación sensorial* (véase cap. 32, El sistema somatosensorial), en la que la respuesta disminuye sólo en forma temporaria frente a un estímulo. Por ejemplo, los receptores gustativos de una mosca se adaptan a la presencia de moléculas de azúcar y suprimen su actividad aunque estén sumergidos en una solución azucarada que los estimula permanentemente. La respuesta de la babosa de mar *Aplysia* a un toque suave y repetido en su zona ventral es un buen ejemplo de habituación y permitió estudiar con mayor profundidad los mecanismos neuronales subyacentes (véase cap. 33, Modificación sináptica). La habituación tiene un significado adaptativo importante. Ciertas respuestas que en un principio son útiles, dejan de serlo y comienzan a representar un consumo superfluo de tiempo y energía.

Aprendizaje por asociación

Un tipo de aprendizaje más complejo es la **asociación**, en la que un estímulo llega a conectarse, por medio de la experiencia, con otro estímulo en principio no relacionado.

En nuestra vida diaria nos topamos con innumerables ejemplos de aprendizaje asociativo. Los peces se aproximan a la esquina del acuario cuando se acerca la persona que suele arrojar comida en ese sitio y los perros se excitan al ver su correa porque la asocian con el paseo.

Los primeros estudios sobre aprendizaje asociativo fueron realizados en la década de 1920 por Iván P. Pavlov (véase cap. 37, ensayo 37-1). Durante muchos años, Pavlov se interesó por la fisiología de la digestión y por los estímulos que desencadenaba la salivación. Posteriormen-



Fig. 43-4. HABITUACIÓN EN PALOMAS. *Un ejemplo de habituación se observa en las palomas que se encuentran en las plazas, rodeadas de gente y autos ruidosos. En un principio, las palomas se sobresaltan y huyen al escuchar una frenada brusca o al ver a una persona aproximándose. Sin embargo, gradualmente la reacción de huida se va suprimiendo, hasta un punto tal que ya ni se inmutan al escuchar gritos y bocinas.*

te, Pavlov se dedicó a estudiar la formación de reflejos condicionados, tema sobre el que trabajó hasta su muerte.

En sus experimentos de **condicionamiento clásico**, Pavlov ofrecía cada día a un perro hambriento un trozo de carne. Previo a ello, hacía sonar unas campanas que anunciaban el almuerzo. El perro pronto asoció ambos estímulos, el alimento y el sonido que lo anunciaba, y comenzó a responder salivando frente al sonido de la campana, aun en ausencia de la carne.

Pavlov acuñó los términos **estímulo incondicionado** (en este caso, la carne que por sí sola produce salivación) y **estímulo condicionado** (el sonido de la campana que normalmente no produce salivación; sólo lo hace una vez que el animal lo asocia con el alimento). Cuando el animal aprende a relacionar ambos estímulos, presentados en forma repetida y en el mismo orden, produce una respuesta, que se denominó respuesta condicionada, frente al estímulo condicionado (fig. 43-5).

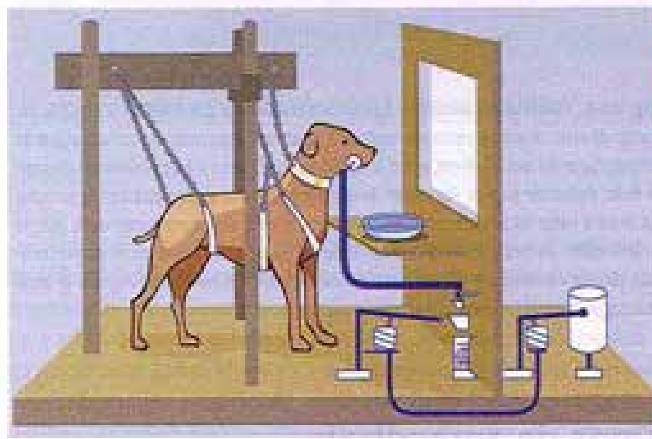


Fig. 43-5. DISPOSITIVO UTILIZADO POR PAVLOV EN SUS EXPERIMENTOS DE CONDICIONAMIENTO CLÁSICO.

Figura interactiva

Otro tipo de aprendizaje es el **condicionamiento operante**, también llamado **aprendizaje por ensayo y error**, según el cual el animal asocia una actividad particular con un castigo o premio. Por ejemplo, una rata colocada en un recinto, después de explorarlo, eventualmente encuentra y presiona, por azar, una palanca, lo que provoca la liberación de una pelotita de alimento. Luego de consumirla, la rata continúa la exploración hasta volver a presionar la palanca. Esta vez toma el alimento más rápido y presiona de nuevo la palanca. La rata ha aprendido a asociar un comportamiento particular con la recepción de comida. Todos estos aprendizajes implican el establecimiento de memorias cuya posible localización ha sido objeto de numerosas investigaciones (véase cap. 33, Aprendizaje y memoria). En ambientes naturales, el aprendizaje asociativo con frecuencia implica ensayo y error. Por ejemplo, los pollos recién nacidos picotean todo objeto que contraste con el fondo. A medida que crecen, aprenden a identificar cuáles son los objetos comestibles y también mejoran la precisión del picoteo.

La impronta (troquelado)

Uno de los mayores aportes de Lorenz a la etología fueron sus estudios sobre el desarrollo de relaciones sociales, especialmente el fenómeno de **impronta** o **troquelado** (en inglés, *imprinting*), otro tipo de aprendizaje asociativo. Este fenómeno está en íntima relación con el reconocimiento de los miembros de la propia especie y la distinción de éstos respecto de los miembros de otras especies. Esta capacidad es de importancia vital para el éxito reproductivo en muchas especies animales y al mismo tiempo constituye un mecanismo vinculado al reconocimiento de la pareja que contribuye a mantener la identidad de las especies (véase cap. 20).

En muchas especies, en particular de aves, este aprendizaje ocurre durante un período crítico específico en la vida temprana del individuo y depende de la exposición a características particulares del progenitor o los progenitores. Una de las experiencias más interesantes de K. Lorenz fue su trabajo con ciertas aves nidífugas que reconocen como "madre" a cualquier objeto animado que realice sonidos rítmicos y que se mueva frente a ellos; es interesante ver las filmaciones de Lorenz seguido por una docena de gansitos en sus primeros momentos de vida fuera del huevo. Esta respuesta de seguimiento de muchas aves jóvenes que siguen de cerca a la madre y permanecen dentro de su área

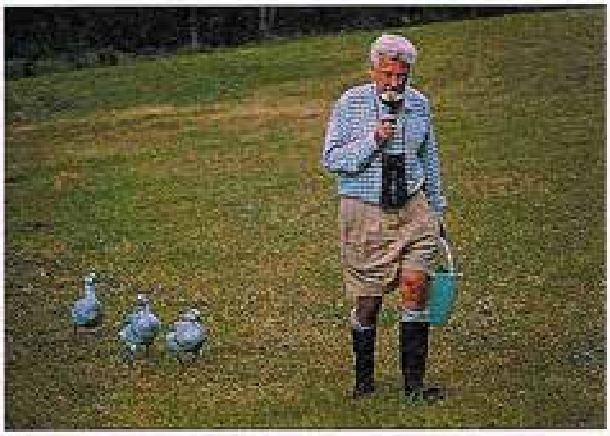


Fig. 43-6. EL TROQUELADO O IMPRINTING. *Muchas especies de aves precoces (capaces de caminar y alimentarse tan pronto nacen) siguen al primer objeto móvil que emita sonidos rítmicos. El objeto habitualmente es la gansa madre, pero puede ser una caja de fósforos o una cuerda, o un miembro de otra especie (como el zoólogo Konrad Lorenz). En muchas especies, este fenómeno, un ejemplo del tipo de aprendizaje que ocurre durante un período crítico breve, conocido como troquelado, también influye en la selección de pareja en el ave adulta.*

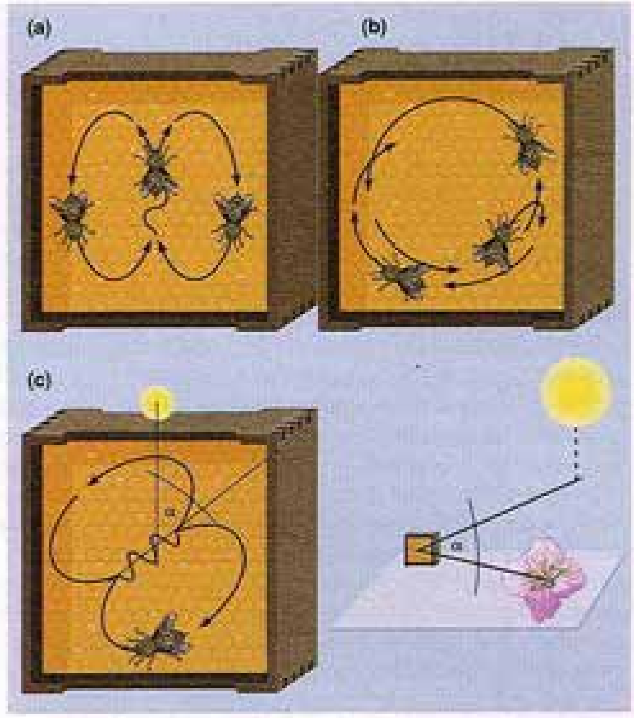


Fig. 43-7. LAS DANZAS DE LAS ABEJAS. *Una abeja que retorna de una fuente de alimento puede realizar dos tipos de danza dentro de la colmena, en completa oscuridad: la danza "en ocho"* **(a)** *y la danza circular* **(b)**. *En la danza del contoneo –o danza en ocho–, la obrera que regresa de una fuente de alimento camina en forma recta sobre el panal moviendo el abdomen hacia los lados. Luego camina en círculo, retoma la caminata recta y repite el comportamiento anterior. Al mismo tiempo produce un sonido característico, aunque no transmite vibraciones. Este comportamiento se repite varias veces y la trayectoria de la abeja describe un ocho. Se demostró que el ángulo que forma el eje de la danza en ocho con la vertical se correlaciona con el ángulo formado entre la dirección del Sol y la de la fuente de alimento* **(c)**. *A medida que la Tierra cambia de posición con respecto al Sol, el ángulo de la danza rota hacia el oeste. La duración del sonido en la parte recta de la danza, así como la longitud de la trayectoria recorrida y su duración, están correlacionadas positivamente con la distancia de la fuente. En la danza circular, la danzarina realiza intensos movimientos en círculo en el sentido de las agujas del reloj y en sentido contrario y emite sonidos sin generar vibraciones a nivel del sustrato. La danza circular se podría interpretar como una danza en ocho sin contoneo, que indicaría que la fuente de alimento está muy cerca. Ambos tipos de danzas se producen sobre panales ubicados en posición vertical.*

Figura animada

de protección se pierde hacia el final del período juvenil (fig. 43-6). El troquelado también interviene en el aprendizaje del canto de las aves, un proceso de considerable complejidad.

El aprendizaje social

Se habla de aprendizaje social en aquellos casos en que la presencia de un animal puede influir de manera significativa el conocimiento adquirido por otro animal. Los animales que viven en grupos pueden beneficiarse "copiando" comportamientos que otros miembros del grupo adquirieron a través de un proceso de ensayo y error (por ejemplo, aprendizaje de ingesta de alimentos apetitosos sin necesidad de probarlos o de evitación de depredadores sin necesidad de interactuar con ellos).

Una de las formas más complejas de aprendizaje social es la imitación o *aprendizaje imitativo*. Éste ocurre cuando un comportamiento novedoso es adquirido por un individuo luego de observar a otro realizando ese comportamiento (recuadro 43-2, *Lo que hace la mona, hace el mono*).

El uso de la información: comunicación

La gran mayoría de los organismos obtienen información del ambiente (incluso de otros organismos) a través de sus sentidos y usan esa información para responder a los cambios que se van presentando.

Durante la comunicación se transmite información: un organismo actúa como fuente o transmisor y otro u otros, como receptor o receptores. La información se transmite a través de un canal. En el caso de dos animales que se comunican a través de sonidos, el transmisor produce una señal sonora que se propaga a través del aire o del agua –el canal– y llega al receptor, el oído del otro animal.

Los animales se comunican a través de estímulos diversos. En el capítulo 32 hemos analizado los mecanismos que median la percepción sensorial, primer paso imprescindible para la comunicación. A continuación recorreremos los tipos de comunicación entre un transmisor y un receptor.

- *Señales visuales:* aportan información clave acerca del transmisor, como su localización y su tamaño. Pero la luz no puede atravesar todos los obstáculos y no está disponible durante la noche ni en ambientes acuáticos profundos. Algunas especies, como las luciérnagas, pueden

Recuadro 43-2

Lo que hace la mona, hace el mono

Un ejemplo bien documentado de aprendizaje imitativo lo proporcionan los macacos (*Macaca fuscata*) de la isla japonesa de Koshima.

En 1952, un grupo de investigadores japoneses comenzó a arrojar batatas en la arena en un área visitada por estos primates. Los macacos comenzaron a limpiar de arena las batatas y a comérselas. Un año después, una hembra –a la que llamaron Imo– llevó una batata al agua, la sumergió con una mano y limpió la arena con la otra. Muy pronto, otros macacos comenzaron a lavar sus batatas. Así, este hábito se esparció entre los compañeros cercanos, hermanos y madres, pero no entre los machos adultos que en raras ocasiones formaban parte de estos grupos íntimos. Cuando las hembras jóvenes que lavaban las batatas maduraron y tuvieron hijos, todos ellos aprendieron de su madre a lavar las batatas. Actualmente, todos los macacos de Koshima sumergen sus batatas en el agua salada para enjuagarlas y muchos las sumergen antes de cada mordisco.

Esto fue sólo el comienzo. Un día, los científicos comenzaron a esparcir granos de trigo sobre la playa. Al igual que los otros, Imo, que entonces tenía cuatro años, había estado levantando los granos uno por uno de la arena. Un día comenzó a llevar puñados de arena y trigo hasta la playa y a arrojarlos al agua. La arena se hundía y los granos de trigo flotaban; entonces, Imo los recogía y se los comía. Los investigadores estaban intrigados por este nuevo comportamiento, ya que implicaba arrojar el alimento una vez que se había recogido, una conducta absolutamente inusual en el repertorio normal de los macacos que, por lo general, agarran el alimento y lo limpian. El lavado del trigo pronto se difundió en todo el grupo. Los macacos, que nunca habían sido vistos en las playas antes de que comenzara el programa de alimentación, han empezado a nadar. Los más jóvenes chapotean en el agua en los días cálidos. Algunos bucean y traen consigo algas y por lo menos uno abandonó Koshima y nadó hasta una isla vecina, tal vez como "emisario cultural".

Este ejemplo ilustra que en los grupos de alta complejidad neuronal se presentan comportamientos elaborados que son aprendidos, emergentes y que estos comportamientos se propagan en forma horizontal. Así, son transmitidos hacia nuevas generaciones por mecanismos no genéticos y dependen de la experiencia individual y colectiva. En el caso de nuestra especie, este tipo de comportamientos comprende la mayor parte del repertorio comportamental de la especie y constituye la base de las diferentes culturas. El comportamiento estereotipado está limitado a una pequeña lista de acciones que, de acuerdo con la opinión de muchos especialistas, también se encuentran modificadas por pautas culturales.



Un macaco de la isla de Koshima que lava y come una batata.

producir su propia luz y han logrado incluso "manipular" los sistemas de comunicación de otras especies (ensayo 43-1, *Mensajes en la luz de las luciérnagas*). Otros animales pueden ver o producir señales luminosas que los humanos consideramos no visibles, como las infrarrojas o ultravioletas.

- *Señales auditivas:* pueden ser "apagadas" o "encendidas" con rapidez y a voluntad del transmisor y proveen información acerca de su localización. Pueden alcanzar grandes distancias y "esquivar obstáculos" más fácilmente que la luz. Pero los mensajes auditivos no se transmiten tan rápido como los visuales y transportan menos información. Algunos grupos de animales, como los delfines, los murciélagos y las lechuzas tienen sistemas auditivos muy desarrollados que les permiten localizar con una exactitud asombrosa a una presa en el espacio.
- *Señales químicas:* pueden atravesar obstáculos con más facilidad que la luz y viajar grandes distancias. Perduran por más tiempo que las señales auditivas o visuales, pero esa durabilidad también permite que sean explotadas fácilmente por depredadores. La mayoría de las especies se comunican mediante feromonas, moléculas que pueden contener mensajes muy específicos y con una gran cantidad de información (véase cap. 32, ensayo 32-1).
- *Señales táctiles:* abundan en el mundo animal. Durante el comportamiento denominado *trofalaxia*, en el que una abeja distribuye alimento entre una o más abejas receptoras, se producen intensos contactos entre sus antenas. Esos contactos transmiten información sobre la fuente de donde proviene el alimento intercambiado. La danza de reclutamiento de las abejas es un buen ejemplo de la complejidad que pueden alcanzar los estímulos táctiles (fig. 43-7).
- *Señales eléctricas:* la mayoría de los tejidos vivos producen campos eléctricos. Los estímulos eléctricos aportan información clave a muchos animales acuáticos como los tiburones y el pez elefante (especie de *Mormyrus*), que cuentan con electrorreceptores adecuados, lo que permite el reconocimiento de especie, sexo y la dominancia de ciertos individuos sobre otros en el caso de que existan estructuras jerárquicas en la población. El cortejo de algunos peces a menudo incluye señales eléctricas complejas.

ENSAYO 43-1

Mensajes en la luz de las luciérnagas

De los largos dos años que vive una luciérnaga, sólo unas pocas semanas las pasa como adulto. La mayor parte de su vida es una sucesión de estadios larvales durante los cuales se dedica a devorar anélidos, insectos y moluscos después de inmovilizarlos con el veneno de sus mandíbulas. La última larva de la serie eventualmente empupa y, ya dentro de la cubierta protectora, se prepara durante alrededor de tres semanas para la metamorfosis final. El adulto que finalmente emerge se enfrenta a un desafío doble: evitar ser devorado por depredadores y encontrar pareja con la cual reproducirse en menos de un mes.

Las luciérnagas adultas intercambian complejos mensajes sexuales luminosos, cada especie con un repertorio único y característico. Durante el vuelo, los machos emiten destellos y las hembras, que se encuentran a la espera de una señal, responden a las señales masculinas con su propio repertorio de destellos femeninos. Cuando un macho detecta una respuesta luminosa, rápidamente responde. Luego de un breve intercambio de luces, el macho alcanza a la hembra. Después de la cópula, que puede durar horas, la hembra deposita sus huevos y el macho retoma sus actividades de señalización y búsqueda de pareja. La cantidad de hembras receptivas es notablemente menor que la de machos, por lo que, en cualquier noche de verano, la competencia entre los machos por una hembra es intensa.

Las luciérnagas adultas no son depredadoras como las larvas. Es más, algunas directamente no se alimentan. Sin embargo, hay una interesante excepción: las hembras de la especie *Photuris versicolor* son voraces cazadoras; se alimentan de luciérnagas machos de una amplia variedad de otras especies.

Luego de aparearse, las hembras de *P. versicolor* se dirigen al área donde sus especies presa buscan pareja y allí esperan. Cuando una luciérnaga macho de otra especie destella en la vecindad, la hembra de *P. versicolor* responde, no con su señal propia, sino con la señal característica del diálogo de la especie a la que pertenece ese macho. La versatilidad de *P. versicolor* es asombrosa: una hembra es capaz de responder correctamente a las señales de los machos de cinco especies diferentes de luciérnagas. Cuando el macho, engañado, se acerca, *P. versicolor* lo ataca y lo devora.

Con *P. versicolor* en la vecindad, cada vez que un macho de una de las especies presa detecta una respuesta de sus llamados, se enfrenta a un gran "dilema". Si duda y demora en responder, puede perder una valiosa oportunidad de aparearse con una hembra de su propia especie. Si se dirige a la hembra y ésta resulta ser *P. versicolor*, puede ser devorado por la predadora.

Una de las especies presa, *Photinus macdermotti*, ha contraatacado los mensajes engañosos de *P. versicolor* con otro mensaje engañoso. Cuando se aproxima a una hembra, *P. macdermotti* emite destellos del repertorio de *P. versicolor*. Esta respuesta tiene una doble ventaja: al hacerse pasar por depredador, *P. macdermotti* disuade a los machos rivales de su propia especie a que se acerquen. Además, al introducir sus destellos en los patrones de destello de los machos rivales, interfiere sus señales.

James Lloyd, de la Universidad de Florida, quien estudió a estas luciérnagas por muchos años, descubrió que *P. macdermotti* es capaz de alternar los mensajes propios con los mensajes engañosos de *P. versicolor*.

Así, las aparentemente tranquilas noche de verano, iluminadas por destellos de luciérnagas, esconden en realidad, complejos rituales de cortejo, apareamiento, engaño y traición.

(a)



(b)



***(a)** Dos luciérnagas de la especie Photuris hebes apareándose mientras cuelgan de una hoja de Solidago. **(b)** Una hembra de la especie Photuris versicolor devora a un macho de la especie Photinus tanytoxus.*

El valor adaptativo del comportamiento

A partir de la década de 1960, numerosos etólogos comenzaron a interpretar las relaciones entre la ecología, la teoría de la selección natural y el comportamiento animal. Trataban de explicar ciertos comportamientos que los animales presentan en determinadas condiciones ecológicas y de comprender por qué esos comportamientos habían evolucionado. ¿Por qué algunos animales son solitarios mientras que otros viven en grupos? ¿Por qué algunas especies son monógamas mientras que otras no lo son?




***Fig. 43-8. ESPECIES SOLITARIAS.** Las avispas, la mayor parte de las cuales no son insectos sociales verdaderos, no atienden a sus crías. **(a)** Las avispas Apanteles, un género solitario y parásito, inyectan sus huevos debajo de la epidermis de las orugas. Las larvas que surgen de esos huevos se alimentan de los tejidos internos de la oruga, abriéndose camino hacia la superficie, y generan los capullos que se muestran aquí. Se observa también un adulto que recién ha surgido de su capullo. **(b)** Las avispas hembras del género Ammophila cazan orugas que luego depositan en galerías subterráneas previamente preparadas. El huevo es depositado en una oruga que, paralizada pero no muerta, abastece de alimento a la larva durante 40 días.*

Este tipo de preguntas se abordaron en el marco teórico de la teoría de la selección natural, considerando a los distintos comportamientos como "soluciones adaptativas" a las condiciones ecológicas que experimentaron las poblaciones o especies en su historia evolutiva. Estos estudios originaron una nueva rama de la etología conocida como *ecología del comportamiento*. Sin embargo, este tipo de interpretación ha sido cuestionada por algunos biólogos evolutivos, como S. Gould y R. Lewontin, quienes consideran que no todos los rasgos de los organismos se pueden interpretar como resultados de la selección natural (véase cap. 19, La adaptación bajo la lupa).

Sociedades animales: el comportamiento social

De todos los comportamientos, tal vez el más enigmático es el de las interacciones que ocurren entre animales que, como los macacos, viven en sociedades estructuradas. Una sociedad es un grupo de individuos de la misma especie que viven juntos de manera organizada, con división de los recursos, del trabajo y en dependencia mutua. Los estímulos que intercambian y mediante los que se comunican los miembros del grupo los mantienen juntos y fortalecen la estructura social.

Sin embargo, el uso del término "sociedad" es una metáfora que introduce analogías referidas a categorías y conceptos característicos de las sociedades humanas para abordar el análisis de sistemas supraindividuales organizados de comportamiento en las poblaciones naturales. Pero es importante no perder de vista que el comportamiento "social" en poblaciones naturales de linajes tan diversos como insectos, mamíferos marinos o primates no es homologable al comportamiento social humano.

El análisis del comportamiento social en términos evolutivos plantea numerosos interrogantes. ¿Cómo puede explicarse, mediante un mecanismo que implica el éxito reproductivo diferencial de los individuos, la evolución de las castas estériles, como las de las abejas obreras? ¿Cómo es que en muchas sociedades de vertebrados sólo algunos machos procrean y el derecho a procrear raras veces es disputado con éxito por otros machos? ¿Por qué entre los animales que viven en grupo, ciertos individuos exhiben comportamientos –por ejemplo, emiten gritos de alarma– que atraen hacia sí la atención y ponen en peligro sus vidas? Todos estos comportamientos son considerados por los etólogos como ejemplos de *altruismo*, entendiendo este concepto como un comportamiento que beneficia a otros y es llevado a cabo con cierto riesgo o costo para quien lo practica.

No todo comportamiento social, por supuesto, es "altruista". El biólogo evolutivo William D. Hamilton (1936-2000) propuso una clasificación de los comportamientos sociales basada en el efecto potencial de cada uno de ellos sobre el éxito reproductivo tanto del individuo que lleva a cabo el comportamiento –o dador– como del receptor del comportamiento. Hamilton define comportamientos "egoístas", "cooperativos" y "altruistas", los cuales están bien documentados en numerosas especies de animales que viven en un ambiente natural. Es importante recordar que estos términos que colocamos entre comillas son puramente descriptivos y no implican ninguna intencionalidad por parte de los animales.

A continuación examinaremos diferentes tipos de sociedades animales, en particular su organización y el comportamiento de sus miembros individuales.

Las sociedades de insectos

Las sociedades de insectos se encuentran entre las más complejas estructuras sociales naturales del reino animal. Los insectos sociales incluyen a las termitas y a varias especies de himenópteros como las hormigas, las avispas y las abejas.

Los insectos sociales evolucionaron a partir de formas originalmente solitarias. Entre las abejas y las avispas, distintas formas de comportamiento social parecen haber evolucionado de manera independiente numerosas veces.

- En las especies solitarias, la hembra construye un pequeño nido donde deposita sus huevos, los provee de alimento y lo abandona para siempre (fig. 43-8). Habitualmente muere poco después, de manera que no hay superposición de generaciones.
- Entre las especies presociales o subsociales, la madre regresa para alimentar a las larvas durante cierto tiempo. En ocasiones, la prole luego deposita sus huevos en el mismo nido o panal. En estos casos, la colonia no es permanente –habitualmente es destruida durante el invierno–, no hay división del trabajo y todas las hembras son fértiles.
- Los insectos eusociales –"verdaderamente sociales"– se caracterizan por la cooperación en el cuidado de la prole y una división del trabajo

(a)



(b)



Fig. 43-9. MIEMBROS DE UNA SOCIEDAD DE ABEJAS. (a) *Dos larvas (izquierda) y dos pupas (derecha) de abejas melíferas en diferentes etapas del desarrollo. Las abejas melíferas experimentan su desarrollo completo de huevo a adulto en celdas de cera individuales dentro de la colmena. Durante las etapas tempranas del desarrollo, las celdas están abiertas, lo cual les permite a las obreras alimentar a las larvas en forma continua. Cuando una larva alcanza el estadio en que comienza la pupación, las obreras taponan con cera la celda y dejan encerrada a la pupa, que sufre metamorfosis.* ***(b)*** *Las obreras alimentan a la reina (en la parte superior derecha) y lamen sustancia real de su cuerpo. La sustancia real, una feromona, impide la maduración sexual de las obreras.*

en la que los individuos estériles trabajan en beneficio de los que se reproducen. Todas las hormigas y las termitas y algunas especies de avispas y abejas –por ejemplo, las abejas melíferas– son eusociales.

Insectos verdaderamente sociales: las abejas melíferas

Una sociedad de abejas melíferas incluye alrededor de 40.000 obreras estériles, una reina adulta (hembra fértil), zánganos (machos) y crías en diferentes estadios de desarrollo: huevos, larvas y pupas.

Las obreras son hembras diploides que se originan de un huevo fecundado depositado por la reina en una de las celdas de la colmena. Los zánganos se desarrollan a partir de huevos no fecundados y, por lo tanto, son haploides. Del huevo fecundado surge una larva que es alimentada por las obreras nodrizas y luego encerrada dentro de la celda. La larva se transforma en pupa (véase cap. 28, Los mandibulados terrestes con tres regiones corporales: insectos) y de la pupa surge una obrera adulta que lleva a cabo diversas actividades en la colmena (fig. 43-9).

Las reinas son criadas en celdas especiales. Una larva se transforma en reina gracias a la dieta que recibe, la "jalea real" elaborada por las obreras nodrizas, muy rica en vitaminas del grupo B y algunos germicidas. Las larvas depositadas en celdas de obreras reciben otro tipo de alimentación: en los primeros días reciben menos vitaminas que la reina y más proteínas, luego se alimentan de miel y polen. La reina inhibe el desarrollo de los ovarios en las abejas obreras por medio de feromonas y evita que se transformen en reinas rivales.

Cuando la reina muere, la falta de feromonas desorganiza la colmena y algunas obreras pueden transformarse en ponedoras. Pero al no haber sido fecundadas, ponen huevos haploides (zánganos) en las celdas de obreras. De allí salen zánganos más pequeños que los provenientes de las reinas. Se trata de colmenas zanganeras, que generalmente desaparecen si no se les suministra una nueva reina.

En general, cuando la densidad de la colmena es alta, se produce la enjambrazón, que consiste en la migración de la reina vieja con parte de las obreras para fundar una nueva colonia (enjambrazón primaria) dejando en la vieja colmena nuevas reinas en etapa de pupa a punto de salir de las celdas reales, zánganos, obreras, larvas y huevos.

La reina virgen emprende su vuelo nupcial a los 4 o 5 días de nacida exudando una feromona que atrae a los zánganos de las colonias cercanas. El vuelo nupcial dura unos 13 minutos y se aparea en esta única ocasión (aunque puede aparearse con más de un macho) y luego retorna a la vieja colmena o funda una nueva donde se dedica exclusivamente a producir huevos.

Durante su vuelo nupcial, la reina recibe suficientes espermatozoides para todo el resto de su vida, que puede llegar a durar siete años. Los espermatozoides se almacenan y son liberados de a uno; así, fecundan a cada huevo a medida que es depositado. La reina habitualmente deposita huevos sólo en primavera.

Aproximadamente 5 días después de la fecundación, la reina coloca huevos fecundados o no según el estímulo táctil del diámetro de la celda. Así dan obreras (celdas más chicas) o zánganos (celdas más grandes).

La única contribución de los zánganos a la vida de la colmena es su participación en el vuelo nupcial y en la fecundación. Son incapaces de alimentarse por sí mismos. A medida que la provisión de néctar disminuye en el otoño, son aguijoneados hasta morir por sus hermanas o son expulsados de la colmena.

Las sociedades de vertebrados

Las sociedades de vertebrados no tienen el rígido sistema de castas característico de los insectos verdaderamente sociales. Existe una excepción, la de la rata topo desnuda, el único mamífero con un sistema de castas similar al de las abejas (fig. 43-10). Muchas sociedades de vertebrados, no obstante, están altamente estructuradas, con los papeles sociales y el acceso a los recursos determinados por interacciones específicas que varían de especie a especie y de acuerdo con la edad y el sexo de los individuos.

Las jerarquías de dominancia

En muchas especies de aves y mamíferos existen jerarquías de dominancia que se mantienen como parte de la existencia de patrones de comportamiento específicos de cada especie. La pertenencia a una jerarquía determinada establece la prioridad del acceso a los recursos de cada individuo e influye fuertemente en su éxito reproductivo relativo.

(a)



(b)



Fig. 43-10. UN VERTEBRADO SOCIAL. ***(a)*** *Este diminuto mamífero que pesa menos de 55 gramos es una rata topo desnuda (Heterocephalus glaber) adulta. Las ratas topo, que viven en túneles subterráneos en Kenia, Etiopía y Somalia, son los únicos vertebrados con un sistema social semejante al de los insectos eusociales. En cada colonia hay una sola hembra dominante (la reina) y uno o unos pocos machos reproductores. Los otros miembros de la colonia –machos y hembras– son obreros que buscan alimento (principalmente hortalizas de raíz) y excavan y mantienen los túneles en los cuales vive la colonia.* ***(b)*** *Cuando están descansando, estas ratas se agrupan para mantener el calor. Tantas obreras como sea posible se apiñan alrededor de la reina que, dado su gran tamaño, emite grandes cantidades de calor corporal. Las ratas topo desnudas pueden vivir más de 10 años; la reina habitualmente cría cuatro veces por año y produce un promedio de 10 hijos por camada. Se piensa que la reproducción de las otras hembras de la colonia es suprimida por feromonas de la orina de la reina.*

Un buen ejemplo es el orden de picoteo en las gallinas. En cualquier grupo de gallinas, una de ellas habitualmente resulta dominante, lo cual se manifiesta en que puede picotear a cualquier otra sin ser picoteada en respuesta. Una segunda puede picotear a todas las gallinas, excepto a la primera; una tercera, a todas, excepto a las dos anteriores y así hasta llegar a la última infortunada, que es picoteada por todas y no picotea a ninguna.

Las gallinas que tienen un alto rango en el orden de picoteo tienen privilegios, como ser las primeras en utilizar el comedero, descansar en la percha del gallinero y ocupar las cajas de nidificación. Estas gallinas se reconocen con facilidad porque presentan rasgos de mayor vitalidad. Las gallinas de bajo rango se ven menos saludables y merodean alrededor del grupo (fig. 43-11).

El orden de picoteo se establece por medio de batallas frecuentes, pero una vez que se han establecido rangos jerárquicos dentro del grupo, el simple alzar o bajar de cabeza es suficiente para aceptar la dominación o sumisión de una gallina con respecto a otra. El comportamiento de lucha abierta se ha ritualizado y la convivencia transcurre entonces sin encuentros agonísticos. Sin embargo, si se añaden miembros nuevos al grupo, el orden de picoteo debe restablecerse.

¿Vida solitaria o en grupos?

¿Cómo puede explicarse la evolución de estructuras sociales complejas en diversos grupos animales? Una posible respuesta es que la vida en grupos trae beneficios, como, por ejemplo, la reducción del riesgo de depredación como consecuencia de una mayor vigilancia grupal. Imaginemos a un grupo de avestruces alimentándose en la sabana africana. Mientras se alimentan, con su cabeza a pocos centímetros del suelo, en medio de pastos altos, difícilmente detecten a un depredador, mientras que si extienden su largo cuello pueden ver a cualquier animal que se acerque. En los avestruces, la alimentación y la vigilancia son comportamientos mutuamente excluyentes. Si ciertos miembros dedican parte de su tiempo exclusivamente a la vigilancia y alertan a sus compañeros con señales de alarma, todos pueden beneficiarse.

Otro beneficio asociado con la vida en grupos es la reducción en la incertidumbre con la que se obtiene alimento. Esto se observa en las colonias de nidificación de muchas especies de aves en las que, durante el período de alimentación de los pichones, los padres realizan viajes de recolección de alimento en forma casi ininterrumpida. En muchos casos, las fuentes de alimento que utilizan son abundantes, pero cambian continuamente de lugar (un enjambre de insectos o un cardumen de peces). Aquellos padres que no han tenido éxito en un viaje suelen quedarse en la colonia a esperar la llegada de otro individuo con alimento al que siguen en el siguiente viaje de recolección. De esta forma, los individuos de la colonia pueden utilizar la información obtenida por los otros miembros y, así, reducir el tiempo y la energía que destinan a la búsqueda de alimentos.

La vida en grupos también tiene desventajas asociadas, por ejemplo, un aumento de la competencia por recursos o del riesgo de contagio de enfermedades, por lo que los beneficios obtenidos por integrar un grupo deben ser mayores que los costos para que la vida en grupo sea favorecida durante la evolución.

Territorios y territorialidad

Muchos vertebrados habitan una misma área durante toda su vida y a menudo la defienden contra individuos de la misma especie o de especies emparentadas que utilizan los mismos recursos. Estas áreas se conocen como territorios y el comportamiento de defensa de un área se conoce como **territorialidad** (fig. 43-12).

La territorialidad fue reconocida por primera vez por un ornitólogo inglés aficionado, Eliot Howard (1873-1940), quien observó que, en la primavera, las aves hembras eran atraídas hacia áreas ocupadas por machos canoros de la misma especie, mientras que otros machos adul-

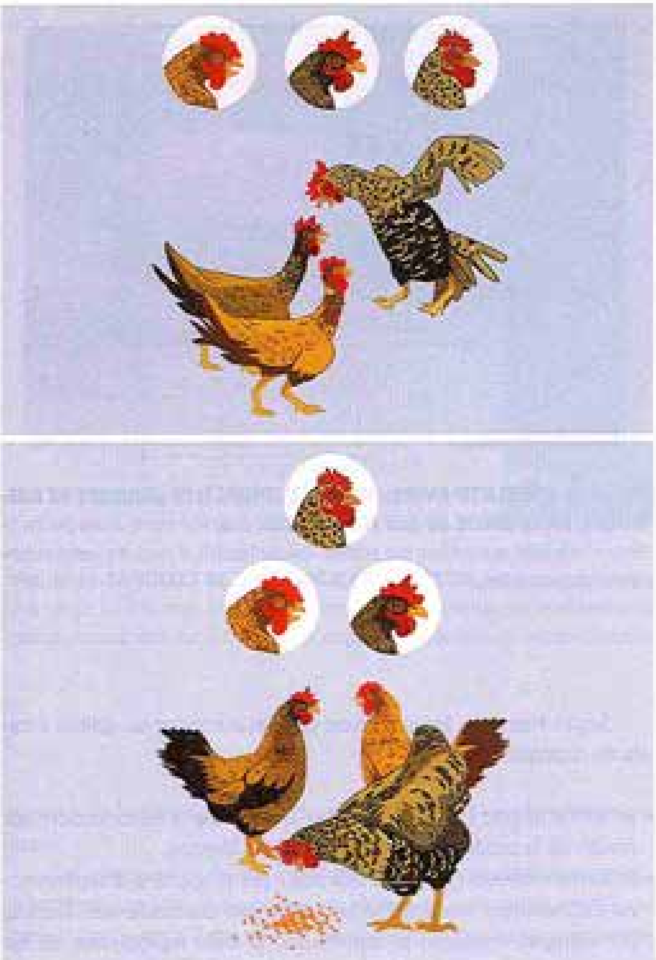


Fig. 43-11. EL ORDEN DE PICOTEO EN LAS GALLINAS. *Durante el período en que se está estableciendo el orden de picoteo pueden tener lugar batallas frecuentes en las que muchas gallinas salen heridas, pero una vez que se ha fijado el rango dentro del grupo, el simple alzar o bajar de cabeza es suficiente para aceptar la dominación o sumisión de una gallina con respecto a otra. El comportamiento de lucha abierta se ha ritualizado y la convivencia transcurre entonces sin enfrentamientos agresivos. Sin embargo, si se añaden miembros nuevos al grupo, el orden de picoteo debe restablecerse. La desorganización resultante lleva a más lucha, menos alimentación y menos tendencia a dedicarse a la ocupación esencial: crecer y poner huevos. Los órdenes de picoteo tienen el efecto de reducir la población reproductora. Los gallos y las gallinas que se encuentran en una posición inferior en el orden de picoteo copulan con una frecuencia mucho menor que los socialmente dominantes.*

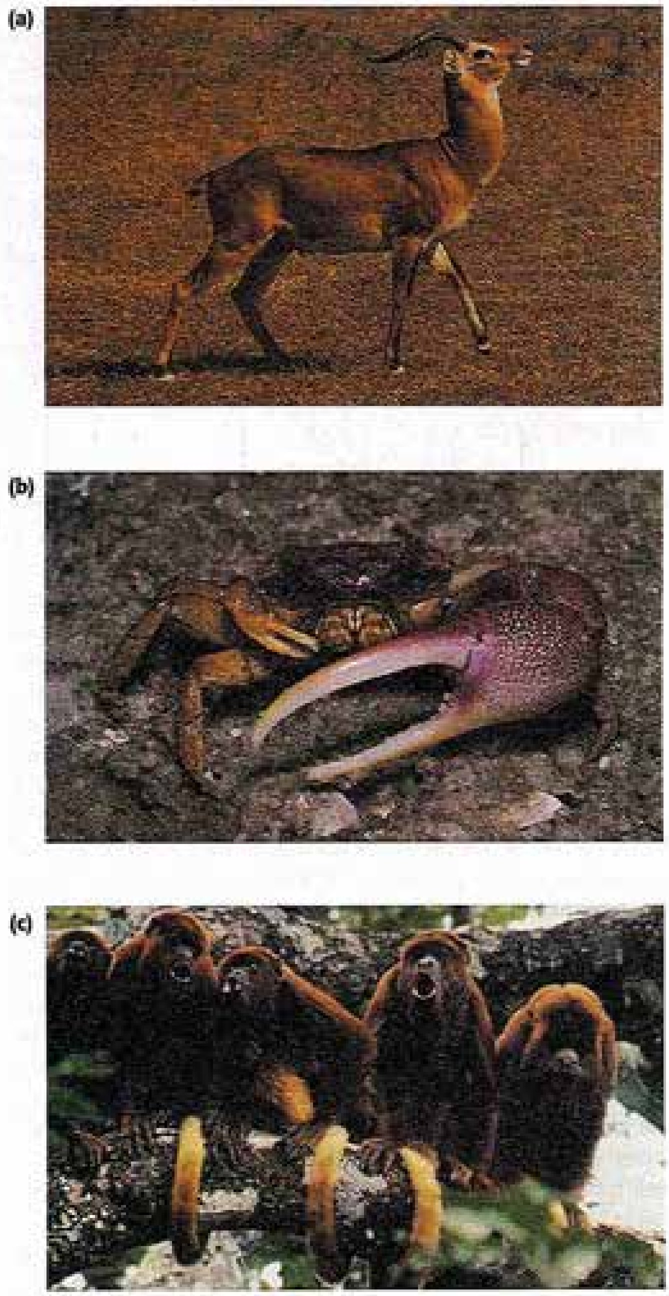


Fig. 43-12. DISTINTOS TIPOS DE TERRITORIOS. *Los territorios pueden tener distintos tamaños y formas.* ***(a)*** *Macho de antílope Kob, en su área de exhibición. La superficie es de unos 15 metros cuadrados y está rodeada por las áreas de otros machos que también se exhiben. Una hembra hace señales de escoger el macho cuando entra en su área y comienza a pacer allí. Sólo una pequeña parte de machos tiene áreas propias y éstos son los únicos que se aparean.* ***(b)*** *El territorio del cangrejo violinista es un agujero en la arena, desde donde hace señales con su gran pinza, la cual atrae a las hembras y advierte a los machos.* ***(c)*** *Los monos aulladores cambian de territorios cuando se mueven por las copas de los árboles recorriendo la selva. Sin embargo, los grupos mantienen la distancia coreándose.*

tos de la especie evitaban esas áreas. En general, un territorio de reproducción es establecido por un macho. El cortejo de la hembra, la construcción del nido, el cuidado de la cría y, con frecuencia, la alimentación son llevados a cabo dentro de este territorio. La hembra también suele participar en la defensa territorial. La conducta territorial aumenta la probabilidad de que una pareja que se aparea obtenga alimento y material para la construcción del nido en el área y un lugar seguro para reproducirse y cuidar a las crías.

Aunque los límites territoriales puedan ser invisibles para los humanos, están claramente definidos y reconocidos por el animal que se encuentra usufructuando el territorio. Una vez que un animal se ha establecido en un territorio, en general mantiene su posición de manera estable mediante la ejecución de diversos comportamientos característicos que son reconocidos por otros miembros de su especie. La ejecu-

ción de piruetas, la adquisición de ciertas posturas, la demarcación por olores, el canto y otros tipos de llamados por lo habitual son suficientes para repeler a los intrusos, los que así se encuentran en gran desventaja. Por ejemplo, ciertos peces de agua dulce como los cíclidos machos nadan rápidamente hacia cualquier macho intruso que haya penetrado en su territorio, pero a medida que va logrando rechazar al rival fuera de su territorio comienza a nadar más lentamente, lo cual indica que despliega esta conducta dentro de un territorio cuyos límites es capaz de reconocer (fig. 43-13).



Fig. 43-13. CONFLICTO ENTRE DOS PECES TROPICALES (ESPECIES DE HAEMULON) EN EL LÍMITE DE SUS TERRITORIOS. *Cada uno aferra al otro por los labios y el más débil es el primero que se aleja. Aunque vencido, el perdedor vuelve indemne a su propio territorio.*

La hipótesis de la selección por parentesco

Como el propio Darwin comprendió, la evolución de las castas estériles de insectos planteaba un problema especial a la teoría evolutiva. Si la evolución por selección natural está basada en la cantidad de progenie que sobrevive, ¿de qué modo la selección natural, operando sobre organismos individuales, puede ser responsable de producir la esterilidad de una gran proporción de una población? Darwin concluyó que, en algunos casos, la selección natural podría actuar no sólo sobre individuos, sino también sobre sus familiares. La idea es simple: los miembros de una misma familia comparten características heredables; hay variaciones entre familias y es probable que las familias que tienen variaciones favorables dejen más sobrevivientes que las otras. Ello explicaría que ciertas familias resulten favorecidas pese a que algunos de sus miembros no se reproduzcan si estos miembros contribuyen de una manera significativa a la reproducción diferencial de otros. Hamilton elaboró y modificó la idea de Darwin adecuándola al concepto de reservorio génico. En genética de poblaciones, la medida de la aptitud no es el número de progenie que sobrevive, sino el incremento o la disminución de ciertos alelos particulares en el reservorio génico (véase cap. 18). Así, una hembra cuya probabilidad de sobrevivir o su aptitud disminuyen durante el período de cuidado de su prole puede, de esta manera, incrementar la representación de sus propios alelos en el reservorio génico. En la medida en que ello incremente su contribución al reservorio génico, los alelos que constituyen la base genética de ese comportamiento incrementarán su frecuencia en las generaciones siguientes.

Este concepto se extiende también a otros individuos emparentados que comparten alelos. Los hermanos que tienen el mismo padre comparten unos con otros, en promedio, el 50% de sus alelos. Por lo tanto, cualquier alelo que influyera favorablemente en el comportamiento altruista entre los hermanos podría incrementar de manera similar su representación en el reservorio génico.

La hipótesis de Hamilton se denominó **selección por parentesco** (*kin selection*) y consiste básicamente en la reproducción diferencial de grupos distintos de individuos emparentados de una especie que se reproducen con tasas diferentes. El factor crítico en la selección por parentesco es el efecto del individuo sobre el éxito reproductor de sus parientes. La propuesta de Hamilton sirvió de base para establecer una nueva perspectiva evolutiva, la de la **aptitud inclusiva** (*inclusive fitness*) y provee una explicación a la evolución de estructuras sociales en diversos linajes y de comportamientos tales como el altruismo, que no pueden ser interpretados desde una visión seleccionista clásica, centrada en la reproducción diferencial de organismos individuales.

Según Hamilton, los individuos podrían aumentar su aptitud a través de distintas vías:

- *En forma directa* (o aptitud directa): a través de la reproducción, por medio de la producción de descendientes directos.
- *En forma indirecta* (o aptitud indirecta): por el aporte a la supervivencia de individuos emparentados que no son descendientes directos, por ejemplo, mediante la contribución al éxito reproductivo de los progenitores o de los hermanos.

La aptitud inclusiva es la suma de la aptitud directa e indirecta. Así, la evolución de ciertos caracteres estaría siendo afectada por el grado de parentesco entre los individuos "altruistas" y los beneficiarios de su comportamiento.

Así como el concepto de aptitud darwiniana se refiere al número relativo de descendientes del individuo que sobreviven y se pueden reproducir, el concepto de aptitud inclusiva se refiere al número relativo de alelos de un individuo que pasan de una generación a otra, ya sea como resultado de su propio éxito reproductivo o del de los individuos emparentados.

La ecóloga del comportamiento Patricia Moehlman, investigadora estadounidense, ha desarrollado una investigación de los patrones reproductivos del chacal de Tanzania, con el objeto de poner a prueba la hipótesis de que la cooperación entre parientes incrementa el éxito reproductivo. La unidad familiar del chacal es una pareja monógama, los cachorros y entre uno y tres hermanos mayores de una camada previa que contribuyen al cuidado de la nueva camada (fig. 43-14). Moehlman demostró que en las camadas donde no había hermanos mayores sobrevivía, en promedio, un cachorro; en las de un solo hermano mayor sobrevivían tres cachorros y, en las de tres hermanos mayores sobrevivían seis cachorros. La interpretación de estos resultados en términos del concepto de aptitud inclusiva es que la contribución de los chacales jóvenes al cuidado de la nueva camada los beneficia indirectamente, ya que al garantizar la supervivencia de un número mayor de hermanos producen más copias de sus propios alelos que si ellos



Fig. 43-14. CHACALES DE TANZANIA* (CANIS AUREUS).** *Los jóvenes contribuyen a la cría de sus hermanos de la siguiente camada, lo cual probablemente incrementa su aptitud inclusiva más que si criaran a sus propios descendientes. Los ayudantes reciben alimento de los padres.* ***(a) *Como muestra el gráfico, el número de ayudantes se correlaciona con el número de crías que sobrevive.* ***(b)*** *Los chacales padres de esta fotografía asean a un ayudante. El aseo elimina los insectos y otros parásitos de la piel.*

mismos se hubiesen reproducido sin la contribución de hermanos mayores.

La gran mayoría de los estudios sobre cría cooperativa en aves y mamíferos también indican que los individuos que no se reproducen pero contribuyen al éxito de una pareja reproductora están emparentados con ella (por lo general son los descendientes de la pareja, pero también pueden ser parientes de segundo, tercero o cuarto grado).

Un ejemplo interesante sobre cómo este comportamiento se ajusta a las predicciones de la teoría de selección por parentesco se observa en los abejarucos frentiblancos (*Merops bullockoides*). En estas aves, la probabilidad de que un individuo no reproductor contribuya al éxito reproductivo de una pareja depende del grado de parentesco entre este individuo y los miembros de la pareja en cuestión. Si la pareja reproductora son sus padres, el individuo no reproductor contribuye al éxito reproductivo de la pareja en más del 80% de los casos, mientras que si no está emparentado con la pareja lo hace en menos del 20%. En aquellos casos en los que el individuo no reproductor tiene la opción de contribuir al éxito reproductivo de dos parejas se observó que sistemáticamente se vincula con la pareja con la que comparte más genes. Estos resultados sugieren que en muchas especies los individuos tienen la capacidad de discriminar en forma muy precisa entre individuos emparentados y no emparentados e incluso entre individuos con distinto grado de parentesco. Los mecanismos por los cuales se produce el reconocimiento de familiares aún no se comprenden bien.

La cooperación entre individuos no emparentados: el altruismo recíproco

Los actos aparentemente altruistas, como la advertencia de un peligro, la eliminación de una garrapata de un individuo por otro de algún lugar inaccesible de la anatomía o el compartir alimento, por citar sólo unos pocos ejemplos, también pueden ocurrir entre individuos no emparentados. En 1971, el sociobiólogo estadounidense Robert Trivers propuso que la cooperación entre individuos no emparentados podría haber evolucionado y haberse mantenido a través de un mecanismo que él denominó **altruismo recíproco**. Según Trivers, tomando un marco de interpretación basado sobre la relación entre costos y beneficios, si existe un intercambio de comportamientos o un acto altruista entre dos individuos en los que el beneficio para el "receptor" es mayor que el costo para el "dador", a través del tiempo ambos participantes obtendrían un beneficio neto.

Un requerimiento de este modelo es que exista una alta probabilidad de interacción futura entre el "receptor" y el "dador" (por ejemplo, que ambos vivan en un mismo grupo) de forma tal que la probabilidad de reciprocidad también sea alta. Un problema que se presenta es que existe una demora temporal entre el "pago" del costo y la recepción del beneficio por el dador. Esta demora temporal permite, por ejemplo, que el receptor no retribuya el beneficio. Esto conduciría a la selección de un mecanismo de detección y exclusión de aquellos individuos que no actúen con reciprocidad en el mediano plazo. El modelo de Trivers fue formalizado y desarrollado recientemente por el especialista en ciencias políticas Robert Axelrod y por William Hamilton utilizando la teoría de juegos.

Un ejemplo de altruismo recíproco lo proporcionan los murciélagos vampiros como *Desmodus rotundus*. Los individuos de esta especie con frecuencia tienen dificultades para encontrar una presa de sangre caliente. Cuando lo hacen, suelen tomar una buena cantidad de sangre. Cuando regresan al grupo, es común que los que han tenido una noche exitosa regurgiten alimento para que sus vecinos menos afortunados puedan alimentarse. A partir de estudios realizados sobre vampiros silvestres de Costa Rica, el biólogo estadounidense Gerald Wilkinson propuso que este tipo de comportamientos, que a veces ocu-

rre incluso entre individuos no emparentados, es un ejemplo de altruismo recíproco, en el que ambos individuos se ven beneficiados a mediano plazo (fig. 43-15). Un murciélago en estado de inanición que recibe sangre actúa en reciprocidad el día en que su cacería resulte exitosa.

Por otra parte, los individuos deben poder reconocerse. Se están acumulando muchos datos fascinantes que indican que, al igual que los abejarucos, los organismos de muchas especies diferentes, que van desde los insectos hasta los anfibios, las aves y los mamíferos, son capaces de reconocer y distinguir a sus propios parientes de entre otros individuos de la misma especie.



Fig. 43-15. EL VAMPIRO DESMODUS ROTUNDUS. *El comportamiento de este vampiro proporciona un buen ejemplo de altruismo recíproco.*

La biología de la conducta humana

Resulta tentador trazar paralelismos entre el comportamiento de los seres humanos y el observado en otras especies. Hasta qué punto es legítimo extrapolar los conceptos y modelos concernientes a la evolución del comportamiento a la especie humana es una cuestión de intenso debate en la actualidad. Algunos investigadores destacan la cautela que se debe tener a la hora de hacer extensivas a los humanos estas interpretaciones, teniendo en cuenta que, como ya se señaló, los modelos que analizan el comportamiento de otras especies tienen a su vez una fuerte carga antropocéntrica. El estudio de los sistemas de comportamiento en especies animales no humanas que utilizan categorías y conceptos típicos de las sociedades humanas y a su vez la posterior extrapolación de sus resultados para el análisis de comportamientos humanos involucra un razonamiento circular que lleva a la "naturalización" de ciertos aspectos de las sociedades humanas actuales. Así, diversos rasgos de las sociedades contemporáneas que son emergentes de estructuras sociales, políticas y económicas muy recientes, se interpretan como resultados inevitables de la evolución biológica y conducen, por ejemplo, a la justificación de todo tipo de desigualdades, comportamientos racistas, discriminatorios, colonialistas, sexistas e incluso a las aberraciones de las guerras.

Sin embargo, existen corrientes de pensamiento representadas tanto en la biología como en la psicología que sostienen que, en cuanto a su comportamiento, la especie humana no es cualitativamente diferente de cualquier otra especie, de modo que su conducta se puede entender a través del mismo método que se emplea para estudiar la conducta de otras especies. Según estos investigadores, buena parte de la diversidad de los comportamientos humanos puede explicarse como expresiones de respuestas adaptativas a contingencias ambientales que los antecesores de *Homo sapiens* experimentaron en su historia evolutiva.

Frente a estas posturas, otros enfoques sostienen que mientras los tempranos antecesores humanos pudieron haber sido gobernados por comportamientos que estaban fuertemente condicionados por su base genética en el pasado, los humanos modernos somos fundamentalmente producto de nuestra cultura y de nuestra experiencia individual y social y, por consiguiente, un análisis centrado en la base genética de nuestras conductas es inadecuado. Estos investigadores plantean que no es posible explicar el comportamiento humano si se lo reduce a un marco de interpretación exclusivamente biológico y destacan la necesidad de incorporar niveles de análisis que contemplen los sistemas sociales y culturales y sus propiedades emergentes.

En síntesis

Evolución del comportamiento

1. Todos los organismos buscan ambientes adecuados para su existencia, evitan convertirse en alimento y generan descendientes. Estas actividades forman parte del comportamiento. La etología abarca el estudio comparativo de los patrones de comportamiento de los animales en su medio natural y la elaboración de hipótesis vinculadas con sus orígenes evolutivos.
2. Los etólogos consideran que las características del comportamiento de un organismo son producto de la selección natural y que los factores que gobiernan la evolución del comportamiento son iguales a los que se aplican a cualquier otro rasgo.

Las bases biológicas del comportamiento

3. El comportamiento tiene una base genética, pero esto no significa que haya necesariamente genes específicos para aspectos particulares de todo tipo de comportamientos. Los pasos que median entre una secuencia de nucleótidos y un comportamiento son muchos y muy complejos. Los productos de determinados genes actúan de manera indirecta sobre el comportamiento de un individuo. La mayor parte de los comportamientos están influidos por un gran número de genes.

Comportamientos fijos *versus* comportamientos flexibles

4. El comportamiento innato se desarrolla con un mínimo de experiencia previa y se manifiesta la primera vez que un organismo se enfrenta a un estímulo. Suele ser estereotipado, rígido y predecible y carece de un proceso de retroalimentación externo.
5. Los comportamientos fijos o estereotipados son iniciados por estímulos externos, llamados estímulos señal. Todos los comportamientos dependen de los genes del organismo y de la interacción de sus productos con el ambiente.

En síntesis *(Cont.)*

Tipos de aprendizaje

6. Un gran número de comportamientos se relacionan con el aprendizaje, proceso en el que las respuestas del organismo se modifican como resultado de la experiencia. Los organismos con cerebros simples presentan comportamientos estereotipados. Los que tienen cerebros complejos y ciclos de vida prolongados, en cambio, desarrollan un repertorio de comportamientos que depende de la experiencia del individuo.
7. La habituación, una de las formas más simples de aprendizaje, consiste en aprender a ignorar un estímulo repetido. En la habituación, un organismo reduce o suprime la respuesta a un estímulo persistente, no por fatiga muscular, sino debido a un aprendizaje. La habituación tiene un significado adaptativo importante, porque ciertas respuestas que en un principio son útiles pueden dejar de serlo y pueden convertirse en un consumo innecesario de tiempo y energía.
8. La asociación es un tipo de aprendizaje más complejo, en el que un estímulo llega a conectarse, por medio de la experiencia, con otro estímulo en principio no relacionado. En el condicionamiento clásico, el animal relaciona un estímulo incondicionado con un estímulo condicionado y produce una respuesta (respuesta condicionada). El condicionamiento operante, también llamado aprendizaje por ensayo y error, ocurre cuando un organismo asocia una actividad particular con un castigo o un premio. Este aprendizaje es común en ambientes naturales.
9. El fenómeno de impronta o troquelado es un tipo de aprendizaje asociativo, íntimamente relacionado con el reconocimiento parental y de los miembros de la propia especie y su distinción con respecto a individuos de otras especies. Esta capacidad es de importancia vital para el éxito reproductivo de muchas especies animales. También constituye un mecanismo vinculado al reconocimiento de la pareja y contribuye a mantener la identidad de las especies.
10. El aprendizaje social ocurre cuando la presencia de un animal puede influir en forma significativa el conocimiento adquirido por otro. Los animales que viven en grupos pueden beneficiarse "copiando" comportamientos que otros miembros del grupo adquirieron a través de un proceso de ensayo y error.

El uso de la información: comunicación

11. La mayoría de los organismos obtienen información del ambiente a través de sus sentidos y usan esa información para responder a los cambios que se van presentando. La comunicación permite transferir información a través de un canal. Las señales entre el transmisor y el receptor pueden ser visuales, auditivas, químicas, táctiles o eléctricas.

El valor adaptativo del comportamiento

12. A partir de la década de 1960 se empezó a considerar a los distintos comportamientos como "soluciones adaptativas" a las condiciones ecológicas que experimentaron las poblaciones o las especies en sus historias evolutivas. Estos estudios dieron origen a la ecología del comportamiento.

Sociedades animales: el comportamiento social

13. Las interacciones entre animales que viven en sociedades estructuradas es uno de los comportamientos que se están estudiando con más interés. Una sociedad es un grupo de individuos de la misma especie, que viven juntos de manera organizada, en dependencia mutua y con división de los recursos y el trabajo.
14. Aunque es común usar el término "sociedad" para referirse a ciertas interacciones animales, es importante no perder de vista que el comportamiento "social" en poblaciones naturales de linajes tan diversos como insectos, mamíferos marinos o primates no es homologable al comportamiento social humano. Los comportamientos sociales se clasifican en egoístas, cooperativos y altruistas, pero estos términos no implican intencionalidad por parte de los animales.
15. En las especies solitarias, la madre abandona el nido para siempre luego de proveer alimento a su progenie. En las especies presociales, la madre regresa para alimentar a su progenie durante cierto tiempo y el nido puede ser usado por la siguiente generación. En los insectos "verdaderamente sociales" existe una división del trabajo y los individuos cooperan en el cuidado de la prole.
16. En muchas especies de aves y mamíferos existen jerarquías de dominancia que se mantienen como parte de la existencia de patrones de comportamiento específicos de cada especie. La pertenencia a una jerarquía determinada establece la prioridad del acceso a los recursos de cada individuo e influye fuertemente en su éxito reproductivo relativo.
17. Una posible explicación del surgimiento de estructuras sociales complejas es que la vida en grupos trae beneficios: reduce el riesgo de depredación y la incertidumbre de la obtención de alimento. La vida social también puede tener desventajas: aumento de competencia por recursos y mayor probabilidad de contraer enfermedades contagiosas.
18. Muchos vertebrados habitan una misma área durante toda su vida y con frecuencia la defienden contra individuos de la misma especie o de especies emparentadas que utilizan los mismos recursos. Estas áreas se conocen como territorios y el comportamiento de defensa de un área se conoce como territorialidad.

La hipótesis de la selección por parentesco

19. La selección por parentesco consiste en la reproducción diferencial de grupos de individuos emparentados. El factor crítico en la selección por parentesco es el efecto del individuo sobre el éxito reproductor de sus parientes. Los individuos aumentan su aptitud en forma directa, a través de la reproducción, o indirecta, con el aporte a la supervivencia de sus parientes.
20. La aptitud inclusiva es la suma de las aptitudes directa e indirecta. Este concepto se refiere al número relativo de alelos del individuo que pasan de una generación a la siguiente, como resultado de su propio éxito reproductivo o del éxito de los individuos emparentados. La evolución de ciertos caracteres se vería afectada por el grado de parentesco entre los individuos "altruistas" y los beneficiarios de su comportamiento.

La cooperación entre individuos no emparentados: el altruismo recíproco

21. Se ha propuesto que la cooperación entre individuos no emparentados podría haber evolucionado y haberse mantenido a través de un mecanismo llamado altruismo recíproco. Este modelo sostiene que, si existe un intercambio de comportamientos o un acto al-

En síntesis *(Cont.)*

truista entre dos individuos en los que el beneficio para el "receptor" es mayor que el costo para el "dador", ambos participantes terminarían obteniendo un beneficio neto.

22. El modelo de altruismo recíproco requiere la existencia de una alta probabilidad de interacción futura entre el "receptor" y el "dador". La existencia de una demora entre el "pago" del costo y la recepción del beneficio por el dador es un problema. Esto conduciría a la selección de un mecanismo de detección y exclusión de aquellos individuos que no actúen con reciprocidad en el mediano plazo.

La biología de la conducta humana

23. Existe un gran debate acerca de hasta qué punto es legítimo extrapolar los conceptos y los modelos anteriores a la especie humana. La principal crítica que reciben los modelos que analizan el comportamiento de otras especies es su fuerte carga antropocéntrica. Esta carga implicaría un razonamiento circular que lleva a la "naturalización" de ciertos aspectos de las sociedades humanas actuales.
24. Algunas corrientes de pensamiento sostienen que el comportamiento humano es cualitativamente similar al de cualquier otra especie. Buena parte de la diversidad de los comportamientos humanos serían respuestas adaptativas a contingencias ambientales experimentadas durante la historia evolutiva de la humanidad.
25. Otros investigadores sostienen que los humanos modernos son el producto de su cultura y sus experiencias individuales y sociales. Por esta razón, sería inadecuado analizar el comportamiento desde un enfoque exclusivamente genético. Se deberían tener en cuenta también los sistemas sociales y culturales y sus propiedades emergentes.

Cuestionario

1. En el episodio *Hoi Polloi* (Del Lord, 1935) de Los Tres Chiflados, dos profesores hacen una apuesta. Uno dice que el comportamiento social está determinado por factores hereditarios, el otro sostiene que el factor clave es la educación. Para averiguar quién tiene razón, los profesores eligen a Moe, Larry y Curly, tres recolectores de basura analfabetos y groseros, que se jactan de que en sus familias no ha habido un caballero durante generaciones. Durante meses, los chiflados reciben la educación apropiada para comportarse como caballeros: toman clases de baile, de buenos modales y de cultura general. La prueba de fuego se realiza en una fiesta a la que son invitados algunos miembros selectos de la alta sociedad. Moe, Larry y Curly se comportan como verdaderos caballeros... al principio. Enseguida se dejan llevar por sus habituales actitudes groseras y violentas: insultos, piquetes de ojos, coscorrones y pasteles voladores. La fiesta se convierte en un caos cuando los cultos invitados comienzan a comportarse igual que los chiflados. Relacione esta historia con alguno de los temas del presente capítulo.
2. Al estudiar el comportamiento de canto de ciertas especies de gorriones, Peter Marler descubrió que (i) en condiciones naturales, los gorriones machos que alcanzan la madurez comienzan cantando una versión "cruda" del canto característico de los otros adultos de la población a la que pertenecen y gradualmente van mejorando la versión hasta lograr la definitiva; (ii) los gorriones pertenecientes a poblaciones que habitan distintas áreas geográficas producen distintas versiones (dialectos) del canto; (iii) los gorriones que desde su nacimiento se mantienen sonoramente aislados de otros individuos de la misma población cantan la versión "cruda" durante toda su vida adulta. ¿Qué conclusión puede sacar de estos resultados?
3. Indique con cuál de los conceptos desarrollados en este capítulo se pueden asociar los siguientes ejemplos.
   a. Las abejas obreras son estériles. Sus funciones incluyen la protección de la colmena, la recolección de alimento y el cuidado de las crías.
   b. Ciertas avispas cazan abejas mediante un comportamiento que responde a varios estímulos. Uno de estos estímulos es visual: las avispas se dirigen hacia cualquier objeto pequeño y oscuro. Otro estímulo es olfativo: el olor de la abeja induce a la avispa a clavar su aguijón.
   c. En la década de 1920, John Watson y Rosalie Rayner realizaron experimentos con un bebé al que le gustaba jugar con las ratas criadas en el laboratorio. Los investigadores ponían una rata al alcance del bebé. Cada vez que el pequeño estiraba la mano para tocarla, los investigadores le pegaban un fuerte martillazo a un tubo de metal oculto y el bebé, asustado, se ponía a llorar. Des-

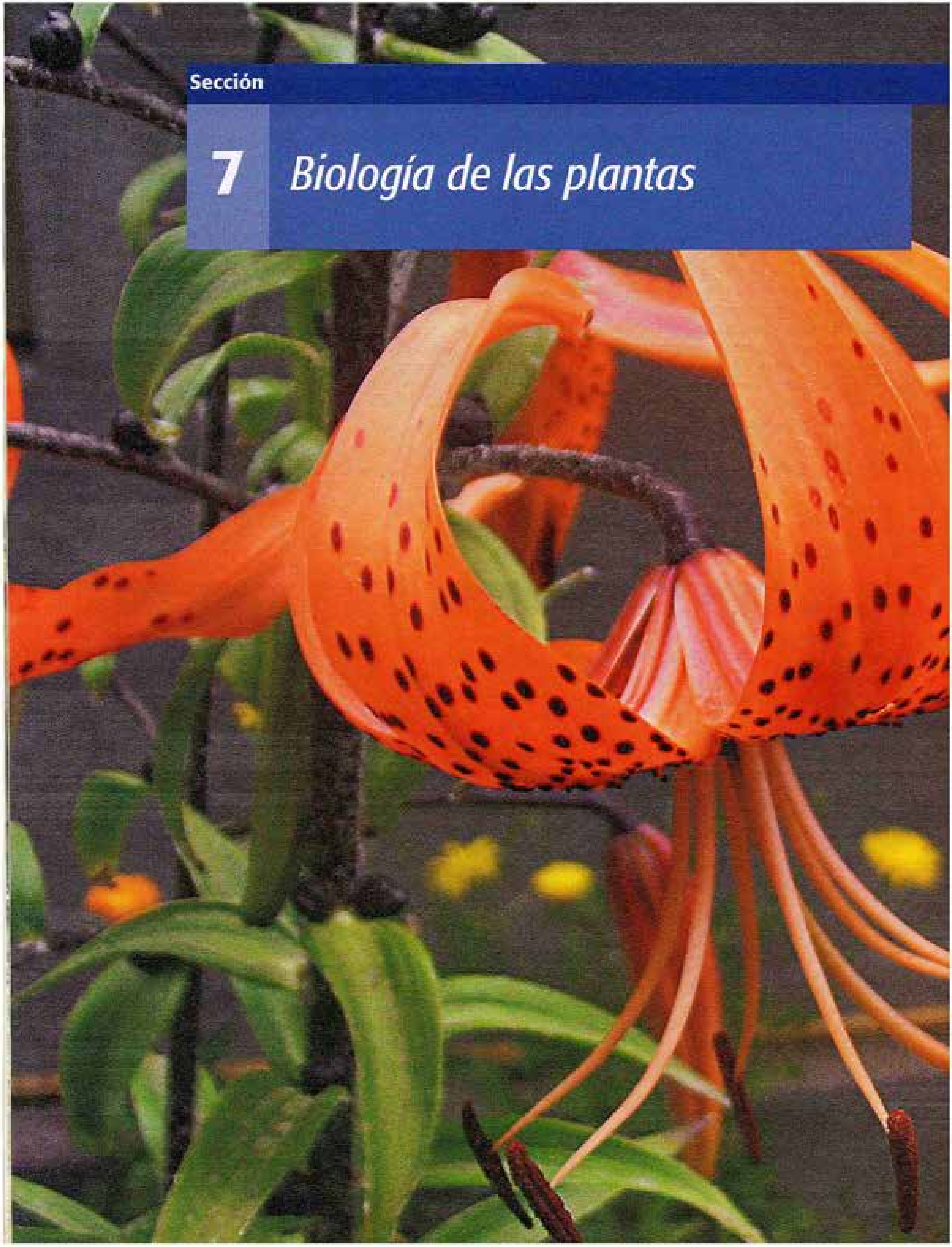
Cuestionario *(Cont.)*

pués de repetir esto varias veces, el bebé empezó a llorar cada vez que le mostraban la rata, aunque nadie golpeara el tubo. También lloraba cuando le mostraban otros animales blancos, como un conejo, y al ver la barba blanca de una máscara de Papá Noel.

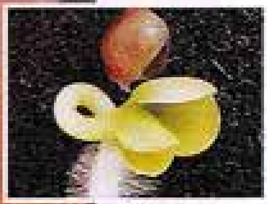
4. Los leones suelen formar grupos constituidos por un macho, varias hembras y las crías. Cuando un macho desplaza a otro, se apropia de las hembras pero mata a las crías. Piense una ventaja evolutiva que justifique este comportamiento.
5. Burrhus Frederic Skinner es uno de los representantes más importantes de la corriente psicológica y la teoría del aprendizaje conocidas como conductismo. Al igual que Pavlov, creía en los patrones estímulo-respuesta de la conducta condicionada. Sin embargo, Skinner fijaba la atención en los cambios observables de la conducta humana, ignorando la posibilidad de cualquier proceso que pudiera tener lugar en la mente de las personas. Según Skinner, el organismo está en proceso de "operar" sobre el ambiente y durante este proceso se encuentra con los estímulos reforzadores. Estos estímulos incrementan el estímulo operante, que es aquel que ocurre inmediatamente después del reforzador. En esto consiste el condicionamiento operante: el comportamiento es seguido de una consecuencia y la naturaleza de la consecuencia modifica la tendencia del organismo a repetir el comportamiento en el futuro. Las conclusiones de los trabajos que Skinner realizó con ratas fueron extrapoladas luego al trabajo con niños en edad escolar y tuvieron gran influencia en el ámbito pedagógico.
   - **a.** ¿Qué diferencias encuentra entre el condicionamiento clásico (pavloviano) y el operante?
   - **b.** ¿Qué críticas se le puede realizar a la teoría de Skinner?

Sección

7 Biología de las plantas







Los azucenas, lirios (Lilium sp.) pertenecen a la familia de las liliáceas. Este género, que contiene cerca de 100 especies, son generalmente hierbas erectas y frondosas. La mayoría de las especies forman bulbos subterráneos. [illegible], la flor suele tener un [illegible].

Capítulo 44

Estructura y reproducción de las plantas

... Brotas derecha o torcida
Con esa humildad que cede
Sólo a la ley de la vida
Que es vivir como se puede...

ANTONIO MACHADO

Durante gran parte de su historia, la tierra firme estuvo desierta. Recién hace unos 1.000 millones de años, algunas algas comenzaron a cubrir superficies húmedas cercanas a la costa. Estos antecesores de las plantas fueron probablemente los primeros habitantes de la tierra firme. Antes de su llegada, la superficie de la Tierra era árida y estéril. De acuerdo con el registro fósil, las plantas invadieron la tierra firme hace apenas 500 millones de años.

Cuando la película verde se extendió tierra adentro, desde los bordes de las aguas, otros organismos heterótrofos colonizaron este nuevo medio. A partir de entonces, las plantas comenzaron a suministrar alimento, alojamiento y sitios en los que los animales podían reproducirse, tal como lo siguen haciendo en la actualidad (fig. 44-1).

La impresionante riqueza de especies que caracteriza a las plantas hace imposible abarcar con detalle la descripción de su variabilidad de formas, respuestas fisiológicas y, sin duda, su belleza. En consecuencia, en esta Sección nos concentraremos sólo en el grupo de plantas que evolucionó más recientemente, las angiospermas. Como vimos en el capítulo 26, las gimnospermas constituyen un grupo parafilético; en cambio, el de las angiospermas es monofilético. A su vez, cabe recordar que, como mencionamos en el capítulo 26, los criterios considerados para clasificar a las plantas en grupos denominados monocotiledóneas y dicotiledóneas en la actualidad se encuentran en revisión. En el cuadro 44-1 se presentan las principales diferencias entre estos dos grupos de plantas.

Los ciclos de vida de las plantas

El ciclo de vida típico de las gimnospermas y la angiospermas se esquematiza en las figuras 26-14 y 26-15. De acuerdo con los patrones característicos de crecimiento activo, latencia –un estado en el que pueden soportar condiciones ambientales rigurosas– y muerte, las plantas modernas se clasifican en anuales, bienales y perennes (fig. 44-2).

- Entre las **plantas anuales**, el ciclo vital completo –desde la semilla a la fase vegetativa, desde ésta a la reproductiva (en la que se producen flores) y, tras la fecundación, a la fase de formación de nuevas semillas– ocurre dentro de una sola estación de crecimiento. Las plantas anuales son herbáceas e incluyen muchas malezas comunes, plantas de flores silvestres, de jardín y hortalizas. Todos los órganos vegetativos (raíces, tallos y hojas) mueren al final de la estación y las semillas son el único nexo entre una generación y la siguiente.

Cuadro 44-1. *Diferencias entre monocotiledóneas y dicotiledóneas (eudicotiledóneas)*

	Embriones	Hojas	Tallos	Piezas florales	Granos de polen
Dicotiledóneas (eudicotiledóneas)	Dos cotiledones	Haces vasculares normalmente ramificados	Haces vasculares dispuestos radialmente	Normalmente cuatro o cinco (o múltiplos)	Tres poros o hendiduras
Monocotiledóneas	Un cotiledón	Haces vasculares paralelos	Haces vasculares esparcidos	Normalmente tres o múltiplo de tres	Un poro o hendidura



Fig. 44-1. LA VIDA EN TIERRA FIRME. *El pasaje de la vida vegetal a la tierra firme fue uno de los tantos acontecimientos importantes que ocurrieron en la historia de la vida. Las plantas terrestres presentan raíces que las anclan al suelo y que forman un sistema de captación de agua, sistemas de bombeo, órganos fotosintéticos, superficies recubiertas contra la desecación y tejidos reforzados.*

- En las **plantas bienales**, el período que abarca desde la germinación hasta la formación de nuevas semillas incluye dos estaciones o etapas de crecimiento. En la primera se forma una roseta de hojas cerca del suelo y de la raíz, la cual a menudo está modificada y puede almacenar reservas, como ocurre con la remolacha azucarera y la zanahoria. Durante la segunda estación de crecimiento, las reservas almacenadas se movilizan de nuevo, la planta florece y completa el ciclo con la formación de frutos o semillas. Luego muere y las semillas dan lugar a la nueva generación.
- En las **plantas perennes**, la estructura vegetativa persiste año tras año. Las plantas perennes herbáceas permanecen latentes como estructuras subterráneas modificadas durante las estaciones desfavorables, mientras que las perennes leñosas, que incluyen enredaderas, arbustos y árboles, sobreviven sobre el nivel del suelo. Las perennes leñosas florecen sólo cuando se transforman en plantas adultas. Un castaño de Indias (*Aesculus hippocastanum*), por ejemplo, puede no florecer hasta los 25 años de edad. Las plantas perennes que viven en áreas que atraviesan ciclos de condiciones desfavorables para el crecimiento tienen una variedad de adaptaciones. En algunas, como los cactus, sus tasas de metabolismo y, por lo tanto, su crecimiento, varían de estación en estación. Entre las especies perennes es frecuente observar el envejecimiento y la muerte de las hojas a lo largo del año. En algunas especies es llamativa la senescencia otoñal, en la que la planta pierde todas las hojas. Se dice que las hojas de estas plantas son **caducas**. Este fenómeno se observa en especies que crecen en regiones donde hay una variación climática estacional pronunciada.

Las estructuras reproductoras: la flor

Las angiospermas –o plantas con flor– se caracterizan por tener estructuras reproductoras que se han originado en tiempos evolutivos relativamente recientes: las flores. En el interior de las flores ocurre la fecundación y se forman las semillas. Cada vez que el polen (véase cap. 26, La

(a)



(b)



(c)



Fig. 44-2. PLANTAS ANUALES, BIENALES Y PERENNES. ***(a)*** *Una planta anual,* Linanthus dianthiflorus *del desierto de Sonora, en Baja California. Muchas plantas del desierto son anuales y cumplen todo su ciclo de vida –de semilla a flor a nuevas semillas– durante el breve período que sigue a las lluvias estacionales.* ***(b)*** *Una planta bienal,* Arctium minus *–también llamada bardana–. En el primer año de vida, esta planta tiene el tallo muy corto y produce pocas hojas de gran tamaño, como las que se ven en la figura. En el segundo año, el tallo se alarga y produce una inflorescencia que puede alcanzar un metro de alto. Luego, la planta muere.* ***(c)*** *Una planta perenne, el algarrobo,* Prosopis alba, *en Córdoba, Argentina.*



Fig. 44-3. UN ESCARABAJO POLINIZANDO UNA AMAPOLA DE CALIFORNIA. *Los pétalos con frecuencia son brillantes y coloreados y anuncian la presencia de una flor entre las hojas verdes, que atrae insectos u otros animales que visitan las flores en busca del néctar o de otras sustancias nutritivas. Cuando estos animales visitan otras plantas en busca de alimento, tienden a llevar inadvertidamente polen de una flor a otra.*

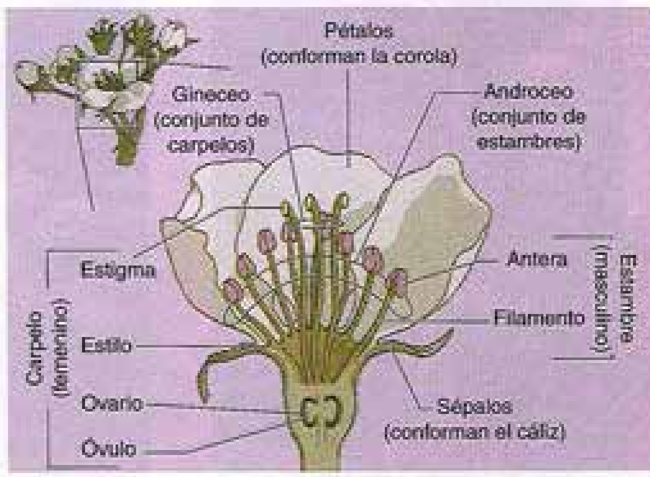


Fig. 44-4. LA FLOR DE UN PERAL.

Galería de imágenes

aparición de la semilla), portado por el viento o por un insecto (fig. 44-3), entra en contacto con el estigma de una flor de la misma especie y la fecunda, comienza un nuevo ciclo de vida de una angiosperma. Las flores presentan exquisitas adaptaciones que permiten que se produzca la polinización. A diferencia de los órganos reproductores de los animales, que son estructuras permanentes que se desarrollan desde la embriogénesis, las flores son transitorias. Después de la fecundación, algunas partes de la flor se transforman en el fruto, que contiene una o más semillas, mientras otras mueren y se desprenden de la planta madre.

La estructura de la flor

Las flores completas están formadas por cuatro conjuntos de piezas florales: sépalos, pétalos, estambres y carpelos (fig. 44-4). Desde una perspectiva evolutiva, las piezas florales se consideran hojas modificadas.

Las **sépalos** forman el **cáliz** y encierran y protegen a la yema floral en desarrollo. Los **pétalos**, que con frecuencia están brillantemente coloreados, constituyen la **corola**. Por dentro de la corola están los **estambres** que, en conjunto, forman el **androceo**; cada estambre tiene un **filamento** en cuyo extremo se encuentra la **antera**. Los granos de polen, formados en la antera, son los gametofitos masculinos (véase cap. 26, recuadro 26-1) que, cuando maduran, se liberan a través de hendiduras o poros de la antera.

Los **carpelos** son hojas modificadas que en conjunto forman el **gineceo**; contienen los gametofitos femeninos. Una sola flor puede tener uno o varios carpelos, separados o fusionados. El gineceo está formado por uno o varios **estigmas** (al que se pueden adherir los granos de polen) y un **estilo**, a lo largo del cual crece el tubo de polen. El gineceo también consta de una base dilatada, el **ovario**. Dentro del ovario hay uno o más óvulos, cada uno de los cuales contiene un gametofito femenino, o saco embrionario, con una sola **ovocélula** u **oosfera**. Después de que la ovocélula es fecundada, cada óvulo se transforma en una **semilla** y el ovario en un **fruto**.

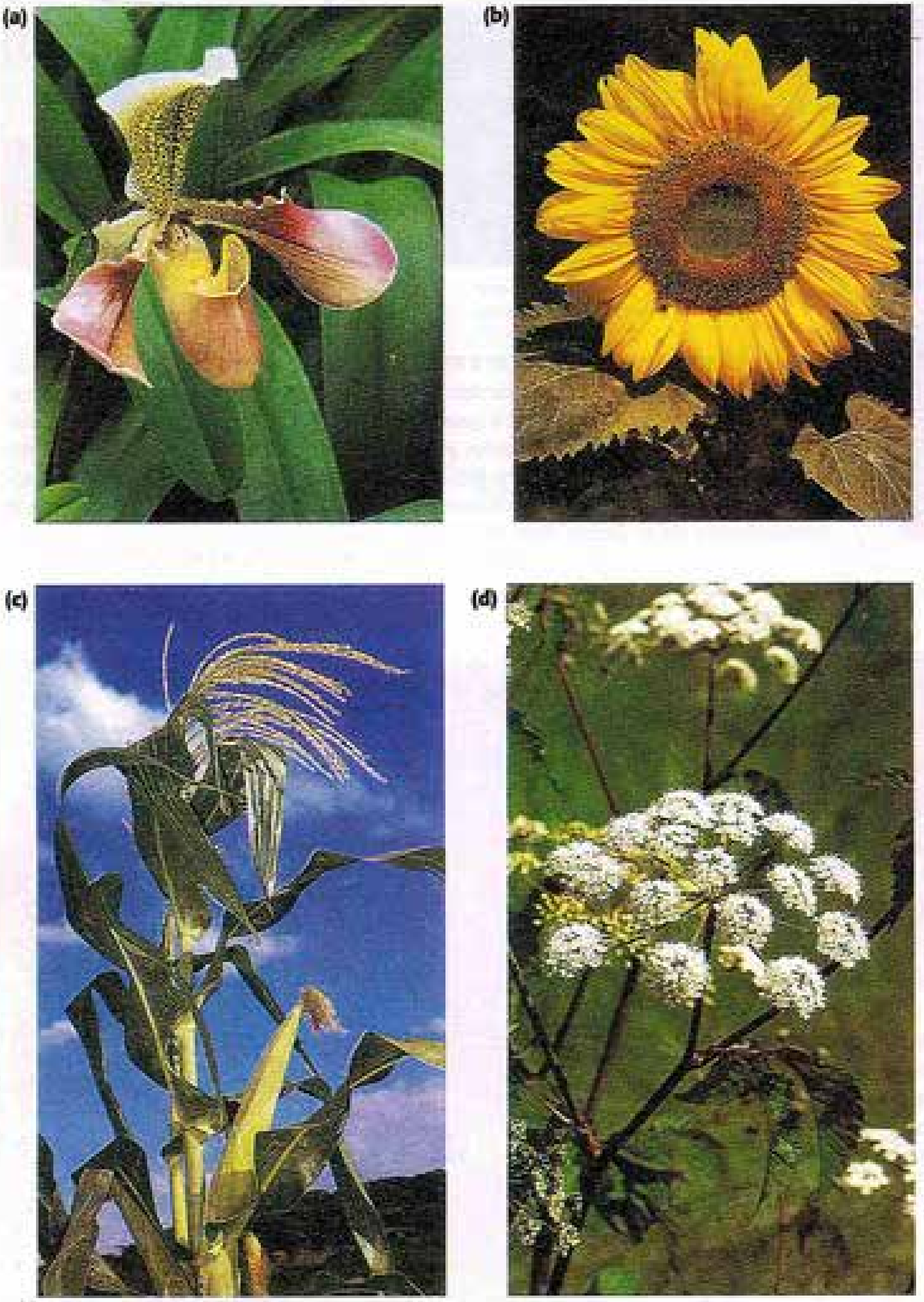


Fig. 44-5. FLORES: FORMAS Y VARIACIONES. ***(a)*** *La orquídea sandalia de dama, Paphiopedilum invincible. Son flores altamente especializadas, cuyos estilos y filamentos están fusionados en una sola estructura que lleva el estigma y, a corta distancia, una antera. El "labio" de la flor es un pétalo modificado que puede ser utilizado como "plataforma de aterrizaje" para los insectos.* ***(b)*** *El girasol, Helianthus annuus ("flor anual del Sol"). En el girasol y otras compuestas, numerosas flores individuales constituyen lo que se denomina capítulo, cuya porción central está formada por varias flores pequeñas separadas. Cada una de ellas consta de un par de carpelos fusionados –que forman un ovario único– y anteras fusionadas encerradas en una pequeña corola de pétalos también fusionados. Esta porción central está rodeada por flores marginales (de pétalos amarillos) que frecuentemente son estériles.* ***(c)*** *Maíz (Zea mays), una especie monoica. Las flores masculinas y femeninas están separadas y se encuentran en la misma planta. Las espiguillas, en la parte superior del tallo, son conjuntos de flores masculinas (productoras de polen). Cada hebra de "seda" o "barba" que surge de la espiga o mazorca del maíz, en la parte inferior, es el estigma y el estilo combinados de cada una de las flores femeninas.* ***(d)*** *Una umbelífera, otro ejemplo de inflorescencia en el cual varias flores se encuentran ubicadas laxamente sobre una misma rama floral.*

La variedad de flores es enorme (fig. 44-5). Una flor que contiene estambres y carpelos se conoce como *flor perfecta*. Las *flores imperfectas*, por el contrario, tienen sexos separados, es decir, son masculinas (estaminadas) o femeninas (carpeladas). Las especies en las que una misma planta lleva flores masculinas y femeninas se denominan **monoicas** (del griego, *mono*, una; *oikos*, casa); las que llevan las flores masculinas y femeninas en plantas separadas son **dioicas** (que significa "dos casas"). El palto o aguacatero (*Persea americana*) es un ejemplo de planta dioica y, como saben los jardineros, para que una planta femenina de palta produzca frutos hay que plantar cerca de ella una planta masculina, que nunca produce frutos.

Los gametos: el polen y el óvulo

Cuando el grano de polen se libera de la antera, habitualmente contiene tres núcleos haploides (n): dos *núcleos espermáticos* o *generativos* y un *núcleo del tubo* o *vegetativo* (fig. 44-6). El grano de polen contiene sus propios nutrientes y posee una cubierta externa muy dura que lo protege; se han encontrado granos intactos en turberas de miles de años de antigüedad.

Como puede observarse en la figura 44-7 cada óvulo contiene un gametofito femenino, el cual, en muchas especies, está formado por siete células, con un total de ocho núcleos haploides (fig. 44-7). Una de las siete células es la ovocélula, que contiene un único núcleo

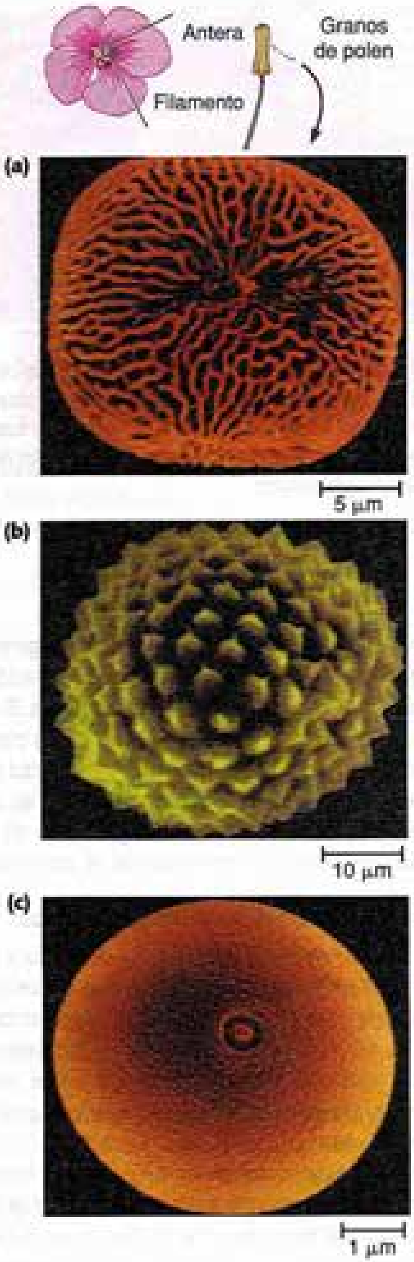


Fig. 44-6. DIVERSOS GRANOS DE POLEN. *Las paredes del grano de polen, duras y resistentes, protegen al gametofito masculino en su viaje desde la antera de una flor al estigma de otra flor de la misma especie. Los granos de polen de especies diferentes suelen ser distintos.* ***(a)*** *Grano de polen de* Geranium, *tradicionalmente clasificado dentro de las dicotiledóneas;* ***(b)*** *de una ambrosía común;* ***(c)*** *de la gramínea* Echinochloa *(pata de gallo), una monocotiledónea. Cuando un grano de polen germina, el tubo polínico emerge por una abertura de su cubierta externa, como la que se observa en la fotografía del polen de la gramínea.*



Fig. 44-7. EL GAMETOFITO FEMENINO Y LA FECUNDACIÓN EN LAS ANGIOSPERMAS. *El tubo polínico del gametofito masculino, o grano de polen, crece a través del estilo y entra en un óvulo que contiene el gametofito femenino de siete células (el saco embrionario). Uno de los núcleos espermáticos se une con la ovocélula y se forma el cigoto. El otro núcleo espermático se fusiona con los dos núcleos polares contenidos en una sola célula grande (que en la figura ocupa la mayor parte del óvulo). Esta fusión triple produce una célula triploide (3n) de la cual se originará el endosperma. El carpelo que se muestra aquí contiene un solo óvulo.*



Fig. 44-8. TUBO POLÍNICO EN CRECIMIENTO DE GERANIUM MACULATUM. *Se piensa que la germinación de los granos de polen depende del reconocimiento específico, que tal vez involucre la interacción entre sustancias químicas de la superficie pegajosa del estigma y del grano de polen. Se ha sugerido también que las sustancias azucaradas del estigma son fuente de energía para el grano de polen, lo que permite el crecimiento rápido del tubo polínico. En* Geranium, *el tubo de un grano de polen de 0,1 mm de diámetro puede crecer aproximadamente 1 cm en 20 minutos.*

www Galería de imágenes

haploide. A cada lado de la ovocélula hay una pequeña célula, llamada *sinérgida*. En el extremo opuesto del gametofito hay tres células pequeñas, las *antípodas*. La célula central grande contiene dos núcleos haploides (*n*), llamados *núcleos polares* porque se mueven hacia el centro desde cada extremo o polo del gametofito.

La unión de los gametos: fecundación

Una vez en el estigma, el grano de polen germina y, bajo la influencia del núcleo del tubo, el tubo polínico crece a través del estilo hasta penetrar en un óvulo (fig. 44-8). La distancia que recorre este tubo puede ser grande; en el maíz puede alcanzar los 40 cm. El número

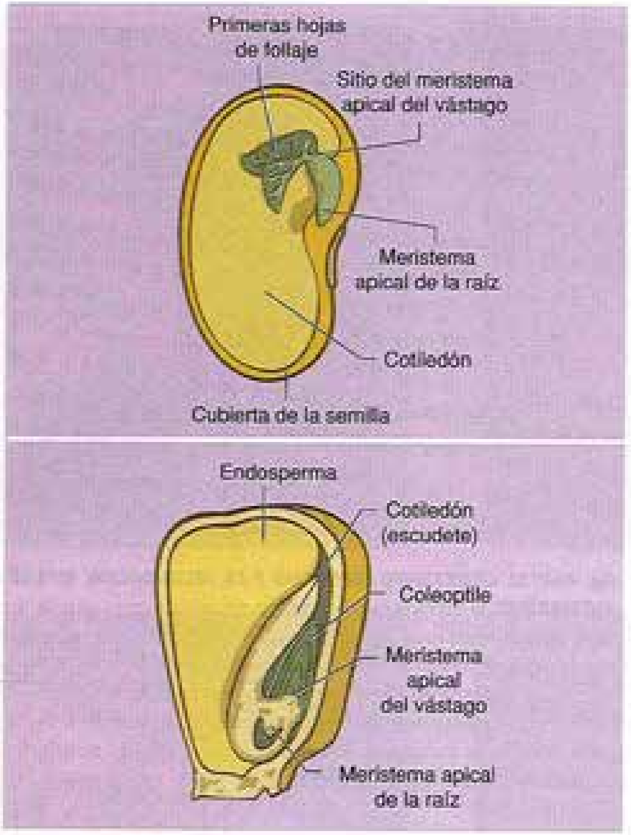


Fig. 44-9. DISTINTOS TIPOS DE SEMILLAS. ***(a)*** *En el guisante común (especie de Pisum), comúnmente considerado una planta dicotiledónea, el endosperma se digiere a medida que el embrión crece y la reserva de alimento se transfiere a los cotiledones carnosos.* ***(b)*** *En el maíz y otras monocotiledóneas, el cotiledón único, conocido en el maíz como escudete, absorbe las reservas alimenticias del endosperma. El coleoptile es una vaina que encierra al meristema apical del vástago; es la primera estructura que aparece por encima del suelo después de que la semilla germina. El grano de maíz es un fruto indehiscente que contiene a la semilla.*

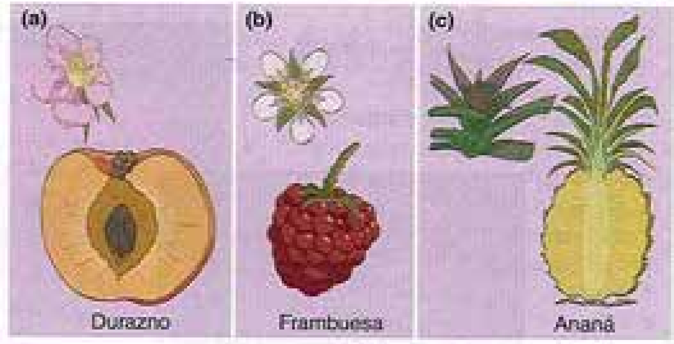


Fig. 44-10. FRUTOS SIMPLES, AGREGADOS Y MÚLTIPLES. ***(a)*** *Un fruto simple,* ***(b)*** *un fruto agregado y* ***(c)*** *un fruto múltiple. Los frutos múltiples consisten en carpelos pertenecientes a más de una flor. Un ananá o piña, por ejemplo, es un fruto múltiple formado por la inflorescencia o umbela floral. En estas plantas, los ovarios de las flores individuales se fusionan cuando maduran.*

de granos de polen que alcanza el estigma con frecuencia es mayor que el número de óvulos disponibles para la fecundación. Esto genera una competencia intensa entre los tubos polínicos.

Cuando el tubo polínico alcanza el saco embrionario, uno de los núcleos espermáticos penetra en la ovocélula y se une con su núcleo y forma una célula 2n. La ovocélula fecundada, o cigoto, se desarrolla y forma el embrión, que es el esporofito diploide (2n) joven. El segundo núcleo espermático se une con los núcleos polares en un proceso de *fusión triple*. De la célula triploide (3n) resultante se desarrolla un tejido especializado llamado **endosperma** que rodea al embrión en desarrollo. Estos fenómenos extraordinarios de fecundación y fusión triple se denominan en conjunto **doble fecundación** y ocurren sólo en las angiospermas. Este peculiar y, sin duda, extraordinario proceso fue descubierto en 1898 por el botánico ruso Sergei Navashin (1857-1930).

La génesis de una nueva planta

A su debido tiempo y en las condiciones apropiadas (véase cap. 46), la semilla germina, el embrión crece y a partir de éste se forma la planta madura completa. La génesis de la forma de cada organismo a partir de la semilla es compleja e involucra tanto su información genética como el ambiente en el que ese organismo se encuentra. El estudio de la organización de los tejidos a lo largo de la vida de las plantas revela el tiempo transcurrido desde la germinación, la complejidad de la arquitectura de esa especie y las condiciones ambientales a las que estuvo sometida. En este capítulo analizaremos la organización de los tejidos de una angiosperma típica en distintos estadios de crecimiento.

Hacia una nueva generación: semillas y frutos

La semilla consiste en el embrión –que se desarrolla a partir de la ovocélula fecundada– el endosperma y la cubierta, la cual se desarrolla a partir de la capa o las capas más externas (tegumentos internos) del óvulo (👁 fig. 44-9). Al mismo tiempo, el fruto se desarrolla a partir de la pared del ovario (la base del carpelo). Cuando el ovario madura y se transforma en fruto, los pétalos, los estambres y otras partes de la flor generalmente caen.

Como sabemos, los frutos tienen formas diferentes, muchas de las cuales son adaptaciones a una variedad de mecanismos de dispersión. Según la disposición de los carpelos en la flor, pueden ser simples, agregados o múltiples (👁 fig. 44-10). Los frutos simples son los más diversos: cuando maduran pueden ser blandos y carnosos o secos (👁 fig. 44-11). Los frutos simples secos a su vez se clasifican en dehiscentes e indehiscentes, según se abran o no a la madurez y liberen las semillas (👁 fig. 44-12).

Tejidos de las plantas: los meristemas

A medida que el embrión crece, sus células comienzan a diferenciarse. Las dos células que resultan de la primera división del cigoto establecen una polaridad en el embrión. La célula inferior da origen a una estructura de sostén denominada *suspensor* y la célula superior se convierte en el embrión verdadero. En las primeras etapas, el embrión consiste en una masa globular de células sobre el suspensor, el cual interviene en forma activa en el envío de nutrientes al embrión.

Al comienzo del crecimiento embrionario, todas las células del cuerpo de la planta joven se dividen. En etapas posteriores, sólo ciertas

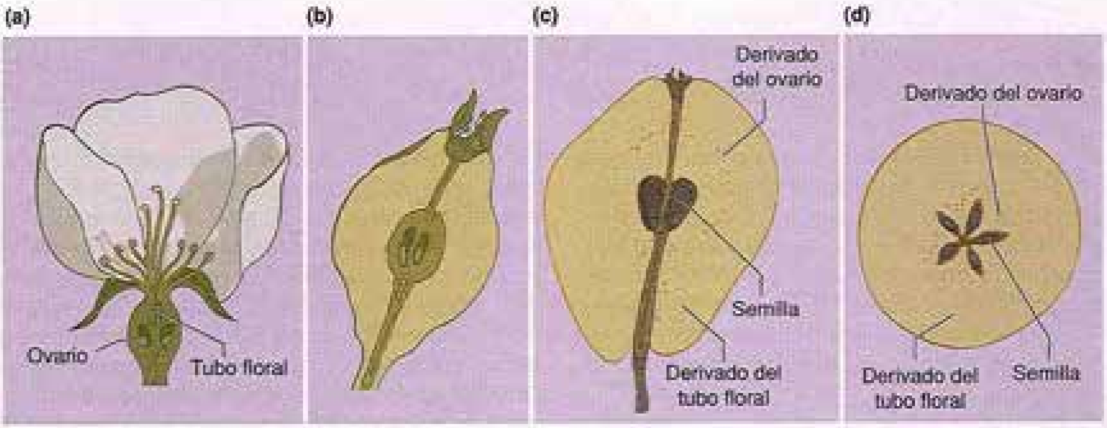


***Fig. 44-11. DESARROLLO Y ESTRUCTURA DE LA PERA, UN FRUTO SIMPLE CARNOSO. (a)** Flor del peral. El ovario es la porción basal del carpelo. **(b)** Flor más vieja, después de que han caído los pétalos. **(c)** Corte longitudinal y **(d)** corte transversal del fruto maduro. El corazón de la pera es la pared del ovario maduro. La parte carnosa comestible se desarrolla a partir del tubo floral.*

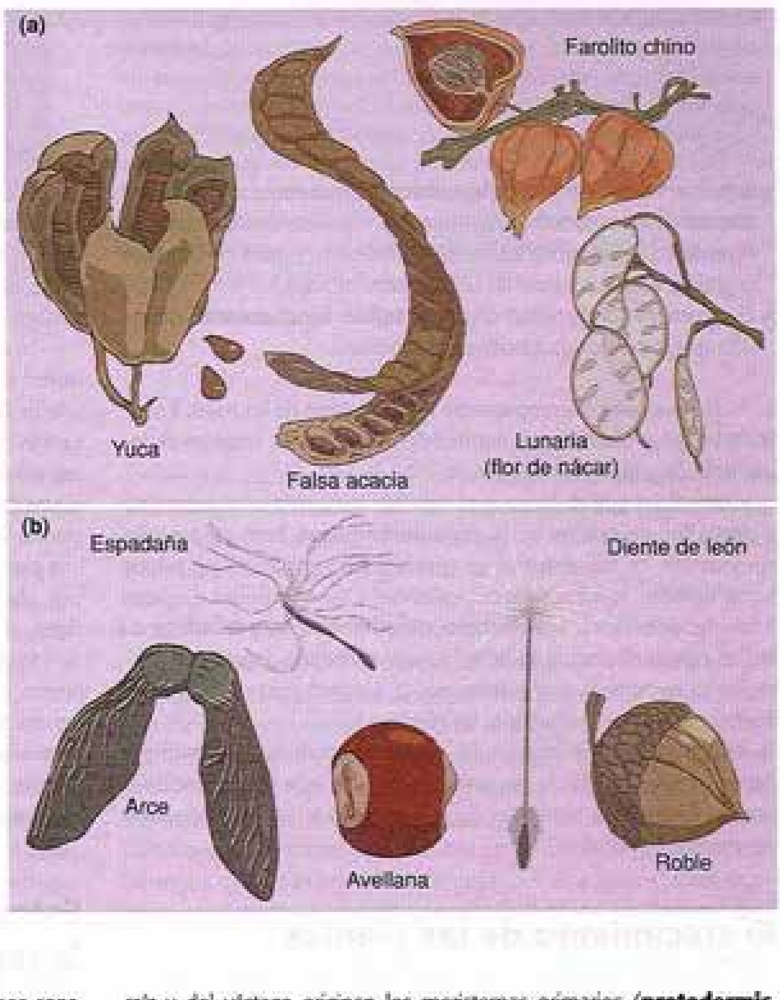


***Fig. 44-12. FRUTOS DEHISCENTES E INDEHISCENTES. (a)** Frutos dehiscentes. Cuando maduran, todavía unidos a la planta materna, se abren y liberan las semillas. Los frutos dehiscentes más comunes incluyen los de las leguminosas (la familia de los guisantes), en los cuales el ovario se divide a lo largo de ambos lados; la vaina es la pared del ovario maduro y los guisantes son las semillas. En otros frutos dehiscentes, el fruto deriva de un carpelo único y la pared del ovario se abre a lo largo de un solo lado. **(b)** Frutos indehiscentes. Las semillas se encuentran dentro del fruto cuando éste se desprende de la planta. Muchos frutos indehiscentes son llevados a una gran distancia de la planta madre por el viento o por animales que los ingieren antes de que se liberen las semillas. Los frutos indehiscentes aparecen en muchas familias de plantas. El más común es el aquenio, un fruto pequeño de una sola semilla; algunos aquenios, como los producidos por el olmo y el fresno, son alados.*

regiones experimentan una división activa celular. Estas regiones constituyen los **meristemas**. Las células de los meristemas, tanto del embrión como del adulto, pueden dividirse indefinidamente. Existen dos tipos de meristemas: los *meristemas apicales* que originan el cuerpo primario de la planta, y los *laterales*, que son los tejidos que lo engruesan. Las células de los *meristemas apicales* localizados cerca del ápice de la raíz y del vástago originan los meristemas primarios (**protodermis**, **procambium** y **meristema fundamental**) y dan origen a los tejidos primarios de la planta adulta.

- La protodermis origina el **tejido dérmico** que proporciona una cubierta externa protectora de la planta.

Recuadro 44-1

El control génico del meristema floral

El desarrollo de las flores puede subdividirse en dos etapas. La primera está determinada por cambios en la actividad meristemática que conducen a la iniciación de la formación de flores en lugar de hojas. Estos cambios están mediados por la inducción de genes que controlan la identidad de los meristemas, como los denominados *LEAFY* y *APETALA1*. Su expresión está regulada por factores exógenos como el largo del día y endógenos como las hormonas. Esto conduce a una gran sincronización entre el momento en que florecen las plantas y las estaciones favorables para su crecimiento y desarrollo.

En la segunda etapa, los genes que confieren identidad a los meristemas activan la expresión de los genes que confieren identidad a los distintos órganos florales, es decir, aquellos que conducen a la formación de sépalos, pétalos, estambres y carpelos. En *Arabidopsis thaliana* se demostró que la identidad de los órganos florales está determinada por genes homeóticos (véase cap. 15, Diferenciación de unidades repetitivas) de tres tipos. Los "genes A" se expresan en los sépalos y los pétalos, los "genes B" en pétalos y estambres y los "genes C" en estambres y carpelos. El análisis de los fenotipos de mutantes deficientes en uno o varios de estos genes, así como de sus patrones de expresión, llevó a postular el modelo "ABC". Este es un modelo de tipo combinatorio según el cual en aquellas regiones meristemáticas donde sólo se expresan genes A es inducida la formación de sépalos y donde se expresa A + B es inducida la formación de pétalos; donde se expresa B + C es inducida la formación de estambres. La expresión de genes C solos da lugar a la formación de carpelos. Así, aquellos mutantes que tienen afectados genes homeóticos de tipo B, como por ejemplo *APETALA3*, sólo tienen sépalos y carpelos, inducidos por genes de tipo A y C, respectivamente. Este tipo de fenómenos combinatorios no se limita a las plantas.

- El procambium origina el **tejido vascular** que está compuesto por **xilema** (que transporta agua y minerales disueltos desde el suelo) y **floema** (que transporta azúcares, aminoácidos y otros compuestos orgánicos disueltos desde las células fotosintéticas).
- El meristema fundamental origina el **tejido fundamental**, donde ocurren las principales funciones metabólicas.

Las principales diferencias entre las estructuras de las hojas, los tallos y las raíces residen en la distribución relativa de los sistemas de tejido vascular y fundamental (fig. 44-13).

Las células que se encuentran con más frecuencia en el cuerpo de la planta son del tipo conocido como **parénquima**. Estas células, que aparecen en los tres sistemas de tejidos y predominan en los tejidos fundamentales, son típicamente poliédricas y tienen paredes delgadas y flexibles de celulosa. Además del núcleo, mitocondrias y otras organelas, las células parenquimáticas en general contienen cloroplastos, leucoplastos o cromoplastos (véase cap. 2, La producción y almacenamiento de hidratos de carbono: los plástidos).

Además de la fotosíntesis, las células parenquimáticas desempeñan numerosas funciones esenciales en la planta, que pueden incluir el almacenamiento de sustancias (recuadro 44-1, *El control génico del meristema floral*).

El crecimiento de las plantas

Cuando la semilla germina, se rompe la cubierta y surge el esporofito joven (véase cap. 26, recuadro 26-1). Las primeras hojas de follaje se abren hacia la luz y comienzan a fotosintetizar mientras que, internamente, continúa el proceso de crecimiento que da origen al cuerpo de la planta (fig. 44-14). En los primeros estadios del desarrollo, el crecimiento del joven esporofito depende de las reservas acumuladas en la semilla.

El crecimiento primario de la planta implica la diferenciación de los tres sistemas de tejido, el alargamiento de las raíces y los tallos y la formación de las raíces laterales y de las ramas. Como señalamos, el crecimiento primario se inicia en los meristemas apicales de la raíz y del vástago.

La existencia de esas áreas meristemáticas que, al dividirse, contribuyen al crecimiento del cuerpo de las plantas durante toda su vida es una de las diferencias principales que existen entre plantas y animales. La mayoría de los animales dejan de crecer cuando alcanzan la madurez, aunque las células de ciertos tejidos "de recambio", como la piel o el revestimiento del intestino, siguen dividiéndose. Por el contrario, las plantas continúan creciendo durante toda su vida. En consecuencia, una planta modifica su aspecto en relación con el ambiente en el que vive, por ejemplo, creciendo hacia la fuente de luz o extendiendo sus raíces.

Muchas plantas son capaces, además, de tener movimientos genuinos, que no implican crecimiento. La respuesta de la *Mimosa pudica*, una planta cuyas hojas se pliegan tras ser tocadas, algunas plantas carnívoras como la "atrapamoscas" (*Dionaea muscipula*), así como aquellas que se cierran durante la noche y se abren durante el día, son claros ejemplos de ello.

Estructuras que fijan y absorben: la raíz

Las raíces fijan la planta al suelo e incorporan agua y minerales esenciales. La raíz embrionaria o **radícula** es la primera estructura que rompe la cubierta seminal y se elonga rápidamente. En una planta adulta, el sistema de raíces puede constituir más de la mitad de su cuerpo. De un modo similar, la extensión lateral de las raíces de un árbol por lo

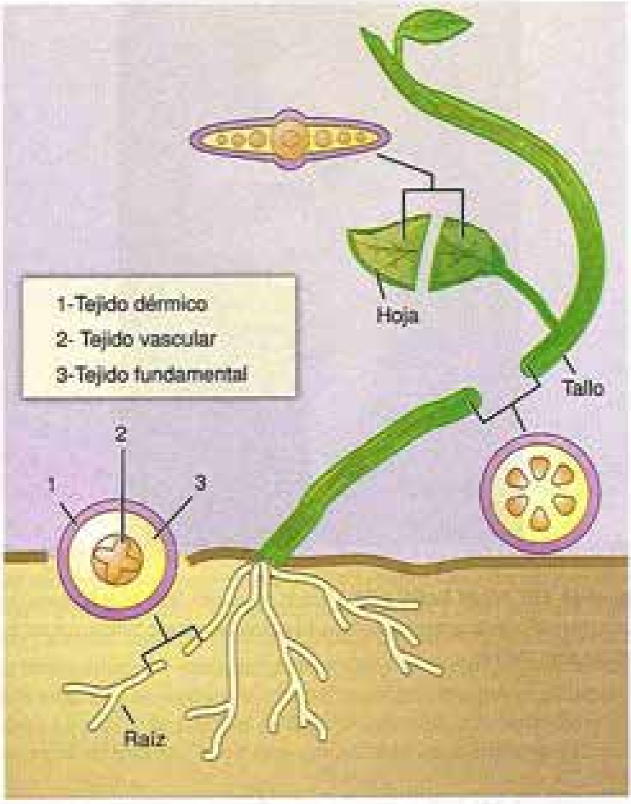


***Fig. 44-15.* LOS TRES SISTEMAS DE TEJIDOS.** *Mientras que el tejido dérmico constituye la parte externa de las plantas, hay una diferencia de distribución de los sistemas de tejido vascular y fundamental en las hojas, el tallo y la raíz.*

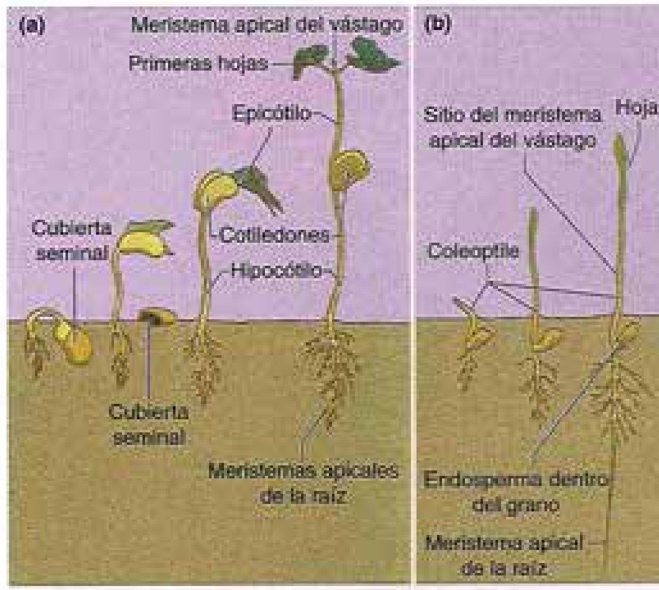


***Fig. 44-14.* DESARROLLO DE PLÁNTULAS MONOCOTILEDÓNEAS Y DICOTILEDÓNEAS. (a)** *Una plántula de frijol o poroto (especie de Phaseolus), una dicotiledónea. Antes de la germinación, la semilla absorbe agua, se hincha y rompe la cubierta seminal. Primero emerge la raíz joven, seguida del hipocótilo (que significa "debajo de los cotiledones"). Los cotiledones finalmente se marchitan y caen. Luego emerge el epicótilo que se encuentra entre el cotiledón y el haz de hojas.* **(b)** *Una plántula de maíz, una monocotiledónea. La primera estructura que aparece por encima del suelo es el coleoptile, que forma una vaina cilíndrica sobre el vástago en crecimiento de la planta. Típicamente, el resto de endosperma, con el escudete (el cotiledón único) en su interior, está presente en la joven plántula.*

www Galería de imágenes

habitual es mayor que la extensión de su copa. El crecimiento de las raíces depende de las condiciones del suelo y de la disponibilidad de agua.

En la figura 44-15 se muestra la estructura interna de la raíz de las angiospermas (fig. 44-15). En la mayoría de las plantas, los tres sistemas de tejidos –dérmico, fundamental y vascular– están dispuestos en tres capas concéntricas que conforman la epidermis, la corteza y el cilindro central.

La epidermis de la raíz

La epidermis protege a los tejidos internos y cubre la totalidad de la superficie de la raíz joven. A través de ella se absorben agua y minerales del suelo. En la raíz, la superficie externa de la epidermis, la **cutícula**, está ausente o es muy delgada en comparación con la que recubre la superficie de una hoja. Las células epidérmicas tienen extensiones tubulares finas, los *pelos radicales* o *absorbentes* (fig. 44-16) y el núcleo de la célula epidérmica a menudo se encuentra dentro del pelo radical. La mayor parte del agua y de los minerales que entran en la raíz son absorbidos por estas delicadas salientes de la epidermis.

La corteza de la raíz

La **corteza** ocupa casi todo el volumen de la raíz joven. Está formada por células parenquimáticas habitualmente sin cloroplastos funcionales. Los leucoplastos de sus células están especializados en el almacenamiento de reservas (almidón y otras sustancias orgánicas). En algunas especies, como las ya mencionadas remolacha y zanahoria, las raíces tienen un abundante parénquima de reserva.

La endodermis y el cilindro central

La **endodermis**, a diferencia de la corteza, es una única capa compacta de células. En las paredes contiguas de cada célula endodérmica progresivamente se deposita una sustancia cerosa, la *suberina*, que conforma un anillo continuo llamado **banda de Caspari** (fig. 44-17). Esta banda, situada en la pared celular y adherida a la membrana de la endodermis, es impermeable. En consecuencia, el agua y las sustancias disueltas atraviesan las membranas celulares, ya que están impedidas de pasar por las paredes, como ocurre en otras células corticales. Las células vivas de las plantas superiores se encuentran conectadas unas con otras a través de los **plasmodesmos**, canales que atraviesan las paredes y conectan los citoplasmas de células contiguas. El agua, el O_2 y el CO_2 pasan con facilidad a través de las membranas celulares, pero muchos iones y otras sustancias no pueden hacerlo (véase cap. 3). Así, al realizar este pasaje a través de las membranas celulares, la endodermis contribuye a regular el transporte de sustancias al resto del cuerpo vegetal.

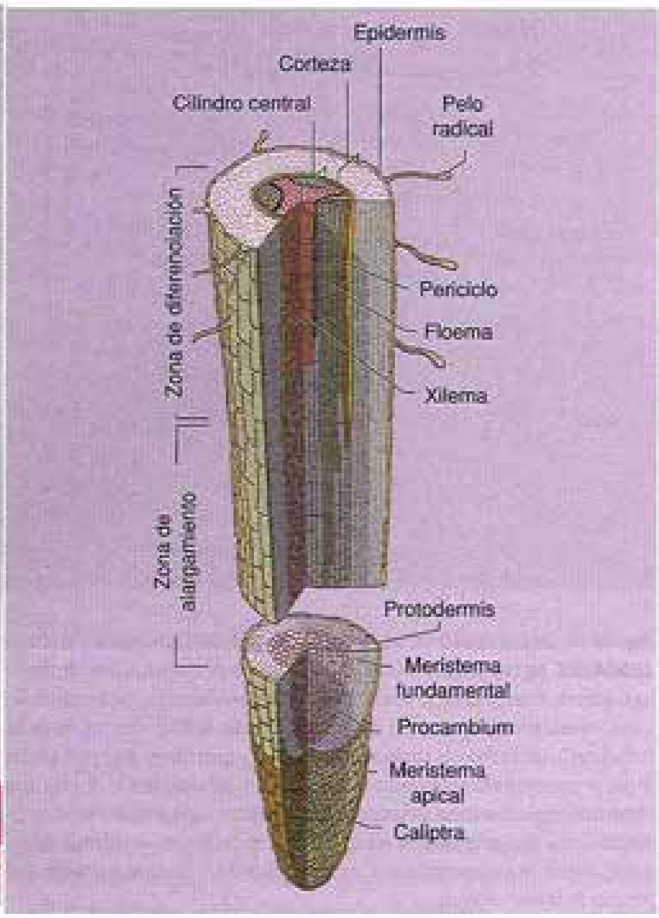


Fig. 44-15. LAS REGIONES DE CRECIMIENTO DE UNA RAÍZ DE DICOTILEDÓNEA. *Las células nuevas se producen por división de las células del meristema apical. Las células que se encuentran por encima del meristema sufren cambios característicos a medida que aumenta la distancia entre ellas y el ápice de la raíz. Primero hay una tasa máxima de división, seguida por alargamiento celular con pocas divisiones posteriores. Cuando las células se alargan, se diferencian en los tres meristemas primarios que originan los tres sistemas de tejido de la raíz. La protodermis se transforma en epidermis, el meristema fundamental, en corteza, y el procambio se transforma en el xilema y el floema primarios. Algunas de las células producidas por el meristema apical se diferencian y forman la caliptra protectora de la raíz.*



Fig. 44-16. LOS PELOS RADICALES. *Plántula de rabanito (especie de Raphanus) en la que se ven la cubierta seminal descartada, los cotiledones y la raíz primaria con sus numerosos pelos radicales.*

El **cilindro central** de la raíz consiste en los tejidos vasculares xilema y floema, rodeados por una o más capas de células, el **periciclo**, del que surgen ramificaciones de la raíz llamadas las **raíces secundarias**. En la mayoría de las especies, los tejidos vasculares de la raíz se agrupan en un cilindro sólido, semejante al que se muestra en la figura 44-15. En la figura 44–18 se ilustran los detalles del cilindro central de una raíz de ranúnculo (fig. 44-18).

Crecimiento primario de la raíz

La primera estructura del embrión que atraviesa la cubierta de la semilla es la raíz embrionaria o radícula. En su ápice está la **caliptra**, un casquete que protege el meristema apical durante su penetración en el suelo. Las células de la caliptra se desgastan y son reemplazadas continuamente por nuevas células procedentes del meristema (véase fig. 44-15).

Si bien ciertas células del meristema retienen la capacidad de producir nuevas células, la mayoría de las otras células de la raíz, descendientes de estas escasas células meristemáticas, eventualmente se transforman en células de la caliptra o de los sistemas de tejidos de la raíz. En la porción superior del meristema, las nuevas células se alargan y alcanzan hasta diez o más veces su longitud original, a menudo en un lapso de pocas horas. Este alargamiento es la causa principal del crecimiento primario de las raíces, aunque, por supuesto, el crecimiento depende en última instancia de la producción de nuevas células que se incorporan a la zona de alargamiento.

A medida que se alargan, las células se diferencian. En las raíces, las primeras en hacerlo son las células del floema, seguidas de las del xilema. En la región donde se forma primero el xilema, también se diferencia la endodermis y hacia el interior de la endodermis se forma el periciclo. También se diferencian células epidérmicas que comienzan a formar pelos radicales. Esta secuencia de crecimiento ocurre en la raíz primaria de una plántula y se repite una y otra vez en todos los ápices de las raíces de las plantas, aun en un árbol de 50 m de altura.

Muchas especies comúnmente conocidas como dicotiledóneas exhiben –en distintos grados– lo que se conoce como *crecimiento secundario* de la raíz: la zona de la raíz más próxima al vástago se toma leñosa y se especializa en la función de fijación al sustrato más que en la absorción de agua y nutrientes esenciales.

Patrones de crecimiento de la raíz

En muchas dicotiledóneas, la raíz primaria se desarrolla como un gran eje principal que, a su vez, origina raíces laterales o ramificadas del periciclo (fig. 44-19). En las monocotiledóneas, por el contrario, se originan varias raíces a partir de la semilla que pueden persistir durante toda la vida de la planta. En este grupo de angiospermas también se

Galería de imágenes

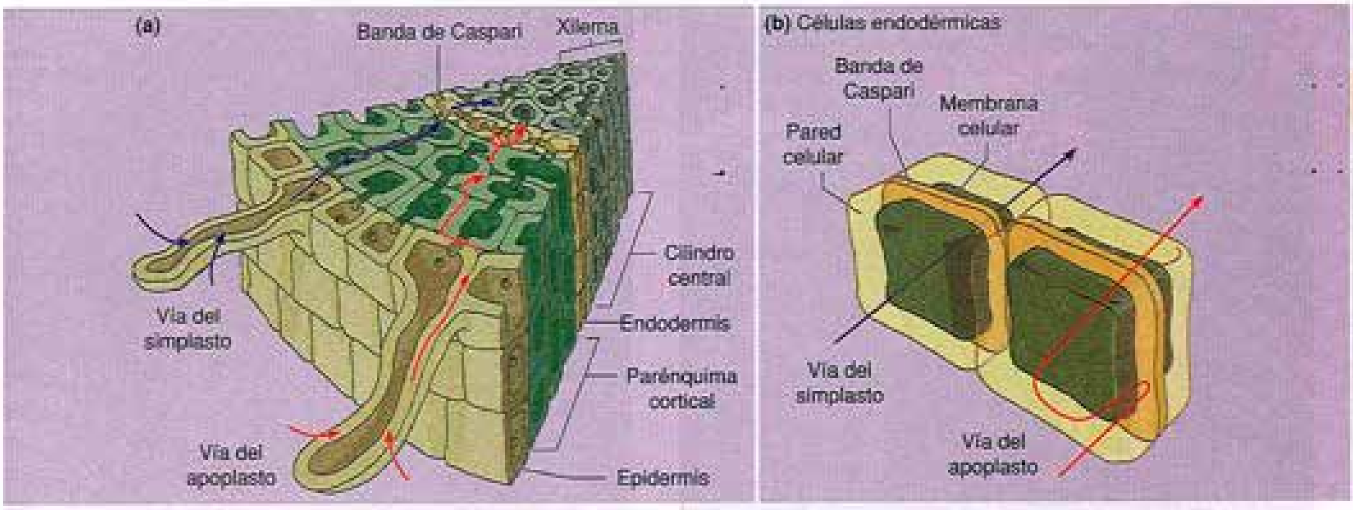


Fig. 44-17. DOS VÍAS DE ABSORCIÓN DE AGUA Y SUSTANCIAS DISUELTAS DE UNA RAÍZ. (a) *La mayor parte de los solutos y parte del agua que entran en la raíz siguen la vía del simplasto (la continuidad del protoplasma a través de los plasmodesmos); el agua se mueve por diferencia de gradiente del potencial químico (véase cap. 3, La tendencia a alcanzar estados estacionarios). Otra parte del agua y algunos de los solutos entran en la raíz por la vía del apoplasto, moviéndose a través de las paredes celulares y a lo largo de sus superficies.* **(b)** *Células endodérmicas. La banda de Caspari bloquea la vía del apoplasto. Tanto el agua como los solutos cruzan esta banda a través de las membranas de las células endodérmicas o de otras células situadas más externamente por la vía del simplasto (célula de la izquierda). Después de que la mayoría de los solutos han cruzado la endodermis, continúan por el simplasto y la mayor parte del agua retorna al apoplasto cubriendo la distancia que resta hasta llegar a las células del xilema. En las zonas más jóvenes de la raíz, donde aún no se ha formado la banda de Caspari, el agua y los nutrientes esenciales pueden alcanzar el xilema a través de la vía del apoplasto (célula de la derecha).*

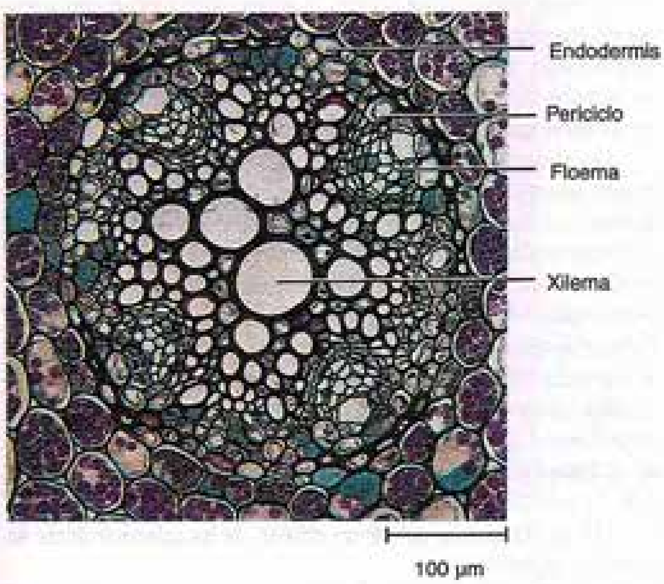


Fig. 44-18. CILINDRO CENTRAL DE LA RAÍZ DE UNA DICOTILEDÓNEA. *Detalle del cilindro central de la raíz de un ranúnculo. La endodermis contiene la banda de Caspari.*



Fig. 44-19. RAÍCES DE MONOCOTILEDÓNEAS Y DICOTILEDÓNEAS. (a) *Raíz principal (axonomorfa) de una zanahoria (una dicotiledónea).* **(b)** *Raíz fibrosa del centeno (una monocotiledónea).*

(a)



(b)



Fig. 44-20. RAÍCES ADVENTICIAS Y AÉREAS. ***(a)*** *Raíces de soporte del maíz. Éstas son raíces adventicias que surgen del tallo.* ***(b)*** *Raíces aéreas (neumatóforos) de un mangle blanco. Los ápices de las raíces se elevan por encima del cieno en que viven estos árboles e incorporan el oxígeno requerido para la respiración a través de las raíces.*

desarrollan numerosas raíces desde la base del tallo que forman un sistema de raíces fibrosas, las **raíces adventicias**.

Las raíces aéreas son raíces adventicias producidas por estructuras que se encuentran fuera del suelo. Algunas raíces aéreas, como las de la hiedra inglesa (especie de *Hedera*), se adhieren a superficies verticales. En otras plantas, como el maíz, las raíces aéreas cumplen además funciones de sostén (fig. 44-20a). Los árboles que crecen en los pantanos, como el mangle rojo (*Rhizophora mangle*) y el ciprés calvo (*Taxodium distichum*), a menudo tienen raíces de sostén.

En las áreas pantanosas, con suelos usualmente pobres en O_2, algunos árboles desarrollan raíces que crecen fuera del agua. Estas raíces no sólo fijan la planta al sustrato, sino que también las abastecen de O_2 que es utilizado en la respiración. Los mangles blancos (*Laguncularia racemosa*), por ejemplo, tienen raíces cuyos extremos crecen superando el nivel del agua y permiten esta función de aireación (fig. 44-20b).

Sostén y transporte: el tallo

Los tallos portan las hojas y son la vía por la cual las sustancias se movilizan desde las raíces hacia las hojas y viceversa. Algunos, como los de la papa o patata (*Solanum tuberosum*), están adaptados al almacenamiento de alimento. Las papas son los extremos de tallos subterráneos muy engrosados, o *tubérculos*, y contienen abundante almidón (fig. 44-21). Algunas especies de plantas que crecen en ambientes áridos almacenan agua en grandes células parenquimáticas de los tallos; el 98% del peso de un tallo de cactus, por ejemplo, puede estar constituido por agua.

El tejido dérmico que cubre los tallos verdes jóvenes, al igual que las hojas y las raíces, está constituido por células epidérmicas. Como ocurre en las hojas, los tallos verdes están cubiertos por una cutícula cerosa y en algunas especies tienen aberturas, los estomas (véase cap. 6, Las reacciones que fijan carbono), y son fotosintéticos.

La masa del tejido de un tallo joven es tejido fundamental compuesto esencialmente, como en las hojas y las raíces, por células parenquimáticas que proveen el soporte principal. El tejido fundamental de los tallos también puede tener tejidos de soporte especializados como el **colénquima** y el **esclerénquima**.

Las células del colénquima (fig. 44-22a) tienen paredes primarias (véase cap. 2, Por fuera de la membrana, la pared celular) engrosadas en los ángulos o de alguna otra manera irregular. Suelen ubicarse por debajo de la epidermis formando un cilindro continuo u organizadas en bandas individuales verticales. Este tejido es flexible y provee sostén mecánico a las regiones de crecimiento en los tallos y las ramas jóvenes que, así, no se quiebran ante brisas ni vientos.

Las células del esclerénquima (del griego *skleros*, duro) tienen paredes celulares impregnadas con lignina, una macromolécula compleja que endurece y da rigidez a la celulosa. Estas células son de dos tipos, **fibras** y **esclereidas**, y se describen en la figura 44-22b y c (fig. 44-22b-d).

Las células esclerenquimáticas difieren de las colenquimáticas en otros tres aspectos:

- tienen paredes secundarias, además de las primarias,
- las células con frecuencia mueren al alcanzar la madurez y sólo quedan sus paredes, y
- habitualmente aparecen en regiones del cuerpo vegetal que han completado el crecimiento primario.

Fig. 44-21. UNA ANGIOSPERMA, LA PAPA O PATATA (SOLANUM TUBEROSUM). *El sistema de vástago aéreo está formado por el tallo, las hojas –cuya función primaria es la fotosíntesis– y las flores, estructuras reproductivas. Después de la fecundación, los pétalos de las flores caen y los ovarios maduran y forman los frutos. Las hojas pueden ser simples o, como en la papa, compuestas –es decir, salen varios folíolos de un mismo peciolo–. Aparecen en las regiones del tallo conocidas como nudos. Las porciones del tallo que se encuentran entre los nudos sucesivos se llaman entrenudos. En muchas plantas, las únicas estructuras subterráneas son las raíces, que suministran agua y minerales al tallo, las hojas, las flores y los frutos. Sin embargo, en la papa, originaria de América del Sur, las estructuras subterráneas más conspicuas son los tubérculos que son tallos engrosados adaptados al almacenamiento de alimento.*

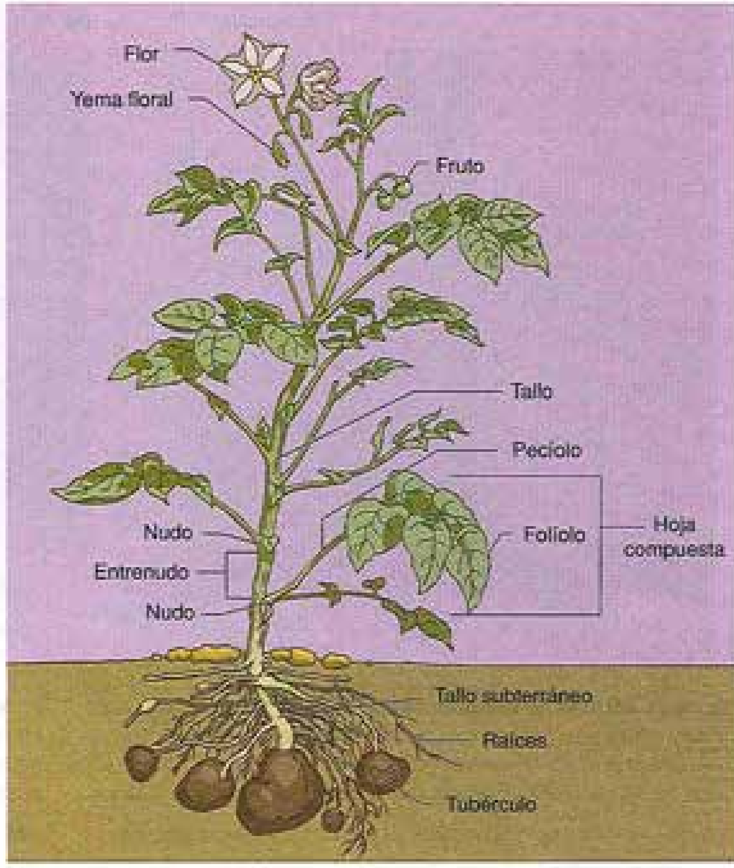


Figura interactiva

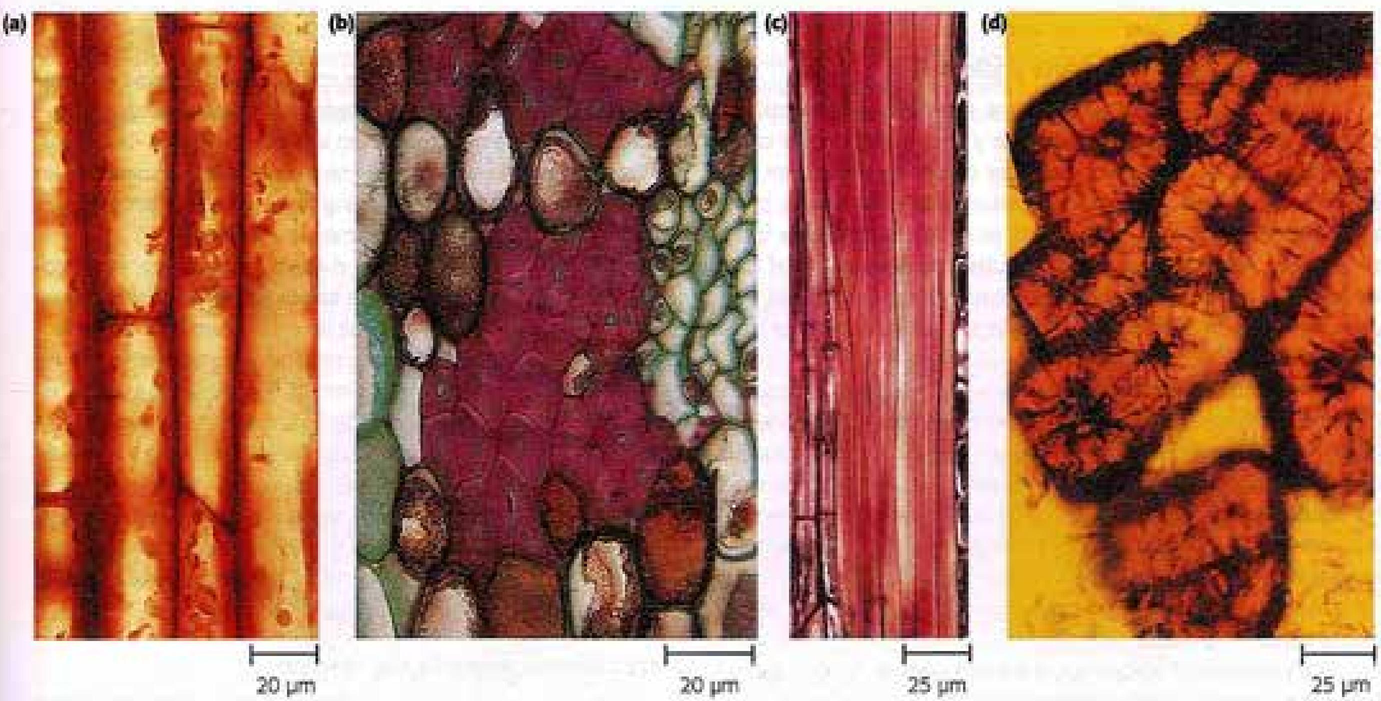


Fig. 44-22. CÉLULAS DEL TEJIDO FUNDAMENTAL DE LOS TALLOS. (a) *Células colenquimáticas en corte longitudinal. Sus paredes de celulosa engrosadas irregularmente son ricas en pectina y agua. Las paredes son elásticas por lo que la célula puede continuar creciendo por cierto tiempo.* ***(b)*** *Corte transversal y* ***(c)*** *corte longitudinal de fibras del floema del tallo de un tilo* (Tilia americana). *Las fibras son células extremadamente alargadas y bastante elásticas y se disponen en cordones o haces con un patrón característico de cada especie. Con frecuencia están asociadas con los tejidos vasculares. Sólo una porción de la longitud de las fibras puede verse en (c). Estas células esclerenquimáticas tienen paredes engrosadas, con frecuencia lignificadas, que les dan fuerza y rigidez. Muchas fibras, pero no todas, mueren a la madurez.* ***(d)*** *Las esclereidas, otro tipo de células esclerenquimáticas, tienen paredes lignificadas muy gruesas. Las esclereidas se encuentran usualmente en las semillas y los frutos, así como en los tallos. Estas esclereidas, llamadas células pétreas, son de una pera y le dan al fruto su textura arenosa característica.*

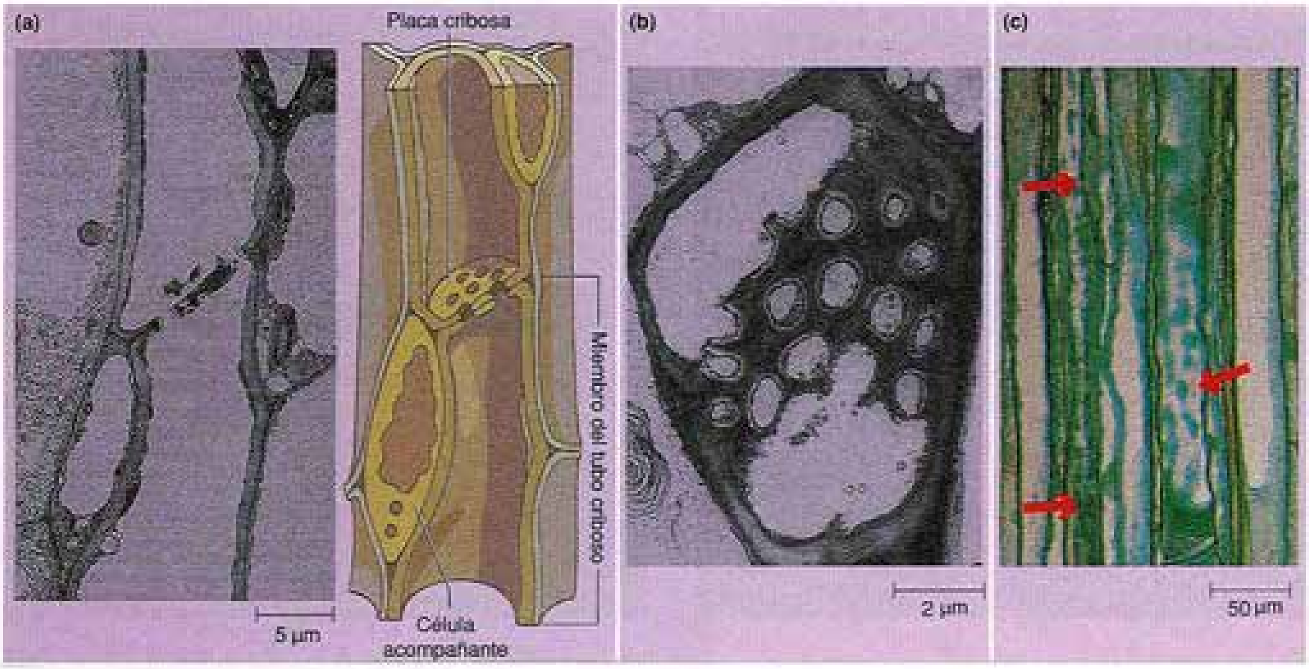


Fig. 44-23. CÉLULAS DE CONDUCCIÓN DEL FLOEMA EN ANGIOSPERMAS. *Los tubos cribosos están constituidos por células llamadas miembros del tubo criboso, los cuales carecen de núcleo a la madurez; habitualmente se asocian con células acompañantes, que sí tienen núcleo. Los elementos del tubo criboso se unen a los otros elementos del tubo por sus extremos mediante placas cribosas.* ***(a)*** *Vista longitudinal del tubo criboso en el tallo del zapallito (*Cucurbita maxima*).* ***(b)*** *Vista frontal de una placa cribosa entre dos elementos maduros del tubo criboso.* ***(c)*** *Corte longitudinal del floema que muestra tubos cribosos maduros e inmaduros.*

Los tejidos vasculares: floema y xilema

Los tejidos vasculares, floema y xilema, están formados por células parenquimáticas que almacenan alimento y agua y también por células de conducción y fibras de sostén. Las células de conducción del floema, como vimos, transportan los productos de la fotosíntesis, principalmente en forma de sacarosa, desde las hojas a las células no fotosintéticas. En las angiospermas, estas células son **elementos del tubo criboso**. Un tubo criboso es una columna vertical constituida por miembros del tubo criboso unidos por sus paredes terminales, las *placas cribosas*, que tienen poros (fig. 44-23).

Los miembros del tubo criboso que siguen vivos en la madurez contienen un fluido acuoso, la **savia**. Cuando un elemento del tubo criboso madura, su núcleo y muchas de sus organelas se desintegran. Anexadas a ellos se presentan células parenquimáticas especializadas, las **células acompañantes**, que contienen todos los componentes que comúnmente se encuentran en las células vegetales vivas, incluido el núcleo.

Las células del xilema conducen agua y minerales desde las raíces a otras partes de la planta.

Es un error común pensar que el xilema transporta agua hacia arriba y que el floema transporta azúcares hacia abajo; si se consideran las distintas conformaciones de las plantas, es evidente que el agua a menudo también debe ser transportada lateralmente, a lo largo de un zarcillo o incluso hacia la base de la planta, como ocurre en las ramas del sauce llorón o en una papa. En correspondencia, con frecuencia, los azúcares tienen que dirigirse hacia órganos localizados en la zona superior a las hojas, como las flores o los frutos.

En las angiospermas, las células conductoras del xilema son **traqueidas** y **vasos**. Ambos tienen paredes secundarias gruesas, impregnadas con lignina, y ambos mueren en la madurez (fig. 44-24). Las plantas vasculares sin semillas y la mayoría de las gimnospermas sólo tienen traqueidas; la mayoría de las angiospermas tienen tanto traqueidas como vasos (estos últimos son más abundantes).

En los tallos verdes, el xilema y el floema suelen correr en cordones paralelos longitudinales llamados **haces vasculares**, inmersos en el tejido fundamental. En los tallos de las comúnmente llamadas dicotiledóneas jóvenes, los haces vasculares forman un anillo, el cilindro vascular, alrededor de una médula central (figs. 44-25a y b); el cilindro de tejido fundamental que se sitúa por fuera de los haces vasculares es la corteza. Dentro de cada haz, el xilema se caracteriza por estar hacia adentro, contiguo a la médula, y el floema por estar hacia afuera, contiguo a la corteza. Los tejidos vasculares del tallo se continúan con los de la raíz pero, como vimos, su disposición es bastante distinta. El cambio de los patrones característicos de la raíz a los del tallo es gradual y se observa en la llamada *región de transición*.

El crecimiento primario del vástago

El sistema del vástago incluye el tallo y todas las estructuras que origina, entre ellas, las partes aéreas de la planta. El ápice del vástago en desarrollo crece de manera similar a la raíz: primero ocurre la división celular, luego el alargamiento de las células y, finalmente, la diferenciación. Sin embargo, en la raíz, las raíces secundarias surgen de la diferenciación desde el periciclo, mientras que, en el vástago, las zonas de crecimiento lateral se encuentran en los meristemas

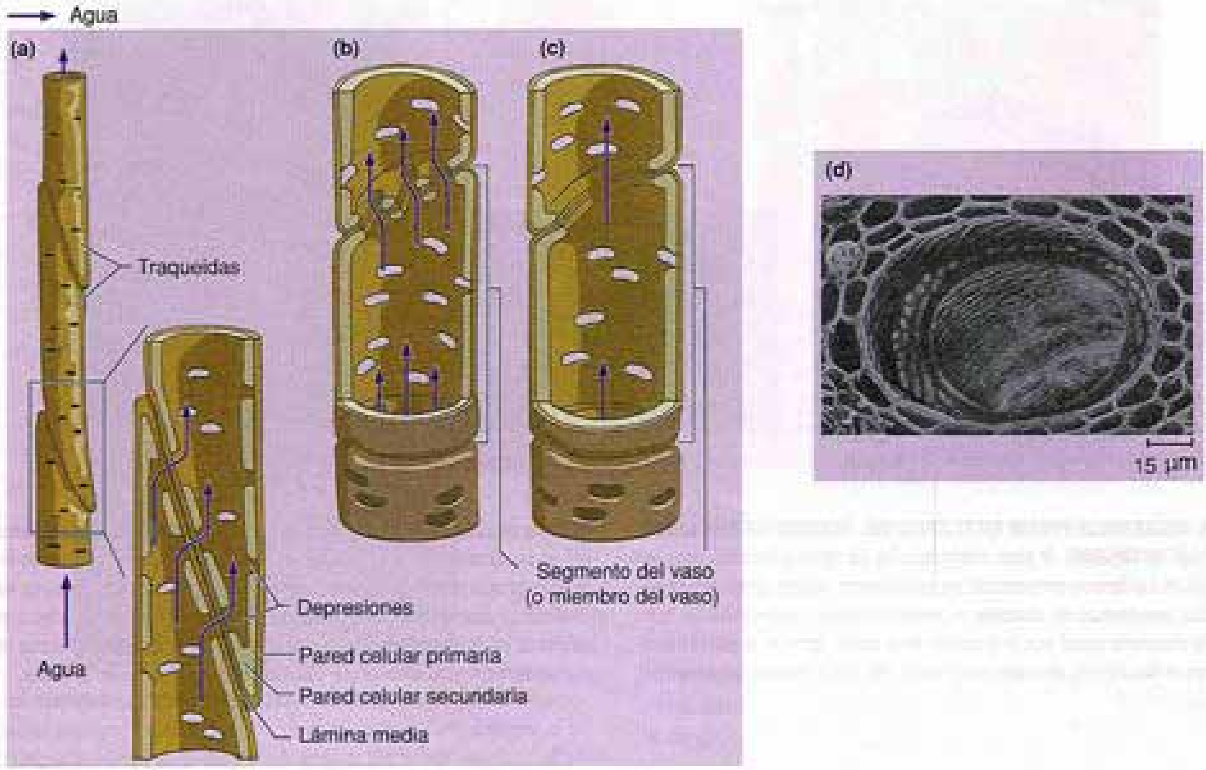


Fig. 44-24. CÉLULAS DE CONDUCCIÓN DEL XILEMA EN ANGIOSPERMAS. ***(a)*** *Las traqueidas son células largas y delgadas que se superponen en sus extremos ahusados. Las superficies superpuestas contienen áreas adelgazadas o depresiones que carecen de pared secundaria, por las cuales pasa agua de una traqueida a la siguiente, atravesando dos paredes celulares primarias y la laminilla media (véase cap. 2, fig. 2-5).* ***(b)*** *Los vasos difieren de las traqueidas en que sus paredes primarias y laminillas medias están perforadas en los extremos, donde se unen con otros vasos. Además son mucho más cortos y anchos y sus paredes terminales contienen perforaciones o faltan por completo. Así, forman un conducto continuo más eficiente que una serie de traqueidas. Puede haber numerosas perforaciones en células contiguas de miembros del vaso, o* ***(c)*** *las paredes contiguas pueden disolverse por completo cuando las células maduran, y formar una sola abertura. Los vasos se conectan con otros vasos y también con otras células por depresiones de las paredes laterales.* ***(d)*** *Microfotografía que muestra el interior de un vaso en el xilema de una raíz de sostén de una planta de maíz.*

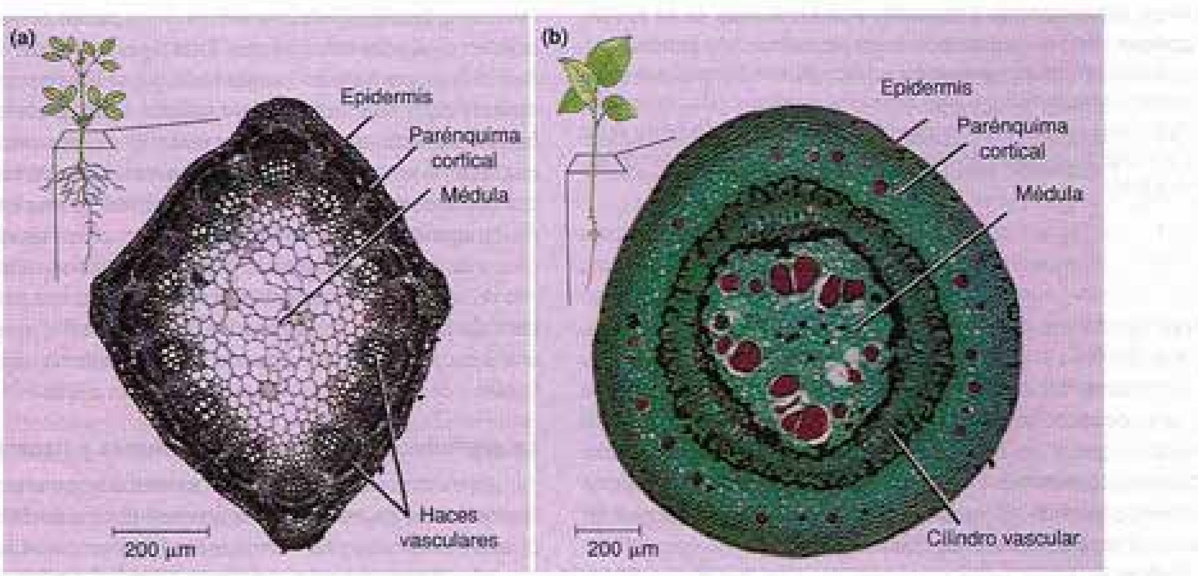


Fig. 44-25. CORTES TRANSVERSALES DE DOS TIPOS DE TALLOS. ***(a)*** *En la alfalfa, el cilindro vascular está formado por haces vasculares separados.* ***(b)*** *En un tilo joven, el tejido vascular forma un cilindro continuo. Este tallo contiene conductos de mucílago, que se tiñen de rojo.*

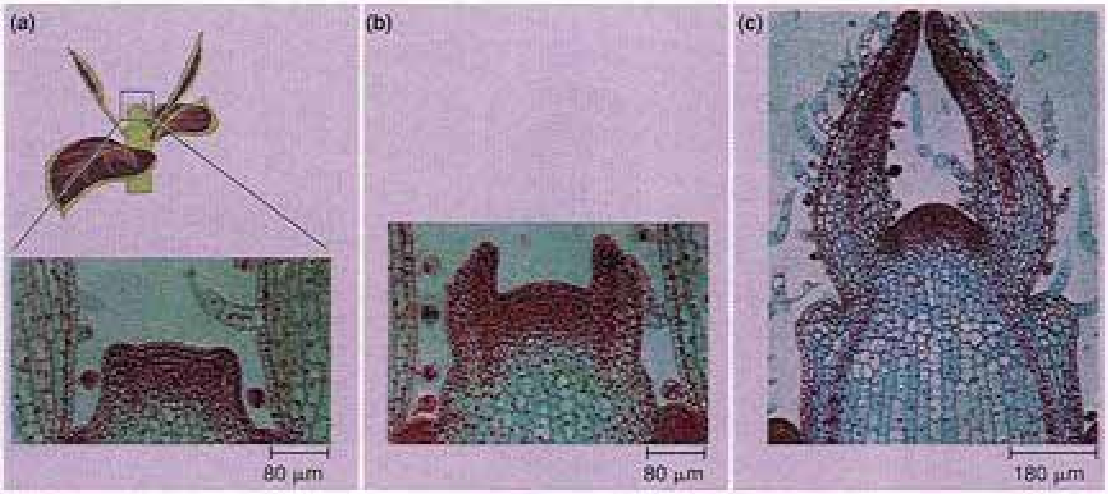


Fig. 44-26. DESARROLLO FOLIAR EN EL ÁPICE DEL VÁSTAGO DE UNA CRETONA (ESPECIE DE COLEUS). *En estas microfotografías, las regiones meristemáticas, con pequeñas células fuertemente compactadas que se dividen con rapidez, se ven de color púrpura.* ***(a)*** *Dos pequeñas zonas abultadas, o primordios foliares, aparecen en los lados opuestos del meristema apical, que se encuentra en el centro. También se están desarrollando yemas en las axilas de dos hojas ya formadas.* ***(b)*** *Dos primordios foliares erectos, en forma de espiga, se han desarrollado a partir de los primordios más pequeños que se ven en (a). Cordones de tejido vascular se extienden hacia arriba, penetrando en los primordios foliares.* ***(c)*** *A medida que los primordios foliares se alargan, los tejidos vasculares continúan su diferenciación hacia arriba. Los pelos epidérmicos, visibles sobre la superficie externa de las hojas en desarrollo, se originan muy temprano a partir de ciertas células de la protodermis, mucho antes de que ésta madure y se transforme en epidermis.*



Fig. 44-27. REPRODUCCIÓN VEGETATIVA POR ESTOLONES EN LA FRUTILLA. *La frutilla o fresa se reproduce asexualmente por medio de tallos rastreros, o estolones, que corren horizontalmente sobre la superficie del suelo. Las raíces y las hojas se desarrollan cada dos nudos a lo largo de los tallos modificados. Estas plantas también forman flores y se reproducen sexualmente. Lo que los humanos comemos de la frutilla es el receptáculo carnoso; sus frutos son las estructuras que parecen semillas en la parte externa.*

axilares. Además, en el ápice del vástago no hay una cobertura análoga a la caliptra.

Como en la raíz, la capa más externa de células del vástago desarrolla la epidermis. Estas células están cubiertas por una cutícula relativamente conspicua. Las células subyacentes se diferencian para formar los tejidos fundamentales y los tejidos vasculares primarios –el xilema y el floema primarios–. El meristema apical del vástago dará lugar a los tejidos que originan nuevas hojas, ramas y flores.

En la figura 44–26 se muestra la secuencia de crecimiento del ápice del vástago de una planta. Las hojas se originan por división celular en áreas localizadas a lo largo de los lados del meristema apical (fig. 44-26). Cuando el crecimiento progresa, el tejido vascular del tallo se diferencia hacia abajo en los primordios foliares y pasa a formar parte del sistema vascular general que se conecta desde la raíz al ápice foliar. Las hojas se forman en una secuencia ordenada en el ápice del vástago. En algunas especies aparecen simultáneamente en pares cuyos miembros se oponen, como en *Coleus*. En otras especies se forman en espiral o en círculos (verticilos) en los nudos. A medida que los entrenudos se alargan, las hojas jóvenes se separan y así se espacian a lo largo del tallo de la planta.

A medida que se alarga el vástago, pequeñas masas de tejido meristemático quedan aisladas por encima de los puntos de inserción de las hojas en el tallo (las *axilas foliares*). Estas regiones meristemáticas, las *yemas axilares*, permanecen latentes hasta que se haya completado el crecimiento de la hoja y entrenudos contiguos o, en las plantas perennes, hasta la siguiente estación de crecimiento. En muchos casos, incluido el de *Coleus*, la *yema terminal* inhibe el desarrollo de las yemas axilares. Este fenómeno, conocido como dominancia apical, se tratará en el capítulo 46. En algunas especies, yemas específicas se convertirán en ramas laterales o vástagos especializados, como tubérculos o flores. En otras, el destino de las yemas está determinado por las condiciones ambientales, en particular la duración del día. Cuando se forma una flor, ya sea a partir de una yema axilar o de una yema terminal, el meristema origina las partes florales y deja de existir como fuente de nuevas células.

La reproducción vegetativa: estolones y rizomas

En muchas especies, las yemas axilares originan vástagos especializados –como los estolones y los rizomas– por medio de los cuales las plantas se reproducen en forma asexual o vegetativa. Los **estolones** son tallos largos y delgados que crecen sobre la superficie del suelo. Las frutillas o fresas (especies de *Fragaria*) se propagan por estolones (fig. 44-27) y son un ejemplo familiar de este tipo de reproducción



Fig. 44-28. REPRODUCCIÓN VEGETATIVA POR RIZOMAS. *El carrizo (Phragmites communis) se propaga asexualmente por medio de rizomas. Cada cañaveral es un individuo único y las espigas en los extremos de los tallos son las inflorescencias. Las semillas producidas por reproducción sexual originan nuevos cañaverales que, a diferencia de las plantas surgidas por reproducción vegetativa, son diferentes genéticamente de las plantas progenitoras debido a la recombinación genética ocurrida durante la meiosis (véase cap. 7, La meiosis: una reducción en el número de cromosomas).*



FIG. 44-29. ARBUSTOS DE JARILLA DEL CLON REY. *Estos arbustos del desierto de Mojave, Estados Unidos, forman un anillo elíptico de aproximadamente 25 m por 8 m. Cuando una semilla de jarilla germina, origina un tallo pequeño, o corona. Cuando la corona se engruesa produce muchas ramas nuevas en su base. Durante los primeros 40 a 90 años de su vida, la corona se divide en lóbulos, cada uno de los cuales forma una corona nueva y produce más ramas. Finalmente, la corona original muere dejando un área central de arena desnuda, rodeada por los arbustos genéticamente idénticos del clon. Aunque una sola corona tiene una expectativa de vida de 80 a 100 años, los clones sucesivamente derivados de una única plántula original pueden seguir propagándose durante mucho más tiempo.*

vegetativa. Los **rizomas** también son tallos horizontales que crecen por encima o por debajo de la superficie del suelo.

Las plantas que se reproducen por rizomas incluyen muchas perennes ornamentales, como los iris y el lirio de los valles, las gramíneas que forman los céspedes, muchas pasturas, los bambúes y el carrizo (fig. 44-28). En las gramíneas, por ejemplo, los rizomas forman yemas que producen tallos erectos que llevan hojas y flores.

Los estolones y los rizomas producen raíces adventicias y son la fuente de nuevas plantas, genéticamente idénticas a la planta materna. Así, la producción asexual a partir de estolones y rizomas produce clones. La planta madre constituye una fuente de reservas para los brotes. La producción de clones es un mecanismo muy eficiente de propagación que resulta adecuado en ambientes que sólo periódicamente son propicios para la germinación de las semillas (fig. 44-29). Los coirones, comunes en las zonas áridas de la Patagonia, producen por este medio un conjunto de plantas derivadas de la planta madre que abarcan grandes extensiones de terreno.

La reproducción vegetativa de las plantas se ha explotado en el desarrollo de cultivos de especies alimenticias u ornamentales. Muchas plantas se pueden reproducir a partir de trozos de tallo (gajos o esquejes), que se entierran en el suelo o en otro medio para protegerlos de la desecación hasta que aparecen raíces adventicias. El enraizamiento se puede facilitar mediante el tratamiento de los esquejes con hormonas (cap. 46). Muchos esquejes forman raíces cuando se colocan en agua. Otra forma artificial de propagar las plantas es el injerto, en el cual una yema se inserta en una hendidura hecha en el tallo o tronco de una planta leñosa con raíces que son más resistentes o toleran mejor las condiciones del suelo que las raíces de la planta que se quiere propagar. La hendidura se sella y, si los tejidos puestos en contacto no se han dañado demasiado por esta cirugía, el vástago injertado "prenderá" y comenzará a crecer. La mayoría de los árboles frutales y los rosales se propagan de esta manera.

Muchas plantas económicamente importantes son estériles y sólo pueden propagarse en forma vegetativa; estas plantas incluyen ananás o piña, banana o plátano, uva sin semilla, naranja de ombligo, caña de azúcar y numerosas plantas ornamentales.

Aumento del diámetro: el crecimiento secundario

La mayor parte de las plantas no sólo alcanzan mayor altura con la edad, sino que también crecen en diámetro. El proceso por el cual las comúnmente llamadas dicotiledóneas leñosas incrementan el grosor de sus troncos, tallos, ramas y raíces se conoce como **crecimiento secundario** (fig. 44-30). Naturalmente, los tejidos involucrados en este proceso se denominan tejidos secundarios. Éstos no derivan de meristemas apicales, sino que son producidos por los meristemas laterales: el **cambium vascular** y el **cambium suberoso**.

El cambium vascular es una vaina delgada y cilíndrica de tejido situada entre el xilema y el floema. En las raíces, las células derivan del procambium y del periciclo. En las plantas con crecimiento secundario, las células del cambium se dividen continuamente durante la estación de crecimiento y así añaden xilema secundario hacia el interior del cambium y floema secundario hacia el exterior. Algunas células meristemáticas permanecen como un cilindro de cambium indiferenciado, en el cual la división celular se reanudará al comienzo de la siguiente estación de crecimiento.

A medida que el crecimiento secundario incrementa el diámetro de los tallos y las raíces, la epidermis crece y se rompe. Junto con este proceso de rotura, un nuevo tipo de cambium, el cambium suberoso, se forma a partir de la corteza. Este meristema, el cambium suberoso, produce **súber** (o **corcho**), que reemplaza a la epidermis como cubierta protectora de los tallos leñosos y de las raíces. A diferen-

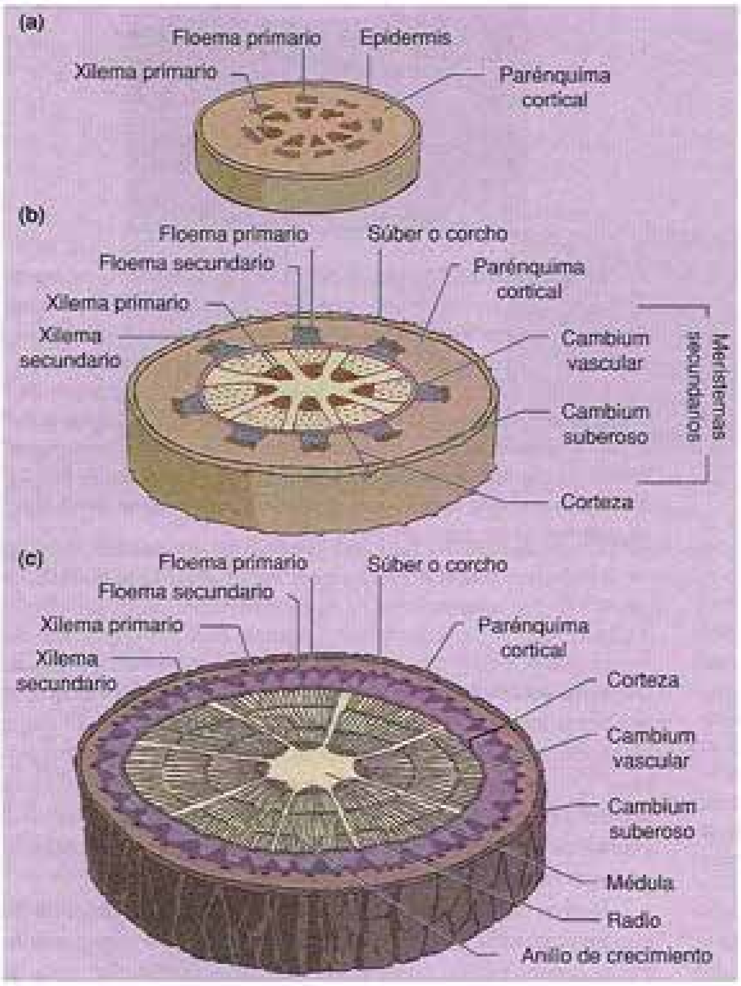


Fig. 44-30. CRECIMIENTO SECUNDARIO EN UN TALLO DE UNA DICOTILEDÓNEA TRADICIONAL. (a) *Corte transversal del tallo antes de que se inicie el crecimiento secundario.* ***(b)*** *Comienzo del crecimiento secundario. El xilema y el floema secundarios son producidos por el cambio vascular, el tejido meristemático formado en una etapa tardía del crecimiento primario. A medida que el tronco incrementa su diámetro, la epidermis se estira y se desgarra. Esto es acompañado por la formación del cambium suberoso, a partir del cual se produce el súber que reemplaza a la epidermis.* ***(c)*** *Tallo de tres años con anillos de crecimiento anuales. Los radios son hileras de células vivas que transportan nutrientes y agua lateralmente. En el perímetro de la capa más externa de crecimiento del xilema secundario se encuentra el cambium vascular, rodeado por una banda de floema secundario. Los tejidos que rodean al cambium vascular, incluido el floema, constituyen la corteza. El floema primario y el parénquima cortical finalmente se desprenderán. En un tallo más viejo, el cilindro delgado de floema secundario activo se encuentra en la inmediata proximidad del cambium vascular.*

cia de la epidermis, el súber es un tejido muerto al alcanzar la madurez. Por su parte, el cambium suberoso suele renovarse continuamente. Los tejidos situados por fuera del cambium vascular –una delgada capa de floema, el cambium suberoso y el súber– constituyen la corteza del tronco, que es más blanda que la madera interna.

Cuando la planta envejece, las células parenquimáticas del xilema del centro del tallo y de la raíz mueren y sus vasos vecinos se taponan y dejan de funcionar. El xilema no conductor resultante se denomina **duramen** y forma el centro del tronco y de las raíces principales de un árbol, proporcionándole el soporte y la rigidez requeridos a medida que el árbol sigue creciendo en altura. Las células parenquimáticas vivas y los vasos abiertos por debajo del cambium vascular constituyen la **albura**, por la cual se mueve el agua y los minerales desde los extremos de la raíz hasta las hojas (fig. 44-31).

Estación tras estación, el xilema nuevo forma capas visibles de crecimiento o anillos. Cada estación de crecimiento deja su marca, de modo que la edad de un árbol puede estimarse contando el número de anillos de crecimiento en un corte practicado cerca de la base. Dado que la tasa de crecimiento de un árbol depende de las condiciones climáticas, el ancho de las capas de crecimiento anual puede utilizarse para estimar las fluctuaciones en la temperatura y en las precipitaciones que ocurrieron muchos años antes (ensayo 44-1, *El registro de los anillos*).

Por la formación continua de xilema secundario y (en menor grado) de floema, las conocidas como dicotiledóneas leñosas incrementan su diámetro a medida que el crecimiento primario aumenta su altura. Además, las traqueidas recién formadas, los vasos y los miembros del tubo criboso suministran nuevos conductos –no dañados por la actividad de los numerosos parásitos y herbívoros que atacan a las plantas– que transportan agua y nutrientes de una parte a otra del cuerpo de la planta.

Estructuras fotosintéticas: las hojas

Las hojas son los órganos fotosintéticos por excelencia. En el curso de la historia evolutiva surgieron hojas de formas y colores diversos. Además de la característica hoja verde y expandida que presentan la mayoría de las plantas, se originaron hojas modificadas, por ejemplo, con forma de espinas, como en el caso de los cactus. También los tallos pueden tener función fotosintética, como ocurre en las acacias y las casuarinas o silvadoras. La estructura que describiremos a continuación es la de una hoja típica; consideraremos algunas adaptaciones como casos particulares.



Fig. 44-31. TRONCO DE UN ÁRBOL. *En este tronco se muestran las relaciones de las capas concéntricas sucesivas que lo forman. El duramen está compuesto enteramente de células muertas. La corteza y la epidermis, que están por fuera del floema en un tallo verde, se desprenden durante el crecimiento secundario.*

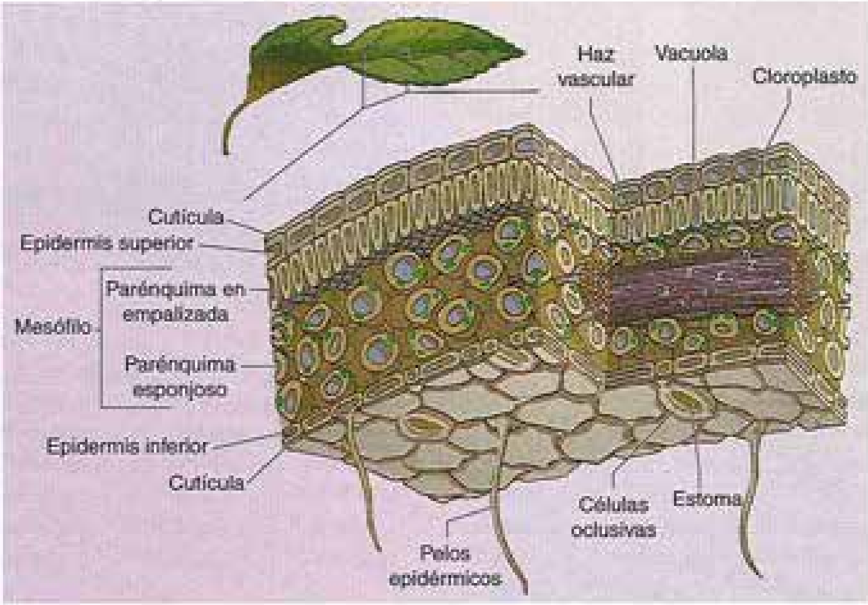


FIG. 44-32. ESTRUCTURA DE UNA HOJA TÍPICA. *La fotosíntesis ocurre en las células en empalizada y, en menor grado, en el parénquima esponjoso. Los cloroplastos están indicados en verde oscuro. Nótese que el citoplasma, que contiene los cloroplastos, está concentrado cerca de la superficie celular y en la parte central de las células se encuentran vacuolas grandes. Los haces vasculares llevan agua y solutos hacia las células del mesófilo y desde ellas. El interior de la hoja está contenido entre células epidérmicas cubiertas por una capa cérea, la cutícula. La epidermis contiene aberturas, los estomas, que permiten el intercambio de gases. Las células oclusivas que rodean a los estomas también tienen cloroplastos (véase cap. 45, fig. 45-5).*

Galería de imágenes

ENSAYO 44-1

El registro de los anillos

Como vimos, cada estación de crecimiento en la vida de un árbol deja su marca en el anillo de xilema secundario formado en el tronco. Los anillos de crecimiento son visibles debido a las diferencias de densidad entre la madera producida al comenzar la estación de crecimiento (que tiene células grandes con paredes delgadas) y la producida al final de la estación (caracterizada por células más pequeñas con paredes proporcionalmente más gruesas). Dentro de una capa de crecimiento dada, el cambio de la madera inicial a la final puede ser bastante gradual, pero entre el principio y final de una estación, el cambio es muy distintivo.

El ancho de las capas de crecimiento puede variar notablemente de un año a otro, según los cambios que se produzcan en factores ambientales, como la luz, la temperatura, las lluvias, el agua disponible en el suelo y la duración de la estación de crecimiento. En condiciones favorables, los anillos de crecimiento son anchos; en condiciones desfavorables, son estrechos. Así, en las regiones semiáridas, donde caen muy pocas lluvias, los árboles funcionan como pluviómetros sensibles.

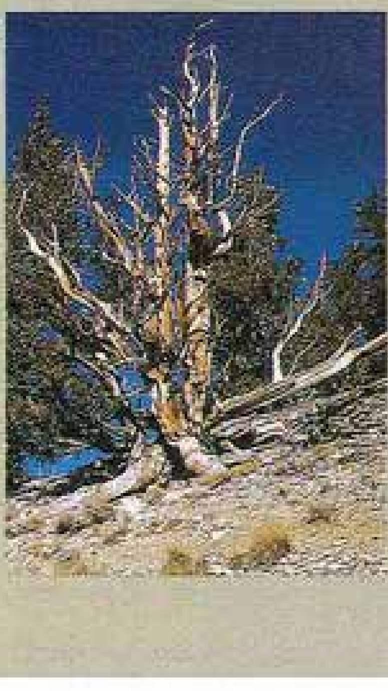
Un ejemplo muy claro de cómo se forman los anillos es el pino *Pinus longaeva* de la Gran Cuenca Occidental, Estados Unidos. El ejemplar viviente más antiguo de esta especie tiene 4.900 años. Cada anillo de crecimiento es diferente y un estudio de los anillos nos cuenta una historia que data de miles de años.

Los dendrocronólogos –científicos que realizan investigaciones históricas analizando los anillos de crecimiento de los árboles– compararon muestras de madera de árboles vivos y muertos. De esta manera han formado una xiloteca (xilo, del griego, significa madera) que contiene una serie continua de anillos que datan de más de 8.200 años. Este registro del ancho promedio de anillos ha proporcionado una guía valiosa de las condiciones de precipitación y temperatura en épocas pasadas.

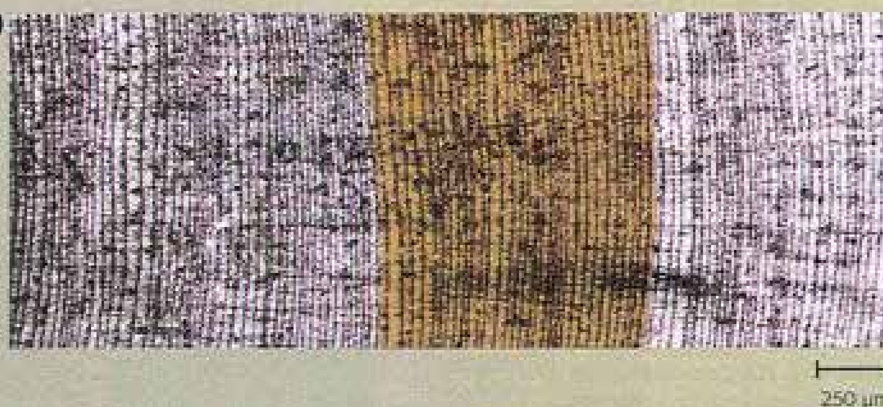
El ancho de los anillos de crecimiento de los pinos de la figura (b), que viven a mayores alturas (el límite de la vegetación arbórea), se encuentra en estrecha relación con los cambios de temperatura. Los anillos de estos árboles han revelado que los veranos en las Montañas Blancas de California eran relativamente cálidos desde 3500 a. C. hasta 1300 a. C. y que la línea de los árboles se encontraba alrededor de 150 metros más arriba que en la actualidad. Desde 1300 a. C. hasta 200 a. C., los veranos fueron más fríos.

La información que suministran los anillos de crecimiento de las gimnospermas y las angiospermas se está utilizando no sólo para reconstruir las condiciones climáticas del pasado sino también para ayudar a predecir las condiciones futuras. Con un conocimiento más preciso de los climas pasados que el que aportan los registros humanos –aun aquellos de los últimos siglos– es posible determinar patrones cíclicos de cambios en las temperaturas y en las lluvias y las sequías. Esta información es de importancia considerable, por ejemplo, para planificar un manejo adecuado de nuestros recursos finitos de agua dulce y su distribución.

(a)



(b)



***(a)** Un pino longevo. Estos pinos, que crecen cerca del límite de la vegetación arbórea, son los árboles vivientes más antiguos. **(b)** Un sector de un corte transversal de madera de un pino longevo, que muestra la variación en el ancho de los anillos anuales. Este corte comienza aproximadamente hace 6.260 años; la banda de anillos en color representa el período que va entre los años 4240 a. C. a 4210 a. C.*

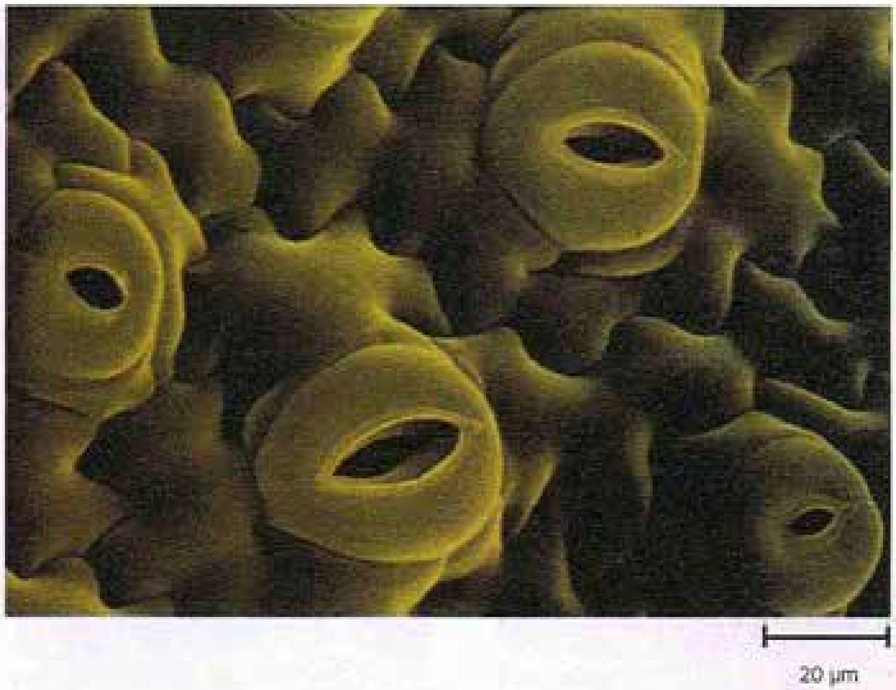


Fig. 44-33. ESTOMAS ABIERTOS DE UNA HOJA DE TABACO. *Los estomas conducen a espacios aéreos dentro de la hoja que rodean a las células del parénquima esponjoso de paredes delgadas. El aire de estos espacios, que constituyen entre el 15% y el 40% del volumen total de la hoja, está saturado con vapor de agua proveniente de las células fotosintéticas.*

Estructura de la hoja

La estructura de una hoja típica (fig. 44-32) suele resultar de un compromiso entre varias presiones evolutivas opuestas que habrían favorecido superficies con:

- grandes áreas fotosintéticas expuestas a la luz,
- poca pérdida de agua y
- buen intercambio de los gases que participan en la fotosíntesis.

Las células fotosintéticas de las hojas de una planta C_3 son células parenquimáticas estructuradas de dos formas: **parénquima en empalizada**, constituido por células alargadas y densamente empaquetadas ubicadas debajo de la superficie superior de la hoja, y **parénquima esponjoso**, células de contorno irregular situadas en el interior de la hoja y con grandes espacios intercelulares. Estos espacios contienen gases como vapor de agua, O_2 y CO_2. La mayor parte de la fotosíntesis ocurre en las células en empalizada, especializadas en la captación de la luz. La estructura y la función de las hojas dependerá de si se trata de plantas C_3 o C_4 (véase cap. 6, fig. 6-20).

El parénquima en empalizada y el parénquima esponjoso constituyen el tejido fundamental de la hoja conocido como **mesófilo** envuelto casi herméticamente por células epidérmicas que secretan una sustancia cérea llamada *cutina*. La cutina forma la cutícula sobre la superficie externa de la epidermis. Las células epidérmicas y la cutícula son transparentes, lo que permite que la luz las atraviese y penetre en las células fotosintéticas.

Las sustancias entran y salen de las hojas a través de dos tipos de estructuras completamente diferentes: los **haces vasculares** y los estomas. El agua y los minerales disueltos son transportados a las hojas y los productos de la fotosíntesis son transportados fuera de ellas, por medio de los haces vasculares. Los haces vasculares atraviesan los pecíolos y se continúan con los tejidos vasculares del tallo y la raíz. Forman patrones distintivos en las láminas foliares y dan lugar a dos tipos principales de hojas: aquellas en las que los haces se disponen en forma paralela y aquellas en las que las nervaduras tienen un aspecto reticulado (véase cuadro 44-1).

Los gases $-O_2$ y CO_2- entran y salen de las hojas por difusión a través de estomas. Un estoma está formado por dos células epidérmicas, las **células oclusivas**, que abren y cierran un poro entre ellas (figs. 44-33 y 44-34). El intercambio de O_2 y CO_2 es necesario para la fotosíntesis. Sin embargo, cuando los poros están abiertos y se produce el intercambio de gases entre la atmósfera y el interior de las hojas, el agua también escapa de ellas. Alrededor del 90% de la pérdida de agua del cuerpo de la planta se efectúa a través de los estomas, el 10% restante ocurre a través de las células epidérmicas. Los estomas son, en general, más abundantes en la superficie inferior de las hojas y pueden ser muy numerosos. En la superficie inferior de las hojas de tabaco hay unos 19.000 estomas por centímetro cuadrado; en la superficie superior hay cerca de 5.000 estomas por centímetro cuadrado.

Adaptaciones y modificaciones de las hojas

Las hojas presentan una inmensa variedad de formas y tamaños: algunas son diminutas como escamas, mientras que otras constituyen grandes frondes. Esta variedad guarda una estrecha relación con los ambientes en los cuales vive la planta. Las hojas grandes, con superficies amplias, se encuentran a menudo en plantas que crecen en el estrato inferior de una selva lluviosa tropical, donde el agua es abundante pero la competencia por la luz es intensa. A veces, las hojas de estas plantas tienen estructuras especializadas que facilitan la expulsión de agua por el extremo de las nervaduras en condiciones de baja evaporación y alta disponibilidad de agua. Las hojas con superficies pequeñas suelen estar asociadas con climas secos. Por ejemplo, en las coníferas, que son gimnospermas, las superficies fotosintéticas están nota-

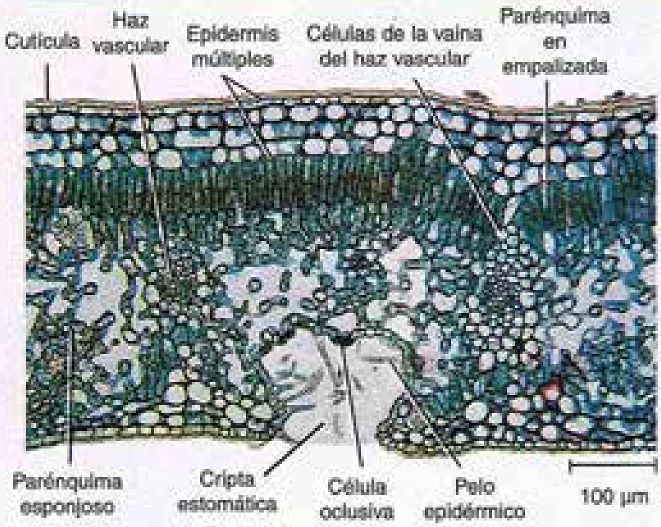


Fig. 44-34. CORTE TRANSVERSAL DE LA HOJA DE UNA ANGIOSPERMA ADAPTADA A CLIMAS SECOS. *En la parte superior de esta adelfa o laurel rosa, una cutícula muy gruesa cubre una epidermis de cuatro capas de células. El estoma se encuentra dentro de una cripta estomática, tapizada con pelos epidérmicos. Los haces vasculares se ven en un corte transversal, razón por la cual parecen diferentes del haz vascular de la figura 44-32.*

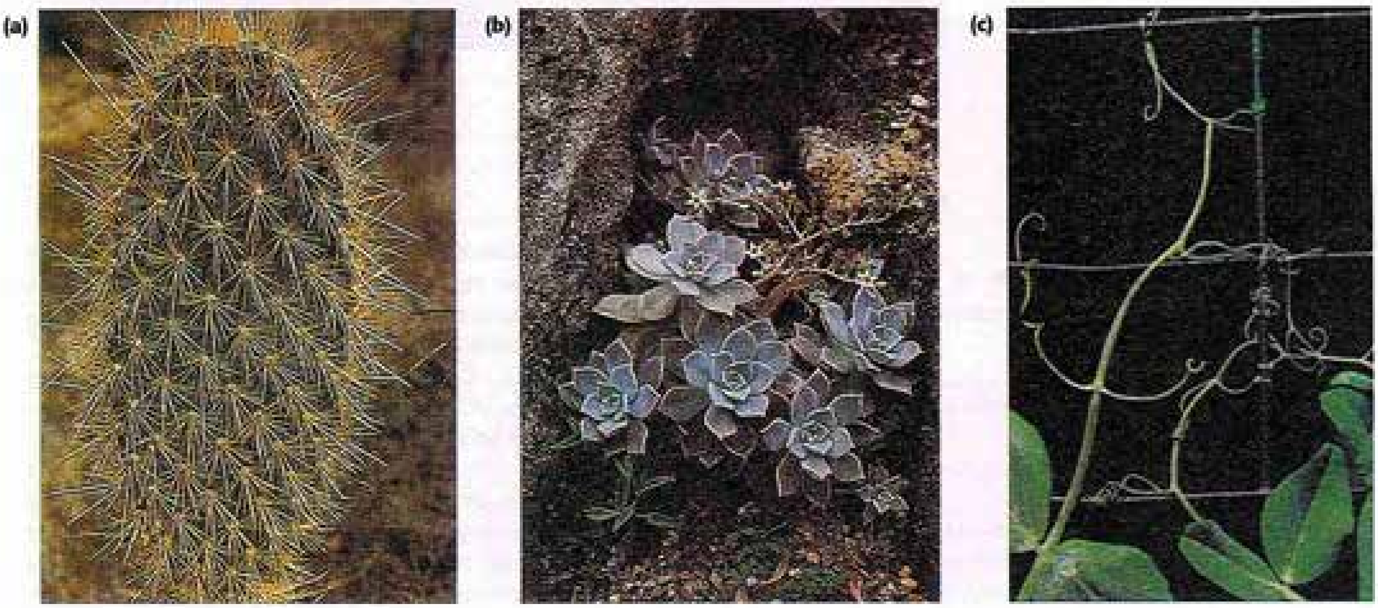


Fig. 44-35. HOJAS MODIFICADAS. (a) *Espinas de un nopal, o chumbera, cacto gigante fotografiado en las Islas Galápagos.* **(b)** *Hojas suculentas adaptadas al almacenamiento de agua (Sedum).* **(c)** *Zarcillo de una planta de guisante. En esta planta de hojas compuestas, sólo los folíolos individuales se modifican como zarcillos; otros folíolos de hojas compuestas son aplanados, lo que proporciona una superficie amplia para la fotosíntesis.*

blemente reducidas y la epidermis consta de varias capas. En estas plantas, la función de fotosíntesis está reducida pero también lo está la pérdida de agua. Así, estos árboles son capaces de sobrevivir durante largos períodos de sequía, incluida la sequía invernal, cuando el agua se encuentra congelada en forma de nieve o de hielo y no puede ser utilizada por la planta. Del mismo modo, las angiospermas de hábitats secos con frecuencia tienen hojas pequeñas y duras. Esta reducción de la superficie foliar llega a su extremo en los cactus de los desiertos cuyas hojas están modificadas en espinas, estructuras duras, secas, no fotosintéticas. En estas plantas, la fotosíntesis ocurre en los tallos carnosos, donde también hay órganos de almacenamiento de agua.

En muchas plantas de climas muy secos, las hojas son suculentas, adaptadas al almacenamiento de agua (fig. 44-35). Entre los ejemplos más interesantes de esta adaptación están las plantas "ventana" (*Frithia pulcra*) nativas de los desiertos de Sudáfrica. Sus hojas crecen casi por completo bajo tierra y sólo el ápice transparente, "ventana" de la hoja, sobresale de la superficie del suelo. El tejido foliar transparente, que almacena agua, sirve de conducto y permite que la luz llegue a las células fotosintéticas subterráneas.

Las hojas también pueden estar especializadas en otras funciones, como el almacenamiento de alimento o el sostén. Por ejemplo, un bulbo, como la cebolla, consiste en un tallo corto con muchas hojas modificadas, denominadas *catáfilas*, que almacenan reservas. La "cabeza" de una col también consiste en un tallo comprimido que tiene nume-

Cuadro 44-1. *Resumen de los principales tipos celulares en las angiospermas*

Tipo celular	Origen	Ubicación	Características	Función
Meristema apical	Células embrionarias	Ápices de raíces y vástagos	Células pequeñas de paredes delgadas, poliédricas, con vacuolas habitualmente pequeñas	Dan origen a los tejidos meristemáticos primarios y las células de la caliptra
Meristema del cambium vascular	Procambium y parénquima de los radios medulares de los tallos; procambium y periciclo de las raíces	Lateral entre los tejidos de floema y xilema secundarios	Alargadas, frecuentemente con forma de huso	Producen xilema y floema secundarios
Epidermis	Protodermis	Superficie de todo el cuerpo primario de la planta	Aplanadas de forma variable, cubiertas por cutícula; algunas especializadas como células oclusivas	Forman una cubierta protectora; evitan la desecación y permiten el intercambio gaseoso
Parénquima	Protodermis, meristema fundamental, procambium, cambium vascular, cambium suberoso	En toda la planta, dominante en la médula, la corteza y el mesófilo	Poliédricas, habitualmente de paredes delgadas, con abundantes espacios aéreos entre las células	Participan en la fotosíntesis, la respiración, el almacenamiento, la cicatrización, entre otras funciones
Colénquima	Meristema fundamental de la hoja y el tallo	Periférico en la corteza del tallo y en las hojas	Alargadas con paredes primarias irregularmente engrosadas	Proporcionan soporte para tallos jóvenes y hojas
Esclerénquima	Protodermis, meristema fundamental, procambium, cambium vascular y cambium suberoso	En la médula y la corteza de los tallos, en las hojas y en la zona carnosa de los frutos, en las cubiertas de las semillas	Irregulares, pared secundaria masiva, vivas o muertas en la madurez	Producen textura dura y soporte mecánico
Fibra	Procambium o cambium vascular; meristema fundamental	Xilema y floema primario y secundario; corteza	Células muy largas y estrechas, con pared celular secundaria, habitualmente muertas a la madurez	Dan soporte
Traqueida	Procambium o cambium vascular	Xilema primario o secundario	Alargada, con depresiones en las paredes, muerta al alcanzar la madurez	Conducen agua y solutos
Vaso	Procambium o cambium vascular	Series interconectadas (vasos) en el xilema primario o secundario	Alargada, con depresiones en las paredes, muerta al alcanzar la madurez	Conducen agua y solutos
Tubo criboso	Procambium o cambium vascular	Floema primario o secundario, habitualmente con células acompañantes; forman series interconectadas (tubos cribosos)	Alargado, con placas cribosas especializadas, carente de núcleo al alcanzar la madurez	Conducen solutos orgánicos
Súber (felena)	Cambium suberoso	Superficie de tallos y raíces con crecimiento secundario	Células aplanadas, dispuestas en forma compacta, muertas al alcanzar la madurez	Restringen el intercambio gaseoso y la pérdida de agua

rosas hojas gruesas superpuestas. En algunas plantas, los pecíolos son gruesos y carnosos: el apio y el ruibarbo son dos ejemplos familiares. Los zarcillos de algunas plantas trepadoras, como los del guisante, por ejemplo, son hojas o folíolos modificados.

En el cuadro 44-2 se resumen los principales tipos celulares de las angiospermas. En el siguiente capítulo veremos a la planta en funcionamiento, a través del análisis de los mecanismos por los cuales los materiales se mueven por las estructuras que se describieron en este capítulo. A lo largo de la Sección recorreremos los complejos mecanismos por los cuales las plantas "viven como pueden". Pocos poemas resumen en forma tan cabal la vida de las plantas, y de tantas otras situaciones, como el que escribió Antonio Machado.

En síntesis

Los ciclos de vida de las plantas

1. Las plantas modernas se clasifican en anuales, bienales y perennes. El ciclo de vida de las plantas anuales se completa en una sola estación de crecimiento. Cuando termina la estación, los órganos vegetativos mueren y las semillas son el único nexo entre una generación y la siguiente. En las plantas bienales, el ciclo de vida incluye dos estaciones de crecimiento. En la primera estación se forma una roseta de hojas cerca del suelo y de la raíz; en la segunda se movilizan las reservas almacenadas, la planta florece y completa el ciclo con la formación de frutos o semillas. Finalmente, la planta muere y las semillas dan lugar a la nueva generación. En las plantas perennes, la estructura vegetativa persiste año tras año. En las especies de este grupo, es frecuente observar el envejecimiento y la muerte de las hojas a lo largo del año. Las plantas caducas pierden las hojas durante el otoño.

Las estructuras reproductoras: la flor

2. Las angiospermas se caracterizan por tener estructuras reproductoras llamadas flores. Una flor completa está formada por cuatro conjuntos de piezas florales constituidos por hojas modificadas: los sépalos, los pétalos, los estambres y los carpelos. Los sépalos forman el cáliz, que encierra y protege a la yema floral en desarrollo. Los pétalos forman la corola, que contiene a los estambres que forman el androceo. En el extremo de cada estambre hay una antera, en la que se forman los granos de polen (gametofito masculino). Los carpelos forman el gineceo, constituido por uno o varios estigmas y un estilo. La base del gineceo, llamada ovario, contiene uno o más óvulos.
3. Las flores perfectas poseen estambres y carpelos. Las imperfectas tienen sexos separados. En las especies monoicas, una misma planta lleva flores masculinas y femeninas; en las dioicas, cada planta lleva flores de un solo sexo.
4. Cuando sale de la antera, el grano de polen habitualmente contiene tres núcleos haploides: dos núcleos espermáticos y un núcleo del tubo. Posee sus propios nutrientes y una cubierta externa muy dura que lo protege.
5. Cada óvulo contiene un gametofito femenino formado por siete células. Una de ellas es la ovocélula u oosfera, con un solo núcleo haploide. A cada lado posee una célula sinérgida y, en el extremo opuesto del gametofito, tres células antípodas. La célula central contiene dos núcleos haploides: los núcleos polares.

La génesis de una nueva planta

6. La semilla está formada por el embrión, el endosperma y la cubierta. El ovario maduro se transforma en fruto; los pétalos, los estambres y otras partes de la flor por lo general caen. Según la disposición de los carpelos en la flor, los frutos pueden ser simples, agregados o múltiples. Los frutos simples pueden ser blandos y carnosos o secos.
7. La primera división del cigoto produce dos células. La célula inferior da origen a una estructura de sostén (suspensor) que interviene en el envío de nutrientes al embrión. La célula superior origina el embrión verdadero.
8. Al comienzo del crecimiento embrionario, todas las células se dividen. Luego, sólo los meristemas lo siguen haciendo en forma indefinida. Existen dos tipos de meristemas: los que originan el cuerpo primario de la planta (apicales) y los que la engruesan (laterales).
9. Los meristemas apicales se localizan cerca del ápice de la raíz y del vástago. Originan los meristemas primarios que darán los tejidos primarios de la planta adulta: la protodermis origina el tejido dérmico, que produce una cubierta externa protectora de la planta; el procambium origina el tejido vascular (compuesto por el xilema y el floema) y el meristema fundamental origina el tejido fundamental, donde ocurren las principales funciones metabólicas. La mayor parte de las células de la planta son de tipo parenquimático.

El crecimiento de las plantas

10. Cuando la semilla germina, se rompe la cubierta y surge el esporofito joven que, al principio, depende de las reservas acumuladas en la semilla. El crecimiento primario de la planta implica la diferenciación de los tres sistemas de tejido, el alargamiento de las raíces y los tallos y la formación de las raíces laterales y de las ramas.

Estructuras que fijan y absorben: la raíz

11. Las raíces fijan la planta al suelo e incorporan agua y minerales esenciales. La raíz embrionaria (radícula) es la primera estructura que rompe la cubierta seminal. En la mayoría de las plantas, la estructura interna de la raíz está formada por los tres sistemas de tejidos dispuestos en tres capas concéntricas: la epidermis, la corteza y el cilindro central.
12. La epidermis protege a los tejidos internos y cubre la totalidad de la raíz joven. Las células epidérmicas tienen extensiones tubulares finas, los pelos radicales. A través de estos pelos, la planta absorbe la mayor parte del agua y de los minerales. La corteza, formada por células parenquimáticas, sin cloroplastos funcionales, ocupa casi todo el volumen de la raíz joven. La endodermis está formada por una sola capa de células, en cuyas paredes se deposita suberina, una sustancia impermeable que impide que el agua y los nutrientes disueltos pasen por las paredes celulares. A causa de esta barrera, los nutrientes se mueven por las células endodérmicas a través de los plasmodesmos, canales que atraviesan las paredes y conectan los citoplasmas de células contiguas. El cilindro central de la raíz consiste de xilema y floema, rodeados por una o más capas de células (periciclo), de donde surgen las ramificaciones de la raíz (raíces secundarias).
13. En la porción superior del meristema, las células nuevas sufren un alargamiento, que es la causa principal del crecimiento primario. Sin embargo, el crecimiento depende en última instancia de la incorporación de nuevas células a la zona de alargamiento. A medida que se alargan, las células se diferencian en el siguiente orden: floema, xilema, endodermis y periciclo. Esta secuencia de crecimiento ocurre en la raíz primaria y se repite en las raíces de las plantas adultas. Muchas especies poseen crecimiento secundario de la raíz, en el que la zona más próxima al vástago se torna leñosa y se especializa en la fijación al sustrato.

En síntesis *(Cont.)*

14. En muchas dicotiledóneas, la raíz primaria es un gran eje principal que origina raíces laterales. En las monocotiledóneas se originan varias raíces que pueden persistir toda la vida de la planta. En este grupo también se desarrollan numerosas raíces desde la base del tallo, que forman un sistema de raíces fibrosas (raíces adventicias).

Sostén y transporte: el tallo

15. Los tallos portan las hojas y son la vía por la cual las sustancias van desde las raíces a las hojas, y viceversa. Los tallos jóvenes están cubiertos por tejido dérmico, formado por células epidérmicas; en algunas especies tienen estomas y son fotosintéticos. La masa del tejido es fundamental, formado esencialmente por células parenquimáticas y por tejidos de soporte especializados, como el colénquima y el esclerénquima.
16. El floema y el xilema están formados por células parenquimáticas, células de conducción y fibras de sostén. Las células de conducción del floema transportan los productos de la fotosíntesis a las células no fotosintéticas. En las angiospermas, estas células son elementos del tubo criboso. Este tubo es una columna vertical formada por los miembros del tubo criboso unidos por sus paredes terminales (las placas cribosas). En la madurez, los miembros vivos del tubo criboso contienen la savia. Las células del xilema conducen agua y minerales desde las raíces a otras partes de la planta. En las angiospermas, las células conductoras del xilema son traqueidas y vasos. Las plantas vasculares sin semillas y la mayoría de las gimnospermas sólo tienen traqueidas.
17. En los tallos verdes, el xilema y el floema corren en cordones paralelos longitudinales (los haces vasculares). En las dicotiledóneas jóvenes, los haces vasculares forman un anillo, el cilindro vascular, alrededor de una médula central. La corteza es el tejido fundamental situado por fuera de los haces. En cada haz, el xilema está hacia adentro y el floema hacia afuera.
18. El sistema del vástago incluye el tallo y todas las estructuras que éste origina. El desarrollo del ápice comienza con la división celular; luego se alargan las células que, finalmente, se diferencian. Las zonas de crecimiento lateral se encuentran en los meristemas axilares. Las células más externas desarrollan la epidermis; las células subyacentes forman los tejidos fundamentales y los tejidos vasculares primarios. El meristema apical produce los tejidos que darán nuevas hojas, ramas y flores.
19. Las hojas se originan por división celular en áreas ubicadas a lo largo del meristema apical. En algunos casos, aparecen en pares que se oponen, en otros se forman en espiral o en círculos (verticilos) en los nudos. Al alargarse el vástago, las yemas axilares quedan aisladas por encima de los puntos de inserción de las hojas y permanecen latentes hasta que la hoja completa su crecimiento o, en las plantas perennes, hasta la siguiente estación de crecimiento. A veces, la yema terminal inhibe el desarrollo de las yemas axilares.
20. En muchas especies, las yemas axilares originan vástagos especializados, como los estolones y los rizomas, estructuras que producen raíces adventicias y originan plantas nuevas, genéticamente idénticas a la planta materna.
21. Las dicotiledóneas leñosas aumentan el grosor de sus troncos, tallos, ramas y raíces por crecimiento secundario. Los tejidos secundarios responsables de este aumento son producidos por los meristemas laterales: el cambium vascular y el cambium suberoso. El cambium vascular es una vaina delgada y cilíndrica de tejido situada entre el xilema y el floema. A partir de la corteza, se forma el cambium suberoso, que produce el corcho que reemplazará a la epidermis como cubierta de los tallos y las raíces. Cuando la planta envejece, las células del xilema del centro del tallo y la raíz mueren y sus vasos vecinos dejan de funcionar. Este xilema se llama duramen y forma el centro del tronco y las raíces principales de los árboles. Las células vivas y los vasos abiertos por debajo del cambium vascular forman la albura, por la cual se mueve el agua y los minerales desde los extremos de la raíz hasta las hojas.

Estructuras fotosintéticas: las hojas

22. La estructura de una hoja típica resulta del compromiso entre la existencia de superficies con grandes áreas fotosintéticas expuestas a la luz, poca pérdida de agua y buen intercambio de los gases que participan en la fotosíntesis. En las plantas C_3 las células fotosintéticas están estructuradas de dos formas: parénquima en empalizada, ubicado debajo de la superficie superior y donde ocurre la mayor parte de la fotosíntesis, y parénquima esponjoso, situado en el interior de la hoja. Ambos forman el mesófilo, envuelto por células epidérmicas que secretan la cutícula.
23. Las sustancias entran y salen de las hojas a través de los haces vasculares y los estomas. Los haces transportan el agua y los minerales disueltos hacia las hojas y los productos de la fotosíntesis fuera de ellas. A través de los estomas, el O_2 y el CO_2 entran y salen de las hojas por difusión.
24. Las hojas presentan una gran variedad de formas y tamaños, que guardan relación con los ambientes en los cuales viven las plantas. Además, pueden estar especializadas en otras funciones, como el almacenamiento de alimento y agua o el sostén.

Cuestionario

1. Suponga que alguien, en un instante de inexplicable estupidez, graba sus iniciales a un metro de altura en el tronco de un árbol maduro que está creciendo verticalmente a un promedio de 15 centímetros por año. ¿Qué altura tendrán las iniciales al cabo de dos años? ¿Y al cabo de 20 años?
2. ¿En qué parte de una planta esperaría encontrar una hoja con estomas solamente en la parte inferior?, ¿y sólo en la parte superior?
3. Como resultado del crecimiento secundario, la mayoría de los árboles aumentan su diámetro cuando incrementan su altura. ¿Qué limitaciones le impondría a la forma y al soporte mecánico de un árbol la carencia de crecimiento secundario? Piense algún ejemplo.
4. **a.** ¿Qué partes de un árbol maduro están compuestas por células vivas?
   b. ¿Por qué sería ventajoso para un árbol caduco invertir la menor cantidad posible de material para formar sus hojas?
5. Los ápices de la raíz y el vástago de las plantas están en permanente crecimiento. Indique en qué parte del ciclo celular se encuentran las células a medida que el ápice se va alejando de ellas.



Sección 7
Biología de las plantas

Capítulo 45



El transporte en las plantas

Al completar un descubrimiento, nunca dejamos de obtener un conocimiento imperfecto de otros de los que no habríamos podido tener idea antes, de manera que no podemos resolver una duda sin crear varias nuevas.

JOSEPH PRISTLEY

Uno de los hechos más sorprendentes en la evolución de las plantas, ligado a la pluricelularidad, fue, como vimos en el capítulo 26, la adquisición de un cilindro central de tejido vascular dentro del tallo, especializado en la conducción de agua y sustancias disueltas hacia las partes superiores de la planta. Esta novedad evolutiva probablemente se estableció durante el período Silúrico. Las briofitas o musgos tienen un sistema de conducción limitado de agua y azúcares, mientras que las traqueofitas, comúnmente conocidas como plantas vasculares, tienen verdaderos vasos conductores. El sistema conductor en las traqueofitas modernas consta de dos tejidos diferentes: el xilema y el floema. En este capítulo expondremos los mecanismos que permiten la circulación de agua y minerales dentro de una planta, los factores que afectan la disponibilidad de agua y nutrientes para la planta y el transporte de azúcares disueltos y otras sustancias orgánicas en el floema.

Movimiento de agua y minerales

La absorción de agua

Como vimos en el capítulo anterior, la mayoría de las plantas absorben agua principalmente por las raíces (fig. 45-1). Las plantas terrestres obtienen del suelo la mayor parte del agua que requieren. En este medio, el agua está disponible en distintos grados, de acuerdo con el tipo de partículas que lo componen (que determinan su porosidad) y con el grado de desecación. Después de una lluvia o de un riego abundante, el suelo se satura de agua pero puede perderla rápidamente debido a la presencia de plantas que transpiran y absorben agua permanentemente. Al mismo tiempo, una proporción considerable del agua permanece retenida debido a fuerzas de cohesión entre las partículas que componen el suelo; éste es otro factor que afecta la disponibilidad de agua en el suelo. Muchas plantas tienen raíces profundas que alcanzan zonas donde el agua está en mayor disponibilidad.

Como vimos en el capítulo 3 (recuadro 3-2), el agua tiende a moverse en forma pasiva, sin gasto de energía, impulsada por el gradiente de potencial químico. En fisiología vegetal es de gran utilidad hacer referencia al **potencial agua**, que está directamente relacionado con el potencial químico del agua. En todas las células, el potencial químico del agua depende de la concentración de agua, la que a su vez depende de la presencia de los solutos en los medios intracelulares y extracelulares. Cuanto mayor es la concentración de solutos, menor es la concentración de agua y, por lo tanto, menor es el potencial quími-

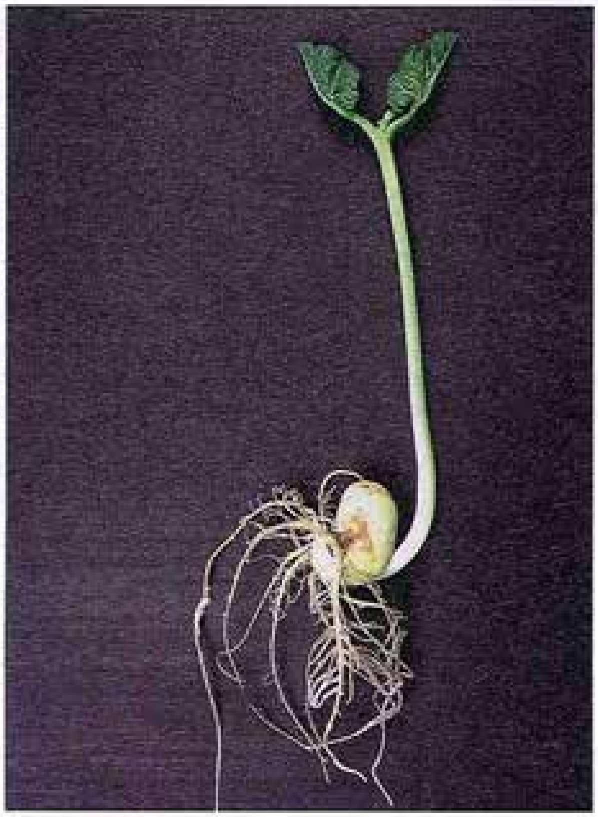


Fig. 45-1. **RAÍCES DE UNA PLÁNTULA DE POROTO O FRIJOL (PHASEOLUS VULGARIS).**



Fig. 45-2. **PÉRDIDA DE AGUA POR GUTACIÓN.** *Las gotitas de agua en el borde de las hojas de esta planta de frutilla silvestre son el resultado de la presión radical. El agua escapa a través de poros situados cerca de los extremos de los haces conductores principales de las hojas. La gutación, que ocurre sólo en plantas relativamente pequeñas, prevalece durante la noche, cuando el aire es húmedo y la transpiración se ha reducido notablemente.*

co del agua. El componente del potencial agua que depende de la concentración se conoce como **potencial osmótico**. En las plantas, la presencia de paredes celulares rígidas introduce una segunda variable que puede afectar el potencial agua: la presión. Cuando ingresa agua en una célula vegetal, ésta tiende a aumentar su volumen como si fuese un globo que se está inflando. Pero como la pared celular impide que el volumen aumente, el ingreso de una cantidad mayor de agua en un volumen fijo se traduce en un incremento de la presión que, a su vez, produce un aumento en el potencial químico del agua. El componente del potencial agua que depende de la presión se denomina **potencial de presión**. El potencial agua depende, finalmente, del balance entre los componentes osmótico y de presión.

El agua ingresa en las células de la raíz sólo cuando el potencial agua en el suelo es superior al potencial agua en las raíces. Es decir, el agua fluye desde zonas de mayor a menor potencial agua sin aporte de energía. En suelos salinos o de zonas áridas, en los que el potencial agua es bajo, muy poca agua ingresa en las raíces. Evolutivamente, en esas condiciones, se vieron favorecidas ciertas plantas que mantienen concentraciones intracelulares altas de solutos, lo que genera un gradiente de potencial agua favorable que promueve el ingreso de agua (ensayo 45-1, *Salinidad: un desafío para el futuro*).

Una vez que se conocen parte de los fenómenos fisicoquímicos que determinan la entrada de agua en las células, surge una pregunta muy importante: ¿qué fenómenos físicos participan en el ascenso del agua hacia el tallo y las hojas?

Los procesos que intervienen en el ingreso de agua en las células de la raíz son capaces por sí solos –y en ciertas condiciones– de generar una presión positiva que crea una columna de agua en ascenso. Esta presión, conocida como *presión radical*, es suficiente para que el agua ascienda un corto trecho en el tallo. La *gutación*, o pérdida de agua en forma líquida a través de las hojas (fig. 45-2), es una consecuencia visible de la presión de raíz. Sin embargo, como veremos más adelante, el agua debe ascender mucho más allá de un corto trecho. ¿Cómo puede el agua alcanzar 20 metros de altura hasta la copa de un roble, recorrer la altura de tres pisos en el tallo de una enredadera, ascender más de 60 metros en un alerce de la Cordillera de los Andes o hasta 125 metros en una secuoya gigante de California?

El pasaje de agua a través de las membranas, las acuaporinas

Si bien sabemos que el agua puede atravesar las bicapas lipídicas de las membranas celulares, la mayor parte circula a través de las acuaporinas siguiendo gradientes de potencial agua (veáse cap. 3, recuadro 3-3). La abundancia de acuaporinas, así como su grado de apertura, regula la permeabilidad de las membranas. El grado de apertura, a su vez, parece depender del estado de fosforilación de las acuaporinas; esto le permite a la célula regular la permeabilidad al agua mediante el agregado o la eliminación de grupos fosfato a aminoácidos específicos de los canales proteicos.

La pérdida de agua por transpiración

A través de una planta se mueve mucha más agua que en un animal de peso comparable. Una aproximación simplificada que nos permite estudiar este fenómeno consiste en considerar los componentes del flujo de agua en un momento dado. El flujo es directamente proporcional al gradiente o diferencia de potencial agua entre dos puntos del sistema suelo-planta-atmósfera e inversamente proporcional a la sumatoria de las resistencias a ese flujo entre esos dos puntos del sistema.

Una alta proporción del agua que entra en las raíces de una planta se pierde como vapor de agua que se difunde desde las hojas hacia

ENSAYO 45-1

Salinidad: un desafío para el futuro

Cuando las tierras áridas son irrigadas en exceso, como ocurre en zonas donde se emplea en forma intensiva el riego artificial, las sales de las aguas de riego se acumulan en el suelo. La pérdida de agua se debe tanto a la evaporación del agua del suelo como a la transpiración de las plantas. A lo largo de los años, la concentración salina del suelo se va incrementando y alcanza finalmente niveles que no pueden ser tolerados por la mayoría de las plantas.

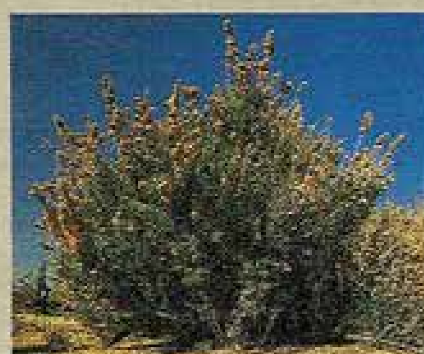
En aguas salobres y en suelos salinos, los solutos están en mayor concentración que las células de las plantas, lo que provoca la pérdida de agua por las raíces. Los solutos en la solución del suelo suelen ser los iones Cl^- y Na^+. Las plantas vasculares exhiben notables diferencias en su resistencia a la concentración elevada de NaCl en los suelos, pero las condiciones de estrés salino no sólo son provocadas por el NaCl, sino también por otros iones que ocasionan estrés por mecanismos similares.

La resistencia a este tipo de estrés ambiental ha evolucionado de distintas maneras en las plantas halófitas (que toleran la sal) con respecto al resto de las plantas (denominadas glicófitas). En las halófitas, el Na^+ es incorporado por las raíces y confinado en vacuolas. A diferencia de la mayor parte de los animales, la mayoría de las plantas no requieren sodio o sólo lo requieren en concentraciones muy bajas. Así, al quedar aislado en vacuolas, disminuye la concentración de Na^+ en el citoplasma, donde ejercería sus efectos tóxicos. Ejemplos de plantas halófitas son los mangles, varias especies del género *Atriplex* (armuelle) y algunos pastos como *Chloris*.

Las halófitas son de interés no sólo debido a la luz que pueden arrojar sobre los mecanismos que regulan el transporte de iones y de agua en las plantas, sino también por su potencial como plantas de cultivo.

En la actualidad se estudia la forma de transformar las áreas desérticas en tierras aptas para el uso agrícola. Uno de los métodos se basaría en transferir la resistencia a la salinidad propia de ciertas plantas adaptadas a ese tipo de condiciones a plantas de cultivo convencionales. Por ejemplo, se han obtenido plantas transgénicas de *Arabidopsis*, canola, tomate, trigo y maíz, que poseen una tolerancia mayor a la salinidad porque sobreexpresan el gen de *Arabidopsis* *AtNHX1*, que codifica una proteína que transporta Na^+ del citoplasma a la vacuola. Sin embargo, la mayoría de los ensayos de tolerancia a la salinidad en estas plantas transgénicas se han llevado a cabo en condiciones experimentales controladas, ya sea en laboratorios o invernáculos, pero aún no se ha evaluado si la tolerancia mostrada en condiciones controladas resulta efectiva en las condiciones naturales presentes en el campo.

Por último, si bien la posibilidad de obtener cultivos con una resistencia moderada a la salinidad es cada vez más cercana, no debe olvidarse que esta estrategia no resolverá por sí sola los desafíos planteados por esta forma de estrés. En muchos casos, lo más recomendable es utilizar las plantas halófitas para detener la erosión del suelo ocasionada por la pérdida de la cobertura vegetal. Aunque se necesitara convertir los ambientes salinos en zonas cultivables, los cultivos no deben ser necesariamente convencionales; una amplia variedad de cultivos son capaces de resistir cierta intensidad de estrés salino y su uso permitiría minimizar el impacto sobre el ecosistema y, así, asegurar su perdurabilidad.



Atriplex (armuelle) es una de las varias halófitas que se están evaluando como potenciales plantas de cultivo.

la atmósfera, durante el fenómeno de la **transpiración**. El flujo transpiratorio depende del gradiente de concentración de vapor de agua entre la hoja y la atmósfera circundante y es inverso a las resistencias de la hoja o de la atmósfera al movimiento del vapor de agua. La resistencia más importante en este trayecto es la que ofrecen los estomas (véase cap. 44, fig. 44-3), cuyo grado de apertura o cierre es un determinante importante del flujo transpiratorio. Por los estomas circula CO_2 desde la atmósfera hacia los cloroplastos, en donde es utilizado en la fotosíntesis, y vapor de agua hacia la atmósfera durante la transpiración (fig. 45-3). Por cada gramo de CO_2 incorporado en moléculas orgánicas, una planta pierde entre 400 y 500 g de agua si utiliza la vía C_3 para la fotosíntesis y entre 250 y 300 g si utiliza la vía C_4 (véase cap. 6, fig. 6-20). La demanda de agua está dada en gran parte por los niveles de transpiración. El ecólogo británico John L. Harper describió a las plantas terrestres como "mechas que conectan el reservorio de agua del suelo con la atmósfera". Una sola planta de maíz requiere 160 a 200 litros de agua para desarrollarse desde la semilla hasta que sus granos se encuentran maduros; una hectárea de plantas de maíz requiere casi 5 millones de litros de agua por estación.

La teoría de la cohesión-tensión

Para explicar el movimiento del agua se deben analizar no sólo las propiedades de las plantas, sino también las del agua, a las cuales las plantas se han adaptado exquisitamente. En cada molécula de agua, dos átomos de hidrógeno están unidos en forma covalente a un átomo de oxígeno (véase cap. 1, recuadro 1-1). A su vez, cada átomo de hidrógeno está unido al átomo de oxígeno de una molécula de agua vecina por un puente de hidrógeno.

Figura interactiva

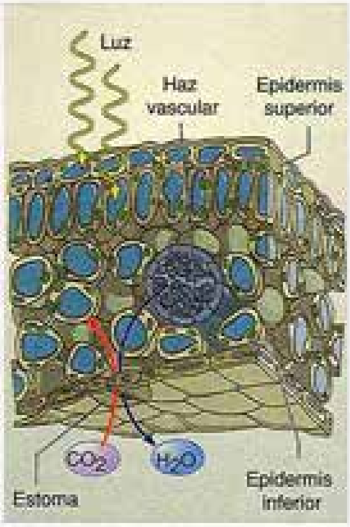


Fig. 45-3. PÉRDIDA DE AGUA POR TRANSPIRACIÓN. *Simultáneamente a la entrada del CO_2, esencial para la fotosíntesis, a través de los estomas de las hojas, se produce la salida de vapor de agua.*

Figura animada

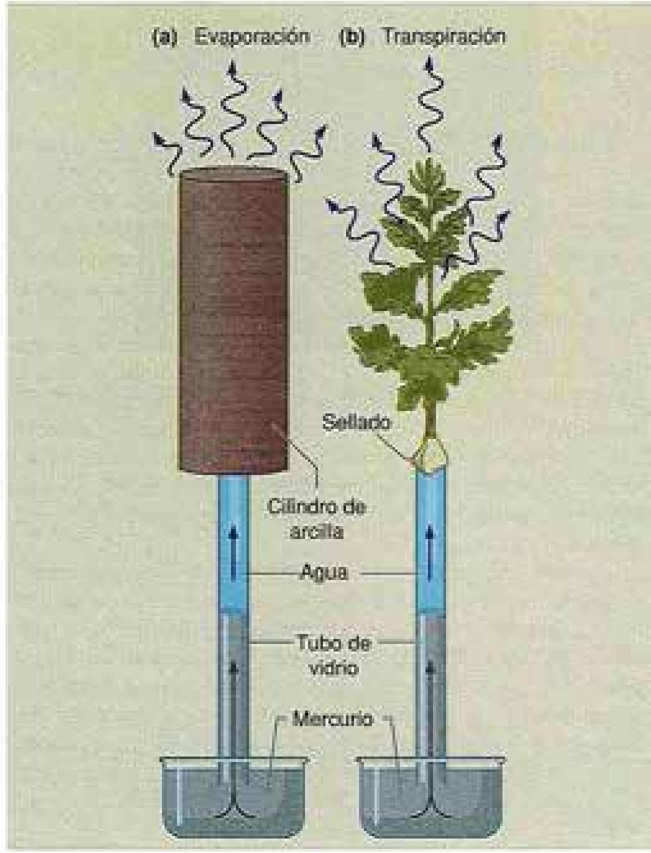


Fig. 45-4. LA TEORÍA DE LA COHESIÓN-TENSIÓN. (a) *Modelo simple que ilustra la teoría de la cohesión-tensión. Un cilindro poroso de arcilla, cerrado en ambos extremos, se llena con agua. Se le inserta el extremo de un tubo de vidrio largo y estrecho, también lleno de agua. Este tubo de vidrio se sumerge por su extremo inferior en un recipiente que contiene mercurio. Cuando las moléculas de agua se evaporan por los poros del cilindro de arcilla, son reemplazadas por agua que es "arrastrada" por tracción a lo largo del tubo de vidrio y forma una columna continua. A medida que el agua se evapora, el mercurio se eleva en el tubo.* **(b)** *La transpiración por las hojas de las plantas da por resultado una pérdida de agua suficiente como para crear una "presión negativa" similar.*

En una planta, el agua se evapora desde microporos formados dentro de la red de microfibrillas de celulosa en las paredes de las células del mesófilo hacia los espacios aéreos de la hoja (véase cap. 44, Estructura de la hoja). La energía requerida para el cambio de estado proviene de la radiación solar. La evaporación provoca una disminución del potencial agua, al quedar el agua remanente retenida en poros cada vez más pequeños y, por lo tanto, más adherida a las paredes celulares de las células del mesófilo. Se genera así una *presión negativa* (también denominada *tensión*) y, en consecuencia, el agua asciende por los vasos xilemáticos, donde el potencial agua es mayor, hacia las células de las hojas, moviéndose a favor del gradiente de potencial agua. La tensión generada en las paredes celulares de las células del mesófilo, sumada a la cohesión entre las moléculas de agua que las mantiene unidas como eslabones en una cadena, causa una corriente de agua larga y delgada dentro de las traqueidas y los vasos que se extiende hasta la endodermis en las raíces. De este modo, la pérdida de agua por los estomas junto con la alta cohesión de las partículas de agua y la resistencia de la raíz "tensan" la columna de agua y, de este modo, disminuye el potencial agua de las raíces; el agua circundante entonces ingresa en las raíces. Esta teoría sobre el movimiento del agua se conoce como la **teoría de la cohesión-tensión**.

En las plantas con vasos grandes, la tracción de una molécula a otra mueve el agua a una velocidad de 30 a 40 metros por hora en el xilema. En las plantas con vasos más pequeños, la velocidad es menor, cercana a los 5 a 10 metros por hora en el xilema.

En la figura 45-4 se ilustra el principio de la cohesión-tensión (fig. 45-4). Como se indica en el diagrama, la fuerza que impulsa este proceso no proviene de la planta –que desempeña un papel virtualmente pasivo en la transpiración–, sino de la energía del Sol.

Factores que afectan la transpiración

La transpiración depende entonces de todos los factores que afectan el gradiente de concentración de vapor de agua entre la hoja y la atmósfera y también de aquellos que afectan el grado de apertura de los estomas.

Como vimos, la transpiración es costosa, en especial cuando el aporte de agua es limitado. Inicialmente consideraremos sólo los factores que afectan el gradiente de potencial agua entre la hoja y la atmósfera.

- *Humedad:* el agua se pierde mucho más rápido cuando la humedad relativa del aire es baja y, en consecuencia, el gradiente de concentración de vapor de agua entre la hoja y el exterior es alto (la humedad relativa es la relación entre la cantidad de vapor de agua que hay en un volumen de aire y la cantidad máxima de vapor de agua que podría contener ese mismo volumen a la misma temperatura y presión ambiente).

Figura interactiva

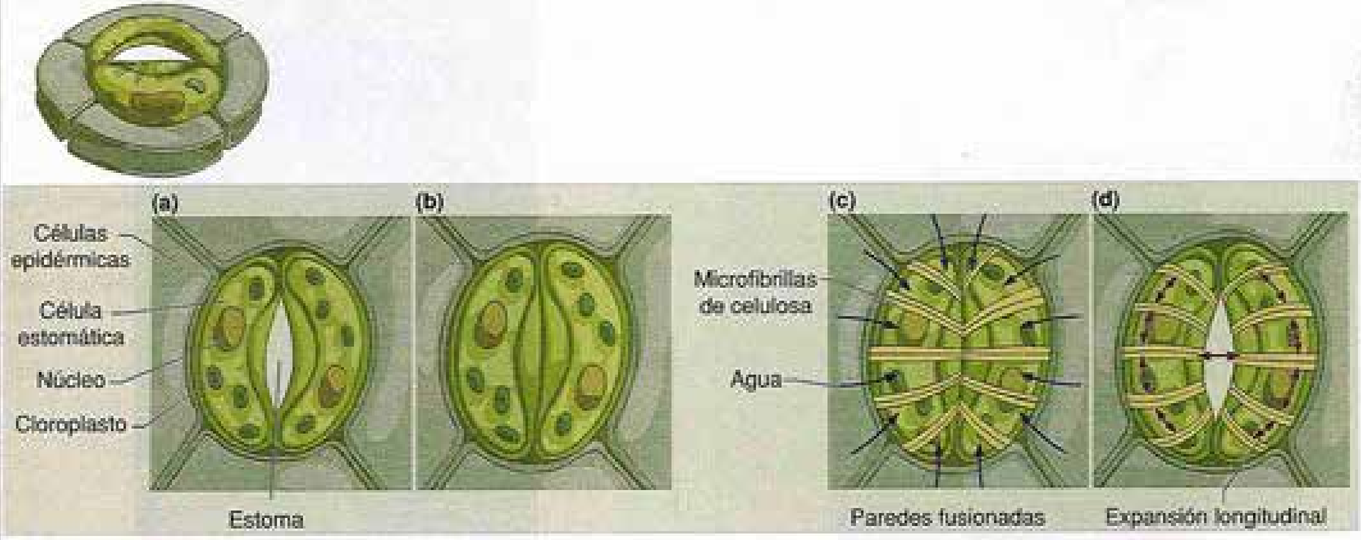


Fig. 45-5. EL MOVIMIENTO DE LOS ESTOMAS. *Un estoma está rodeado por dos células oclusivas o estomáticas que* ***(a)*** *abren el estoma cuando están turgentes y* ***(b)*** *lo cierran cuando pierden turgencia. En muchas especies, las paredes internas de las células estomáticas están ligeramente engrosadas. Durante muchos años se pensó que, a medida que aumentaba la turgencia, las partes más delgadas de la pared celular se estiraban más que las partes más gruesas, lo cual hacía que las células se arquearan y los estomas se abrieran. Sin embargo, actualmente se considera que la clave de la apertura de los estomas reside en las microfibrillas de celulosa que están dispuestas en flejes alrededor de la circunferencia de las células estomáticas.* ***(c)*** *La disposición de las microfibrillas es semejante a la de los cinturones en los neumáticos radiales. Cuando el agua entra en las células estomáticas, las microfibrillas impiden la expansión radial y la única dirección en que las células pueden expandirse es la longitudinal.* ***(d)*** *Dado que las dos células están unidas por los extremos, esta expansión longitudinal las obliga a arquearse y al estoma, a abrirse.*

- *Temperatura:* el aumento de la temperatura provoca un incremento importante en la transpiración, ya que aumenta el gradiente de concentración de vapor de agua entre la hoja y la atmósfera que rodea a la planta. Esto se debe a que la velocidad de evaporación se duplica por cada 10 °C de incremento en la temperatura y, al estar la cámara subestomática rodeada de paredes celulares embebidas en agua, la concentración de vapor de agua en la hoja aumenta significativamente con la temperatura. En cambio, en la atmósfera que rodea a la planta por lo general no hay una fuente cercana de agua a partir de la cual se genere más vapor de agua al aumentar la temperatura. En consecuencia, el efecto diferencial de la temperatura sobre la concentración de vapor de agua en la hoja y en la atmósfera promueve la transpiración.
- *Corrientes de aire:* aunque las corrientes de aire pueden bajar las temperaturas, frente a este tipo de estímulos ambientales el proceso de transpiración se intensifica porque al disipar el vapor de agua de la superficie de las hojas se mantiene constante un gradiente importante de concentración de vapor que motoriza el proceso de transpiración. Las hojas de las plantas que crecen en áreas expuestas al viento en zonas de baja humedad con frecuencia tienen pelos que protegen la superficie foliar y reducen la transpiración.

El movimiento de los estomas

Las plantas ejercen cierto control sobre la pérdida de agua a través de la apertura y el cierre de los estomas. Cada estoma está formado por dos células oclusivas (fig. 45-5), que cuando están turgentes toman una forma arriñonada, con un orificio que se abre entre ellas; cuando pierden agua, se relajan y el orificio se cierra. La presión de turgencia, como vimos en el capítulo 3 (recuadro 3-2), depende directamente de la entrada o la salida del agua en las células que, a su vez, depende de la concentración de solutos dentro de la célula. Un soluto que afecta el movimiento del agua es el ion potasio (K^+). Al aumentar la concentración de K^+ en las células oclusivas, los estomas se abren y al disminuir esta concentración, se cierran. Los iones potasio entran pasivamente a través de canales que se encuentran entre las células oclusivas y las células circundantes (fig. 45-6).

Factores que afectan la apertura estomática

Diversos factores ambientales afectan el movimiento de los iones K^+ hacia el interior y el exterior de las células oclusivas y, así, indirectamente, influyen en la apertura y el cierre de los estomas.

Uno de los factores principales que modula la apertura estomática es la disponibilidad de agua. Es importante tener en cuenta, sin embargo, que los estomas no se cierran en forma inmediata en respuesta a la pérdida de agua por parte de las hojas. Sólo cuando el potencial agua de una hoja cae por debajo de cierto valor umbral (que varía de una especie a otra), los estomas se cierran y así se limita la evaporación. El cierre de los estomas contribuye a evitar que la hoja pierda su turgencia y se marchite (fig. 45-7).

Cuando una planta pasa por un período prolongado de condiciones de bajo potencial agua, se dice que sufre **estrés hídrico**. El primer síntoma de estrés hídrico no es el cierre estomático, sino una expansión menor de las células de las hojas. Sin embargo, las plantas cuentan con respuestas que minimizan los efectos de la falta de agua sobre su crecimiento. Estas respuestas involucran diversas vías de señales químicas, una expresión mayor de ciertos genes, la modificación de

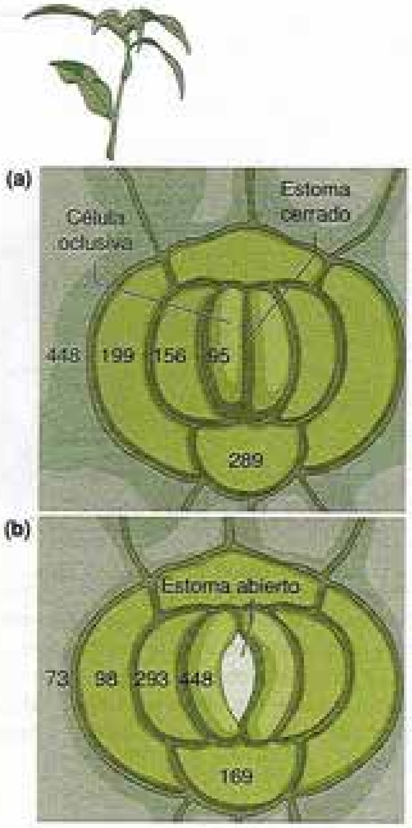


Fig. 45-6. EL PAPEL DEL POTASIO EN LA APERTURA Y CIERRE DE LOS ESTOMAS. *Cambios cuantitativos en las concentraciones del ion potasio (K+) en las células oclusivas o estomáticas y en las células epidérmicas vecinas, en milimoles por litro de* **(a)** *un estoma cerrado y* **(b)** *un estoma abierto de la flor de Santa Lucía* (Commelina communis). *Las mediciones se hicieron con microelectrodos sensibles al potasio, que se insertaron en las células individuales.*



Fig. 45-7. PLANTAS DE MAÍZ FOTOGRAFIADAS DURANTE UNA GRAVE SEQUÍA. *Estas plantas fueron fotografiadas en un campo de Wisconsin (Estados Unidos) en junio de 1988. La grave sequía afectó las áreas agrícolas principales de América del Norte. Las hojas de las plantas de maíz presentan abundantes estomas en ambas superficies, aunque algunos más en el envés, donde la cutícula es significativamente más gruesa que la de la superficie superior. Cuando las plantas de maíz están bajo grave estrés hídrico y el cierre de los estomas es insuficiente para proteger a las plantas contra la pérdida de agua, las hojas se enrollan, como puede verse en la fotografía. El enrollamiento foliar reduce la transpiración y protege a los estomas de la superficie superior, así como a muchos de la superficie inferior. Todo lo que queda expuesto al ambiente es una porción de la superficie inferior, con su cutícula gruesa.*

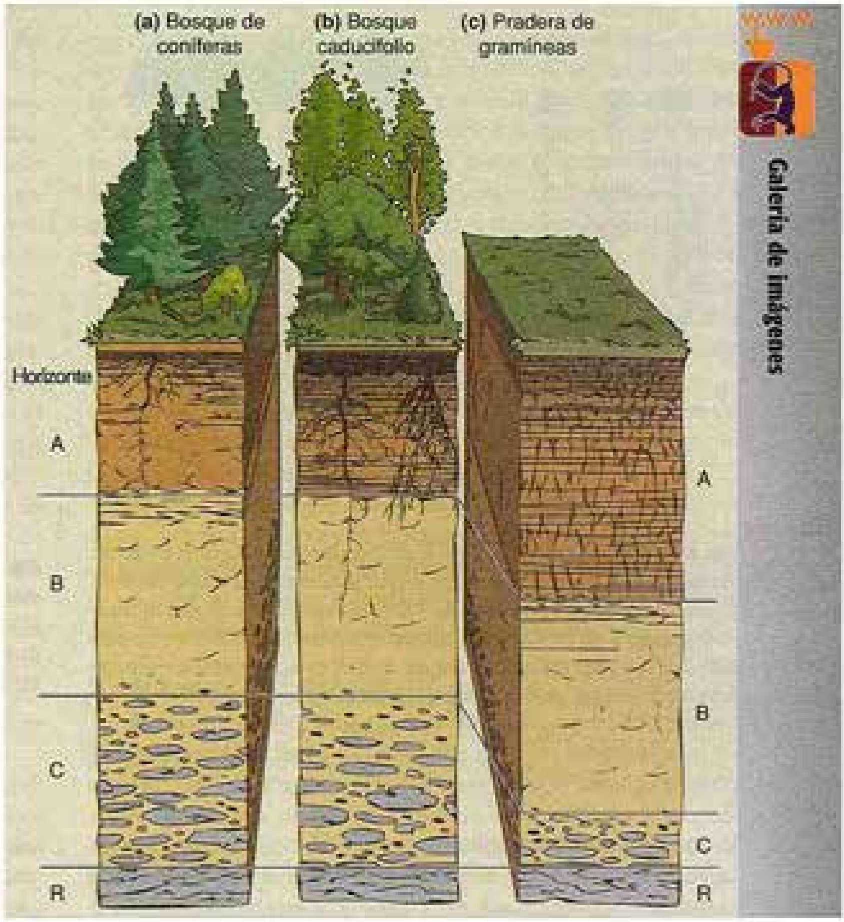
la síntesis de algunas proteínas y de su actividad. Estos fenómenos ocurren en forma jerárquica e integrada. Un papel importante en tal respuesta parece deberse a la acción del ácido abscísico (ABA), una hormona con múltiples funciones entre las que se cuenta la estimulación del cierre de los estomas (véase cap. 46, El ácido abscísico en el proceso de desprendimiento de las hojas).

Se ha comprobado que durante la etapa inicial de estrés hídrico, los niveles de la hormona aumentan pronunciadamente en muchas especies de plantas. Ciertos canales, tanto de entrada como de salida de potasio, son regulados directamente por el ABA, lo cual provee el enlace entre los efectos de esta hormona y el mecanismo de apertura y cierre de los estomas. Sin embargo, se cree que la acción del ABA sobre la apertura y el cierre de los estomas opera, además, de modo indirecto a través de un sistema de señales que implican al calcio y al pH del apoplasto (véase cap. 44, fig. 44-17) en la hoja.

El movimiento estomático puede ocurrir también como resultado de procesos no ligados específicamente a la disponibilidad de agua, sino relacionados con factores como:

- *CO_2:* en general, un incremento en la concentración de CO_2 en los espacios intercelulares de una hoja causa el cierre de los estomas. La magnitud de esta respuesta varía de manera notable de una especie a otra y con el grado de estrés hídrico que la planta haya sufrido.
- *Temperatura:* los cambios de temperatura suelen tener poco efecto sobre los estomas, pero temperaturas superiores a los 35 °C pueden causar su cierre. Este cierre inducido por la temperatura se puede evitar experimentalmente si la planta se mantiene en una atmósfera que no contenga CO_2. Esto indica que la temperatura afecta los movimientos estomáticos en forma indirecta, a través de cambios en la concentración de CO_2 en el interior de la hoja. Su mecanismo de funcionamiento es básicamente el siguiente: un incremento en la temperatura causa un incremento en la respiración y, en consecuencia, aumenta la concentración de CO_2 en los espacios intercelulares. Muchas plantas de climas cálidos cierran sus estomas con regularidad durante el mediodía, por la acción combinada del incremento del déficit hídrico y el efecto de la temperatura sobre la concentración del CO_2 en las hojas.
- *Luz:* los estomas suelen cerrarse regularmente durante la noche y abrirse de nuevo por la mañana. Estos movimientos en respuesta a la luz ocurren aun en ausencia de cambios en la disponibilidad de agua para la planta. El cierre de los estomas dependiente de la luz también está asociado con los cambios en la concentración del CO_2:

Fig. 45-8. ***TRES TIPOS DE SUELOS.*** ***(a)*** *El mantillo –material en descomposición– que se encuentra sobre la superficie del suelo de los bosques australes y septentrionales de coníferas es ácido y se descompone lentamente; el suelo tiene poca acumulación de humus, es muy ácido y pierde elementos minerales por lixiviación (lavado).* ***(b)*** *En los bosques caducos fríos o templados, la descomposición es algo más rápida, la pérdida de minerales por lixiviación es menos extensa y el suelo es más fértil. Estos suelos se han usado intensamente para la agricultura, por lo cual es necesario prepararlos añadiendo cal (para disminuir la acidez) y fertilizantes.* ***(c)*** *En las praderas de gramíneas, casi todo el material vegetal que se encuentra sobre la superficie del suelo muere cada año, al igual que muchas de las raíces, y grandes cantidades de materia orgánica regresan, así, constantemente al suelo. Además, las raíces finamente divididas penetran profundamente en el suelo. El resultado es un suelo muy fértil.*



la fotosíntesis consume CO_2 y así reduce la concentración interna de este gas, mientras que la respiración provoca que la concentración de CO_2 aumente. Sin embargo, la luz tiene un efecto más directo. La luz azul –de menos de 500 nanómetros de longitud de onda– estimula la apertura de los estomas con independencia de la concentración de CO_2 a través de la acción de fotorreceptores específicos conocidos como *fototropinas*.

Nutrición de las plantas

Además del agua, las células vegetales necesitan azúcares que ellas mismas producen por fotosíntesis. Pero, aunque son muy ricos en energía, los azúcares no son suficientes para la nutrición de una planta. Las células vegetales requieren varios elementos químicos adicionales –los **nutrientes minerales**– que se encuentran en el suelo en forma de iones. Las plantas absorben los nutrientes minerales junto con el agua de la solución que las rodea a través de las raíces que circulan hacia el vástago en la corriente transpiratoria.

La composición del suelo y la disponibilidad de nutrientes

El suelo, la capa más superficial de la corteza terrestre, está compuesto por minerales derivados de las rocas que les han dado origen, asociados con materia orgánica en diversos grados de descomposición.

Típicamente tiene tres capas:

- El *horizonte A*, la capa superior del suelo, contiene una gran cantidad de materia orgánica, el humus.
- El *horizonte B*, o subsuelo, está formado por el producto de la alteración de la roca madre y es pobre en materia orgánica. En este horizonte se suelen acumular los nutrientes minerales que se han lixiviado (lavado) del horizonte A.
- El *horizonte C* está constituido por material originario disgregado y alterado por la meteorización: puede tener rocas sueltas dispersas sobre la roca madre (R) en el que descansan las tres capas.

La profundidad y la composición de estas tres capas –y en consecuencia la fertilidad del suelo– varían considerablemente en ambientes diferentes (fig. 45-8).

Puede existir además, por sobre el horizonte A un llamado horizonte O formado por hojarasca y otros materiales en descomposición.

La disponibilidad de nutrientes minerales está afectada básicamente por las propiedades de la roca madre y también por la capacidad de retención del agua del suelo. Sin embargo, el clima (sobre todo las precipitaciones y la temperatura), el relieve, los seres vivos que lo habitan y la edad del suelo también la afectan. En un ambiente no perturbado, los nutrientes minerales permanecen en el sistema formado por el sue-

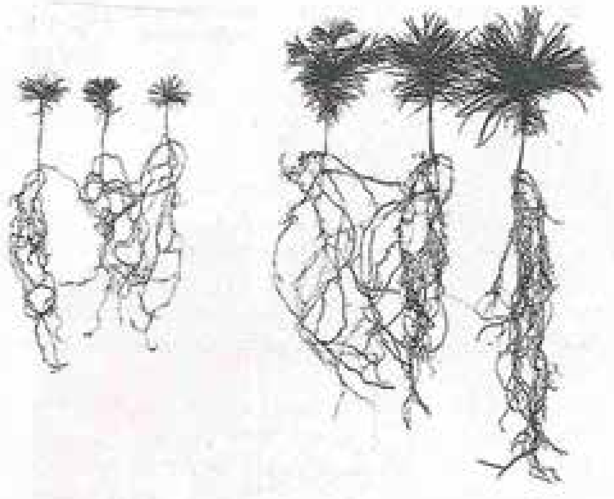


Fig. 45-9. LAS MICORRIZAS. *Efecto de las micorrizas en la nutrición de los árboles. Plántulas de pino blanco de nueve meses de edad se hicieron crecer durante dos meses en una solución esterilizada de nutrientes y luego se trasplantaron a un suelo de pradera de gramíneas. Las plántulas de la izquierda se trasplantaron directamente. Las plántulas de la derecha se colocaron durante dos semanas en un suelo de bosque que contenía hongos antes de ser trasplantadas a la pradera de gramíneas.*



Fig. 45-10. UNA PIPA INDIA (MONOTROPA UNIFLORA). *En alguna época se creyó que esta angiosperma no fotosintética, con sus extrañas flores céreas, de color blanco, vivía de la materia del suelo en descomposición. Sin embargo, ahora se sabe que depende de los hongos micorrícicos que le transfieren a esta parásita nutrientes de otras plantas.*

lo, las plantas, los microorganismos y la fauna que lo habitan. Sin embargo, si se produce un alteración repetida de la vegetación, como cuando se cosechan cultivos, se pastorean praderas en exceso o se erosiona la capa superior rica en humus, el suelo rápidamente pierde los nutrientes. Por esa razón, los cultivos suelen requerir fertilizantes.

Los factores mencionados determinan el tamaño de los fragmentos del suelo que se clasifican como *arena*, *limo* y *arcilla*. Los tres tipos de fragmentos se pueden encontrar en distintos suelos en diferentes proporciones.

- *Suelos arenosos:* predominan partículas bastante grandes (entre 0,2 y 2 mm en los de arena gruesa y entre 50 y 200 micrones en los de arena fina) y, en consecuencia, el agua y los iones en solución drenan con rapidez.
- *Suelos limosos:* predominan partículas que miden entre 2 y 50 micrones.
- *Suelos arcillosos:* las partículas son pequeñas (menos de 2 micrones) y retienen el agua contra la fuerza de la gravedad. Además, como tienen cargas negativas, atraen a iones positivos como el calcio (Ca^{2+}), el potasio (K^{+}) y el magnesio (Mg^{2+}). Sin embargo, un suelo de arcilla pura suele ser tan compacto que no permite la difusión del O_2. Esto dificulta la respiración de las raíces de las plantas, de los animales y de la mayoría de los microorganismos del suelo e impide la penetración de las raíces.

Las plantas, en general, por la propia producción de residuos orgánicos (hojarasca) tienden a acidificar el medio. Este efecto promueve además la degradación de las superficies de las rocas y la liberación de iones de carga positiva de estas superficies. Cuando las partes vegetales mueren y se descomponen, se añaden al humus y así no sólo cambian el contenido del suelo, sino también su textura y su capacidad para retener minerales y agua. Se trata de un proceso de transformación recíproca y, a su vez, las plantas dependen del contenido mineral del suelo y de su capacidad de retención de agua y nutrientes.

En condiciones naturales, el suelo y la disponibilidad de nutrientes y agua para las raíces de las plantas cambian constantemente. Cuando estos factores se modifican, el crecimiento de las plantas puede verse favorecido y cambiar la abundancia relativa de las especies. Según los cambios que se produzcan, nuevas especies pueden colonizar el ambiente, en tanto que otras pueden desaparecer. Esto produce, a su vez, cambios posteriores en el suelo (véase cap. 48, Cambios en la composición de la comunidad: sucesión ecológica).

Los hongos y las bacterias simbióticos también desempeñan un papel fundamental en la disponibilidad de minerales (véase cap. 49, Los movimientos de sustancias inorgánicas: los ciclos biogeoquímicos). Las micorrizas permiten que las plantas prosperen en suelos pobres en nutrientes (véase cap. 27, Micorrizas, una próspera asociación) (figs. 45-9 y 45-10). Los hongos aceleran la movilización de los nutrientes del suelo, en particular el fósforo, y los ponen a disposición de las plantas. Un aspecto interesante de esta asociación es que parece haber ocurrido al mismo tiempo que las plantas colonizaron la tierra firme: algunos fósiles del período Devónico hallados recientemente son testimonio de la antigüedad de este tipo de simbiosis.

La absorción de elementos esenciales

El concepto de selectividad

El agua y los minerales del suelo atraviesan la epidermis y la corteza por dos caminos: el del apoplasto y el del simplasto (véase cap. 44, fig. 44-17). Las membranas plasmáticas de las células, con su permeabilidad selectiva característica, controlan hasta cierto punto el acceso y el movimiento de agua y de los iones a través del simplasto. En

contraste, no hay regulación del movimiento de sustancias a través del apoplasto.

En las células de la raíz, el apoplasto es discontinuo en la banda de Caspari. En las extensas áreas donde se encuentra esta estructura, las paredes son impermeables y las sustancias que se movieron hasta allí por vía apoplástica atraviesan la membrana de las células de la endodermis siguiendo gradientes de potencial electroquímico y entran en el simplasto. Se puede considerar que el transporte de agua y sustancias en la raíz es mixto, o aposimplástico.

A nivel de la membrana, el agua y los minerales ingresan en la célula a través de dos sistemas de transporte: los canales y los transportadores (véase cap. 3, Intercambios asistidos: proteínas transportadoras de membranas). La velocidad de transporte a través de los canales es proporcional a la concentración de un determinado ion, mientras que los transportadores funcionan de modo similar a las enzimas, es decir, llega un punto en que la velocidad de transporte deja de aumentar. En las plantas, los transportadores constituyen una familia compleja de proteínas; para un solo ion como el potasio, hay al menos tres tipos distintos de proteínas transportadoras en las células de la raíz. Algunas de estas proteínas están involucradas en la difusión facilitada, mientras que otras participan en el transporte activo. La presencia de múltiples tipos de transportadores en las células de la raíz les permite a las plantas responder al amplio espectro de condiciones del suelo que puede encontrar una semilla tras su germinación.

Una vez que los iones atraviesan la endodermis pasan al xilema en forma pasiva o activa. Ya en el xilema, se mueven hacia la parte aérea de la planta transportados, junto con el agua, por la corriente transpiratoria.

A lo largo de ese camino, los iones son cedidos al tallo y a las hojas donde su distribución es cuidadosamente controlada por transportadores y aun por factores más complejos que veremos en este capítulo y en el siguiente. Muchos de estos iones –en particular aquellos que contienen nitrógeno, azufre y fósforo– pueden ser incorporados a diferentes rutas metabólicas. Los distintos pasos comprendidos en estos recorridos son explorados mediante diversas técnicas (que utilizan, por ejemplo, isótopos radiactivos) que involucran el seguimiento de los nutrientes a través de los procesos metabólicos de las plantas (ensayo 45-2, *Isótopos radiactivos en la investigación vegetal*).

Requerimientos minerales de las plantas

No todos los nutrientes son esenciales para la vida de las plantas. En 1939, los investigadores estadounidenses Daniel I. Arnon (1910-1994) y Perry R. Stout (1909-1975) definieron el concepto de *esencialidad*. Llamaron nutrientes esenciales a aquellos que tienen un papel conocido en la fisiología de la planta y sin los cuales no se puede completar el ciclo de vida del organismo.

La concentración requerida de cada elemento varía entre distintas especies y aun dentro de una misma especie varía de acuerdo con las condiciones en las que es cultivada (fig. 45-11). Para determinar la cantidad de ciertos elementos presentes en una planta, se la incinera para permitir que el carbono, el hidrógeno, el oxígeno, el nitrógeno y el azufre escapen como gases y luego se analiza la ceniza restante. La ceniza con frecuencia contiene elementos como el silicio, que están presentes en el suelo y son absorbidos por las plantas pero que, para la mayoría de ellas, no parecen ser esenciales para el crecimiento. El silicio –que es acumulado en grandes cantidades aun en especies en las que no es esencial– ejerce un efecto beneficioso sobre las plantas, ya que ayuda a mantener el porte erecto y se deposita en las hojas, lo cual dificulta su ingesta por los herbívoros (por ejemplo, en los filosos bordes de las cortaderas (especie de *Cortaderia*). En ciertos ambientes próximos a minas o en zonas de desechos industriales, algunos metales pesados, como el cromo y el cadmio, suelen abundar en exceso. En este caso y en otros, los sistemas de absorción no discriminan lo suficiente, por lo que estos metales pesados se acumulan en los tejidos vegetales donde ejercen un efecto tóxico. Aun un elemento esencial, si se acumula en concentraciones muy altas, puede resultar tóxico para la planta. En algunos casos, como el del sodio, hay mecanismos que limitan la acumulación en el citoplasma, ya sea por expulsión activa o por acumulación en la vacuola.

Los componentes mayoritarios de una planta, analizados a partir de las cenizas, incluyen el hidrógeno, el carbono y el oxígeno, que no son nutrientes minerales dado que las plantas los obtienen del agua y del CO_2. Los **macronutrientes**, que constituyen el 0,5% a 6% de la materia seca, son nitrógeno, potasio, calcio, azufre, fósforo y magnesio, mientras que los **micronutrientes**, presentes en proporciones muy bajas (expresadas en unidades de *partes por millón**) en la materia seca, son cloro, hierro, boro, manganeso, sodio, cinc, cobre, níquel y molibdeno.

El nitrógeno como elemento

Todos los elementos que se mencionan en el cuadro 45-1 derivan de la meteorización de las rocas, excepto uno. Esta excepción es el nitrógeno, que se encuentra en forma gaseosa en el aire. El nitrógeno constituye alrededor del 78% del aire, pero en estado gaseoso las plantas no pueden usarlo. Las plantas utilizan este elemento en forma de iones que se encuentran en el suelo.

Como puede verse en la figura 45-12, los iones nitrato ingresan en las células vegetales, se reducen a nitrito y luego a amoníaco que se combina con compuestos que contienen carbono y se forman aminoácidos, nucleótidos, clorofila u otros compuestos nitrogenados (fig. 45-12). Estos compuestos regresan al suelo cuando las plantas mueren (o cuando mueren los animales que han comido las plantas), son reprocesados por los microorganismos del suelo y son absorbidos nuevamente por las raíces de las plantas en forma de nitrato disuelto en el agua del suelo. En el curso de este proceso cíclico, el ciclo del nitrógeno (que se discutirá con más detalle en el capítulo 49), cierta cantidad de nitrógeno siempre "se pierde", en el sentido de que no puede ser aprovechada por las plantas.

En los suelos cultivados, la mayor parte del nitrógeno se pierde cuando se eliminan las plantas del suelo. También se pierde nitrógeno cuando se erosiona la capa superior del suelo o cuando la cubierta vegetal es destruida por el fuego. Los iones nitrogenados son, además, lixiviados por el agua que se infiltra en el suelo. Por otra parte, algunas bacterias del suelo, cuando no disponen de oxígeno, descomponen nitratos, liberan el nitrógeno y utilizan el oxígeno en la respiración celular.

Si el nitrógeno perdido del suelo no fuera reemplazado continuamente, toda la vida del planeta finalmente se extinguiría. El nitrógeno "perdido" regresa al suelo también por el proceso de *fijación del nitrógeno*, por el cual los compuestos orgánicos nitrogenados incorporan el nitrógeno atmosférico. La mayor parte de la fijación del nitrógeno del planeta es llevada a cabo por unos pocos tipos de procariontes, algu-

* Partes por millón (ppm) equivalen a unidades de un elemento, en peso, por millón de unidades de material de la planta secado en estufa; 1% equivale a 10.000 ppm.

(a)

(b)



Fig. 45-11. REQUERIMIENTOS MINERALES ESPECIALES DE ALGUNAS PLANTAS. **(a)** *Las plantas de la familia de la mostaza usan más cantidad de azufre, un elemento esencial para todas las plantas. El azufre se utiliza para la síntesis de los aceites de mostaza, que le dan su sabor picante característico.* **(b)** *Las colas de caballo incorporan silicio a sus paredes celulares que las hacen indigeribles para la mayoría de los herbívoros, pero útiles, al menos antiguamente, para fregar cacharros y cacerolas.*

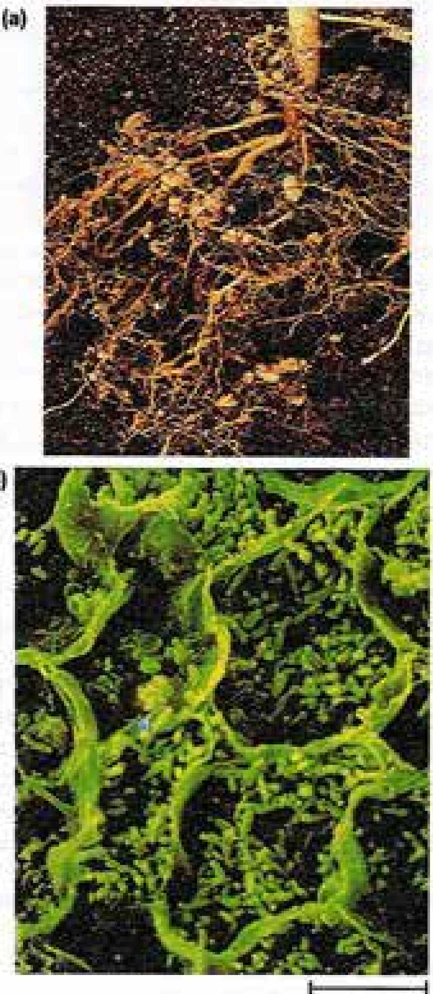
$$NO_3^- \longrightarrow NO_2^- \longrightarrow NH_3$$

Nitrato   Nitrito   Amoníaco

Fig. 45-12. TRANSFORMACIÓN DEL NITRÓGENO POR LAS PLANTAS. *En muchas plantas, el nitrato primero es reducido a nitrito y luego a amoníaco, forma tóxica que rápidamente es incorporada a los esqueletos carbonados provenientes del metabolismo de los aminoácidos.*

(a)

(b)



10 µm

Fig. 45-13. FIJACIÓN DEL NITRÓGENO. **(a)** *Nódulos fijadores de nitrógeno en las raíces de una planta de soja, una leguminosa. Estos nódulos son el resultado de una asociación simbiótica entre una bacteria del suelo (Rhizobium) y células de la raíz.* **(b)** *Microfotografía de barrido de las células del interior del nódulo radical de la alfalfa. Las bacterias son los abundantes bastoncillos.*

nos de vida libre como cianobacterias simbióticas y bacterias heterótrofas. Las bacterias simbióticas son responsables de la mayoría del nitrógeno fijado. Entre ellas está *Rhizobium*, que invade las raíces de leguminosas como el trébol, los guisantes, los frijoles, las arvejas y la alfalfa (fig. 45-13). Los efectos beneficiosos de las leguminosas para el suelo se conocen desde hace siglos. Donde crecen plantas leguminosas suele aparecer en el suelo un poco de nitrógeno "extra" que luego queda a disposición de otras plantas.

En la agricultura moderna, es una práctica común rotar un cultivo de plantas no leguminosas, como el maíz, con uno de leguminosas, co-

ENSAYO 45-2

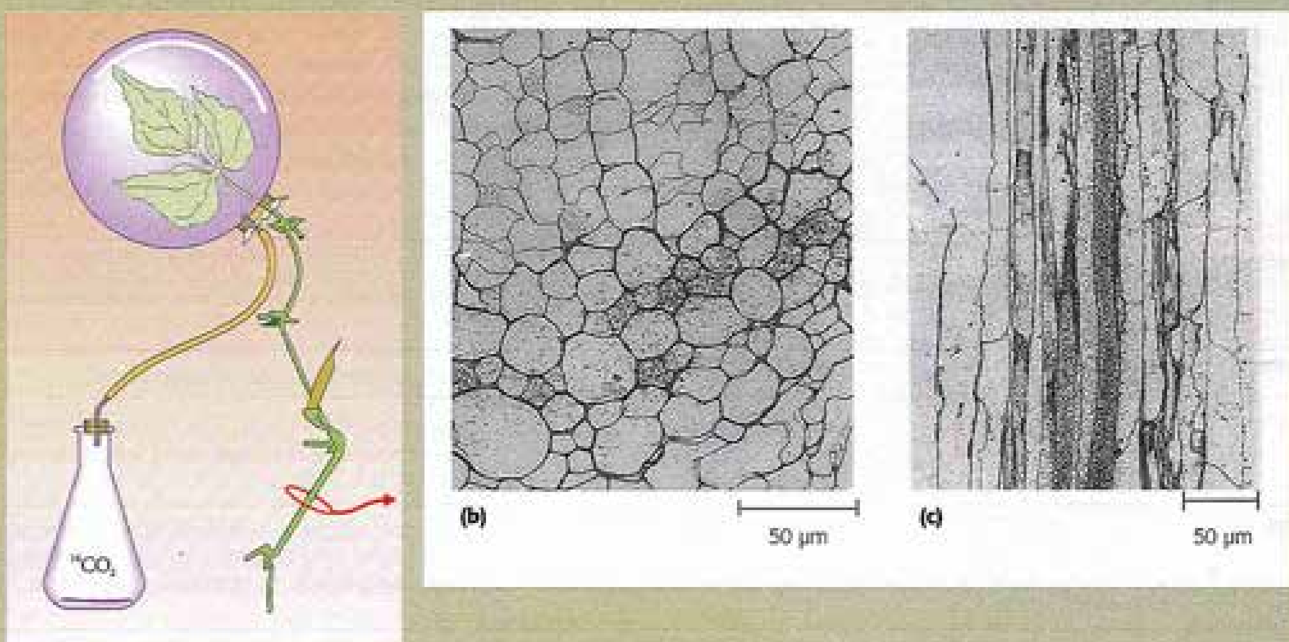
Isótopos radiactivos en la investigación vegetal

Los isótopos radiactivos pueden utilizarse de varias maneras para estudiar la síntesis, el transporte y el uso de materiales dentro de las plantas. El primer paso es lograr que el isótopo radiactivo se incorpore a la planta, durante el desarrollo de sus funciones vitales. Por ejemplo, el carbono radiactivo es absorbido por una planta si sus hojas se exponen a dióxido de carbono que contenga ^{14}C y el fósforo radiactivo es absorbido si las raíces se exponen a una solución que contenga iones ^{32}P (véase Apéndice 1).

La duración del período durante el cual la planta es expuesta al material radiactivo depende de la información que el investigador desee obtener. Por ejemplo, en estudios cuya finalidad sea determinar el tiempo que requiere el dióxido de carbono para incorporarse a los distintos productos de la fotosíntesis debería realizarse el seguimiento del isótopo a lo largo de una secuencia temporal que abarque los cambios metabólicos involucrados en ese proceso. En estudios dirigidos a localizar un producto particular, formado a partir de la sustancia radiactiva, la longitud de la exposición dependerá del tiempo requerido por las reacciones químicas que se estudian.

Después de la exposición a la sustancia radiactiva, la planta suele ser congelada y sometida a criosecado, es decir, al secado al vacío a baja temperatura. Luego se procede a realizar una técnica llamada autorradiografía. Durante este procedimiento, la planta completa es aplastada y luego presionada contra una película radiográfica. La radiación emitida por el isótopo incide sobre la película en los lugares que corresponden a las partes de la planta en las que está ubicado el isótopo. Comparando la planta aplastada con la película revelada, los investigadores pueden determinar la ubicación de la sustancia radiactiva dentro de la planta.

En la autorradiografía de tejidos (histoautorradiografía), los tejidos vegetales criosecados son incluidos en parafina, resina o algún material similar. Luego se seccionan en cortes muy finos que se montan en portaobjetos. Los cortes de tejido se colocan luego en contacto con una emulsión o película fotográfica. Como en la autorradiografía de planta completa, la radiación procedente del isótopo incide en la película en las partes del tejido que contienen material radiactivo. Después de un intervalo apropiado, se revela la película. Al comparar bajo el microscopio la película revelada y el corte de tejido subyacente, se observa la localización exacta de la sustancia radiactiva en los tejidos de la planta.



(a)

En este estudio se colocaron en un matraz tres folíolos de una planta de frijol y se expusieron a $^{14}CO_2$ y luz durante 35 minutos. ***(a)*** *Durante este tiempo, el dióxido de carbono radiactivo se incorporó a azúcares que luego fueron transportados a otras partes de la planta. Un corte transversal* ***(b)*** *y un corte longitudinal* ***(c)*** *del tallo se pusieron en contacto con una película de autorradiografía durante 32 días. Cuando se reveló la película y se comparó con los cortes de tejido, resultó evidente que la radiactividad (visible como manchas oscuras en la película) estaba confinada casi por completo en los tubos cribosos.*

Cuadro 45-1. *Minerales necesarios para las plantas*

Elemento	Forma principal en que se absorbe	Concentración aproximada en plantas enteras sanas (% peso seco)	Algunas funciones
Macronutrientes			
Nitrógeno	NO_3^- (o NH_4^+)	1-4%	Componente de aminoácidos, proteínas, nucleótidos, ácidos nucleicos, clorofila y coenzimas
Potasio	K^+	0,5-6%	Involucrado en el mantenimiento del potencial agua y, por lo tanto, en la apertura y el cierre de los estomas, en el mantenimiento del balance iónico, en la activación de muchas enzimas y en el movimiento de las plantas
Calcio	Ca^{2+}	0,2-3,5%	Componente de las paredes celulares, cofactor enzimático, involucrado en la permeabilidad de la membrana celular y en el transporte de iones y hormonas. Importante como segundo mensajero
Fósforo	$H_2PO_4^-$ o HPO_4^{2-}	0,1-0,8%	Componente del ATP y ADP, fosfolípidos, ácidos nucleicos y varias coenzimas esenciales
Magnesio	Mg^{2+}	0,1-0,8%	Componente de la molécula de clorofila, activador de numerosas enzimas
Azufre	SO_4^{2-}	0,05-1%	Componente de algunos aminoácidos, proteínas y coenzima A
Micronutrientes			
Hierro	Usualmente absorbido desde el suelo, formando complejos con fitosideróforos (sustancias orgánicas secretadas por las raíces); también como Fe^{3+} o Fe^{2+}	25-300 partes por millón (ppm)	Necesario para el desarrollo de los cloroplastos, componente de los citocromos
Cloruro	Cl^-	100-10.000 ppm	Involucrado en la ósmosis y el balance iónico; esencial en la fotosíntesis y en las reacciones que producen oxígeno
Cobre	Cu^{2+}	4-30 ppm	Activador o componente de ciertas enzimas
Manganeso	Mn^{2+}	15-800 ppm	Activador de ciertas enzimas, requerido para la integridad de la membrana del cloroplasto y para la liberación de oxígeno en la fotosíntesis
Cinc	Zn^{2+} y también formando complejos con sustancias orgánicas secretadas por las raíces	15-100 ppm	Activador o componente de muchas enzimas, importante en el mantenimiento de la integridad de las membranas, y en la síntesis de algunas hormonas vegetales
Boro	BO^{3-} (borato) o $B_4O_7^{2-}$ (tetraborato)	5-75 ppm	Involucrado en la utilización de Ca^{2+}, la síntesis de ácidos nucleicos y la integridad de la membrana
Molibdeno	MoO_4^{2-}	0,1-5,0 ppm	Necesario para el metabolismo del nitrógeno
Elementos esenciales para algunas plantas u organismos fijadores de nitrógeno			
Cobalto	Co^{2+}	Vestigios	Requerido por los microorganismos fijadores de nitrógeno
Sodio	Na^+	Vestigios	Requerido por ciertas especies que viven en el desierto y en marismas saladas y por las plantas que utilizan la vía C_4 para la fotosíntesis

mo la alfalfa. Luego de que las leguminosas se cosechan, quedan en el suelo sus raíces ricas en nitrógeno. Un cultivo de alfalfa puede añadir al suelo hasta 350 kilogramos de nitrógeno por hectárea, lo cual alcanza para cultivar plantas no leguminosas sin efectuar ningún agregado de fertilizantes artificiales.

El movimiento de los azúcares: translocación

Como vimos, las células fotosintéticas, abundantes en las hojas, utilizan la energía de la luz solar con la que elaboran moléculas simples o complejas para su propio uso y además para el crecimiento y el desarrollo de otras partes de la planta. Los productos de la fotosíntesis o *fotoasimilados* son transportados a otros tejidos por el proceso de **translocación**.

La hipótesis de flujo por presión

Los fotoasimilados y otros solutos orgánicos (aminoácidos y aminas, por ejemplo) son translocados desde tejidos "fuente" que realizan fotosíntesis y algunos tejidos de almacenamiento, hasta un tejido "destino". Por otra parte, todos los órganos o tejidos no autótrofos importan solutos orgánicos. Los tejidos de almacenamiento actúan como destinos cuando importan solutos y como fuentes cuando los exportan. Así, es correcto considerar que un mismo nutriente puede ser parte de más de un órgano a lo largo de la vida de una planta. Por ejemplo, un átomo de nitrógeno puede formar parte de una proteína de la semilla; cuando la proteína es degradada, el nitrógeno puede movilizarse como aminoácido y ser reutilizado en la síntesis de membrana de una célula de la raíz, y nuevamente ser removilizado a una hoja para formar ahora una proteína del cloroplasto y de allí ser retranslocado hacia la semilla o permanecer en la hoja, ser reincorporado al suelo y terminar siendo mineralizado por una bacteria u hongo.

La explicación más ampliamente aceptada para el movimiento de fotoasimilados desde la fuente al destino en la translocación es la *hipótesis de flujo por presión*. Por una parte, se produce un flujo global, que consiste en el movimiento de los fotoasimilados junto con el agua en la que están disueltos, impulsado por gradientes de presión. Por otra parte, cuando existen gradientes de concentración, al flujo global se le suma el movimiento de soluto respecto del solvente, impulsado por el gradiente de potencial químico del soluto (véase cap. 3, La tendencia a alcanzar estados estacionarios).

El gradiente de presión se genera como consecuencia del transporte de azúcares desde las células del mesófilo hacia los tubos cribosos del floema. El azúcar que ingresa disminuye el potencial agua en el tubo criboso y hace que el agua penetre en el tubo por ósmosis desde el xilema y de este modo aumenta la presión. El transporte de los azúcares (principalmente sacarosa) de las células del mesófilo de la hoja hacia los tubos cribosos ocurre en contra de un gradiente de potencial químico y, por lo tanto, involucra un gasto de energía (fig. 45-14). Este proceso de transferencia parece implicar el cotransporte de moléculas de sacarosa y de iones hidrógeno por medio de una proteína de transporte específica en la membrana del tubo criboso. Al alcanzar un destino, por ejemplo, una raíz de almacenamiento, las moléculas de azúcar abandonan el tubo criboso. Las moléculas de agua siguen a las de azúcar en su camino afuera del tubo por ósmosis, con lo que disminuye la presión. Así, el agua fluye hacia adentro en un extremo del tubo criboso y fuera de él en el otro extremo.

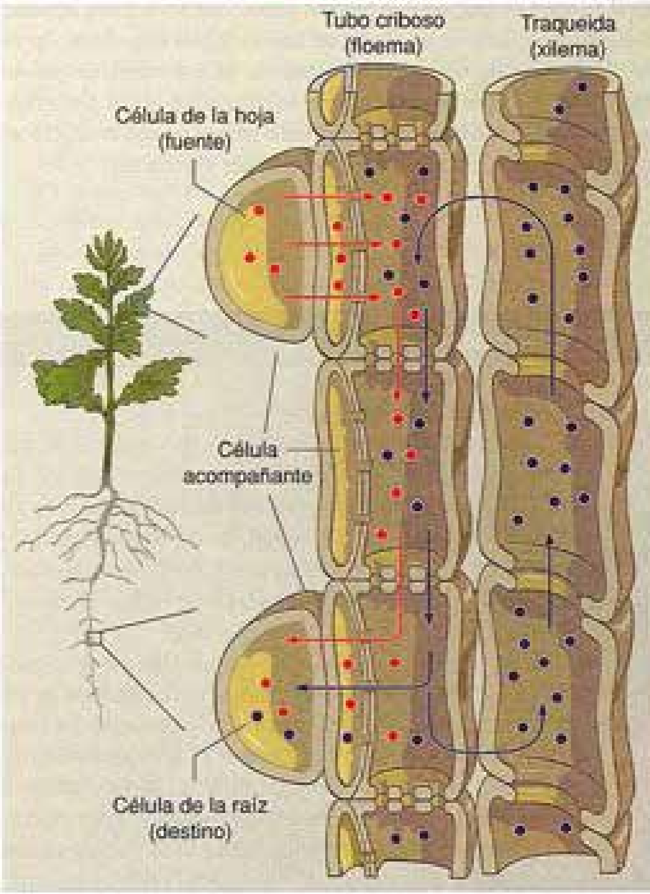


Fig. 45-14. MECANISMO DE FLUJO POR PRESIÓN EN EL CUERPO DE LA PLANTA. *Las moléculas de azúcar entran por transporte activo en una célula acompañante situada en la fuente y luego pasan al tubo criboso a través de las muchas conexiones citoplasmáticas de la pared celular común del tubo criboso y de su célula acompañante. Como consecuencia del aumento en la concentración de azúcar, el potencial agua disminuye y el agua entra en el tubo criboso. Las moléculas de azúcar salen del tubo criboso en el destino y entonces la concentración de azúcar disminuye. Como resultado de ello, el agua sale del tubo criboso. Dado el pasaje activo de moléculas de azúcar hacia el interior del tubo criboso en la fuente y su salida del tubo criboso en el destino, se produce un flujo de la solución de azúcar a lo largo del tubo, entre la fuente y el destino.*

Galería de imágenes

Entre estos dos puntos, el agua y sus solutos, incluido el azúcar, se mueven pasivamente en respuesta al gradiente de presión. La velocidad de transporte depende de las diferencias de concentración entre la fuente y el destino. En este último, los azúcares pueden ser utilizados o almacenados, pero la mayor parte del agua regresa al xilema y recircula en la corriente de transpiración.

Se cree que las células acompañantes (véase cap. 44, Los tejidos vasculares: floema y xilema), dado su aspecto denso y sus muchas mitocondrias, son metabólicamente muy activas y que una de sus funciones es sa-

tisfacer los requerimientos energéticos de los miembros del tubo criboso con los cuales están asociadas. Nótese, sin embargo, que la corriente real de la solución de azúcar es un proceso pasivo, que no requiere actividad metabólica por parte de las células del floema. Si bien este modelo explica bastante bien algunos aspectos importantes del movimiento por el floema, aún existen otros procesos que no se han podido aclarar plenamente. Entre ellos, el más importante es el hecho de que, en apariencia, el floema es capaz de transportar sustancias en ambas direcciones.

Los complejos sistemas de conducción de organismos pluricelulares como las traqueofitas, e incluso los incipientes sistemas de las briofitas, permiten un transporte eficiente de agua y sustancias disueltas. Sin un sistema de transporte de estas características, la conquista del medio terrestre posiblemente nunca hubiera ocurrido o, tal vez, las plantas terrestres no se parecerían a nada conocido.

En síntesis

Movimiento de agua y minerales

1. La mayoría de las plantas absorbe agua por las raíces. Las plantas terrestres obtienen del suelo casi toda el agua que necesitan. La cantidad de agua disponible en el suelo varía de acuerdo con su porosidad y su grado de desecación. Una gran proporción de agua permanece retenida por fuerzas de cohesión entre las partículas. Muchas plantas tienen raíces profundas, que alcanzan zonas donde la disponibilidad del agua es mayor.
2. En las células, el potencial químico del agua depende de la concentración de agua, que a su vez depende de la presencia de los solutos en los medios intracelulares y extracelulares. Cuanto mayor es la concentración de solutos, menor es la concentración de agua y menor el potencial químico. Las rígidas paredes celulares que rodean a las células vegetales determinan un factor de presión que también afecta al potencial químico. Una célula vegetal que recibe agua aumenta de volumen hasta donde se lo permite su pared celular. El posterior ingreso de agua aumenta la presión que, a su vez, produce un aumento en el potencial químico del agua.
3. El agua ingresa en las células de la raíz sólo cuando el potencial agua en el suelo es superior al de las raíces. En suelos salinos o de zonas áridas ingresa muy poca agua en las raíces. Los procesos que intervienen en el ingreso de agua en las células de la raíz generan una presión positiva que crea una columna de agua en ascenso. Esta presión, llamada presión radical, es suficiente para que el agua ascienda un corto trecho en el tallo.
4. La mayor parte del agua circula a través de las acuaporinas siguiendo gradientes de potencial químico. La abundancia de acuaporinas y su grado de apertura regulan la permeabilidad de las membranas. El grado de apertura, a su vez, parece depender del estado de fosforilación de estas proteínas.
5. Gran parte del agua que entra en las raíces se pierde como vapor de agua durante la transpiración. El flujo transpiratorio depende del gradiente de concentración de vapor de agua entre la hoja y la atmósfera circundante y es inverso a las resistencias de la hoja o de la atmósfera al movimiento del vapor de agua. Los estomas ofrecen la resistencia más importante en este trayecto.
6. En una planta, el agua se evapora desde las paredes de las células parenquimáticas del mesófilo hacia los espacios aéreos de la hoja. La energía requerida para el cambio de estado proviene de la radiación solar. La evaporación provoca una disminución del potencial agua en las paredes celulares del mesófilo. Esto genera una presión negativa que determina el ascenso del agua por los vasos xilemáticos, donde el potencial agua es mayor, hacia las células de las hojas. La cohesión mantiene unidas a las moléculas de agua y el gradiente de presión causa una corriente dentro de las traqueidas y los vasos, que se extiende hasta la endodermis de las raíces. La pérdida de agua a través de los estomas junto con la alta cohesión de las partículas de agua y la resistencia de la raíz "tensan" la columna de agua. Esto provoca la disminución del potencial agua de las raíces y el agua circundante ingresa en la planta.
7. La transpiración depende de todos los factores que afectan el gradiente de concentración de vapor de agua entre la hoja y la atmósfera y también de aquellos que afectan el grado de apertura de los estomas: la humedad relativa del aire, la temperatura y las corrientes de aire.
8. Cada estoma está formado por dos células oclusivas. Cuando estas células están turgentes, se abre un orificio entre ambas; cuando las células se relajan, el orificio desaparece. La presión de turgencia depende directamente de la entrada o la salida del agua. Este movimiento, a su vez, depende de la concentración de solutos dentro de la célula.
9. Cuando una planta pasa por un período prolongado de bajo potencial agua, entra en un estado de estrés hídrico. Las plantas responden a este estrés con actividades que involucran señales químicas, aumento de la actividad génica y modificación de la síntesis y la actividad de algunas proteínas. En la etapa inicial del estrés hídrico aumenta el nivel de ácido abscísico, una hormona que estimula el cierre de los estomas. El estado de los estomas se en-

En síntesis (Cont.)

cuentra controlado también por factores que no están ligados a la disponibilidad de agua: dióxido de carbono, temperatura y luz.

Nutrición de las plantas

10. Las plantas, además de los azúcares que ellas mismas fabrican, necesitan nutrientes minerales que obtienen del suelo en forma de iones. Estos iones son absorbidos a través de las raíces, junto con el agua en la que están disueltos.
11. El suelo es la capa más superficial de la corteza terrestre. Está compuesto por minerales derivados de las rocas, asociados con materia orgánica en diversos grados de descomposición. Presenta tres capas: la más externa, el horizonte A, contiene gran cantidad de materia orgánica (humus); una segunda capa, el horizonte B, está formada por materiales originarios alterados y por la acumulación de minerales (arcillas) provenientes de la lixiviación del horizonte A. Es pobre en materia orgánica; una tercera capa, el horizonte C, esta constituida por material originario alterado por meteorización, puede presentar fragmentos de rocas provenientes de la roca madre (R), que es el soporte originario del suelo.
12. La concentración de nutrientes varía mucho en distintos suelos y depende de las propiedades de la roca madre, la capacidad de retención del agua del suelo, el clima, el relieve, los seres vivos que lo habitan y la edad del suelo. Los suelos se clasifican según el tamaño de las partículas que predomina en su composición granulométrica. En los suelos arenosos gruesos, el tamaño de las partículas oscila entre 0,2 y 2 mm, en los arenosos finos, entre 50 y 200 micrones, y en los limosos, entre 2 y 50 micrones. Las partículas de los suelos arcillosos tienen un tamaño inferior a los 2 micrones.
13. La descomposición de las plantas muertas contribuye a cambiar la capacidad para retener agua y minerales, la composición y la textura del suelo. En condiciones naturales, el suelo y la disponibilidad de nutrientes y agua para las raíces de las plantas cambian constantemente. Estos cambios determinan la abundancia relativa de las especies. Los hongos y las bacterias simbióticos desempeñan un papel fundamental en la disponibilidad de minerales. Las micorrizas permiten que las plantas prosperen en suelos pobres en nutrientes. Los hongos aceleran la movilización de los nutrientes del suelo y los ponen a disposición de las plantas.
14. El agua y los minerales del suelo atraviesan la epidermis y la corteza por dos caminos: el del apoplasto y el del simplasto. En el apoplasto, el movimiento de las sustancias no está regulado. En el simplasto, el movimiento es controlado por la permeabilidad selectiva de la membrana plasmática. En las células de la raíz, una estructura impermeable, llamada banda de Caspari, interrumpe el apoplasto. A causa de esta banda, las sustancias que se mueven por la vía apoplástica continúan su camino por el simplasto, en el que ingresan siguiendo un gradiente de potencial electroquímico.
15. A nivel de la membrana celular, el agua y los minerales ingresan en la célula a través de dos sistemas de transporte: los canales y los transportadores. Los transportadores constituyen una familia compleja de proteínas; algunos están involucrados en la difusión facilitada, otros participan en el transporte activo. Una vez que los iones atraviesan la endodermis, pasan al xilema en forma pasiva o activa y, junto con el agua, la corriente transpiratoria los transporta hacia la parte aérea de la planta. Durante el camino, los iones son cedidos al tallo y a las hojas.
16. Los nutrientes esenciales son las sustancias imprescindibles para que un organismo complete su ciclo de vida. La concentración requerida de cada nutriente esencial varía en forma intraespecífica e interespecífica. El hidrógeno, el carbono y el oxígeno son los componentes mayoritarios de las plantas. Los macronutrientes, que constituyen el 0,5% a 6% de la materia seca, son nitrógeno, potasio, calcio, azufre, fósforo y magnesio. Los micronutrientes, presentes en proporciones muy bajas en la materia seca, son cloro, hierro, boro, manganeso, sodio, cinc, cobre, níquel y molibdeno.
17. Las plantas obtienen el nitrógeno de los iones nitrato que absorben del suelo. Cuando las plantas mueren, los microbios las descomponen y el nitrógeno vuelve a quedar disponible en forma de iones. Algunos organismos procariontes de vida libre y otros que viven en simbiosis con las plantas leguminosas fijan el nitrógeno gaseoso de la atmósfera.

El movimiento de los azúcares: translocación

18. Los fotoasimilados y otros solutos orgánicos son translocados desde los tejidos que realizan fotosíntesis y algunos tejidos de almacenamiento hasta un tejido destino. Todos los órganos o tejidos no autótrofos importan solutos orgánicos. Los tejidos de almacenamiento actúan como destinos cuando importan solutos y como fuentes cuando los exportan.
19. De acuerdo con la hipótesis de flujo por presión, los fotoasimilados se mueven junto con el agua en la que están disueltos, impulsados por gradientes de presión. Cuando existen gradientes de concentración, al flujo global se le suma el movimiento de soluto respecto del solvente, impulsado por el gradiente de potencial químico del soluto. Este gradiente se genera por la concentración de azúcares en los tubos cribosos del floema, como consecuencia de un proceso pasivo que parece implicar el cotransporte de sacarosa y de iones hidrógeno por medio de una proteína de transporte específica, ubicada en la membrana del tubo criboso.

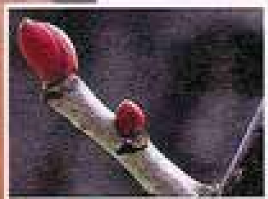
Cuestionario

1. Los jardineros recomiendan quitar numerosas hojas de una planta después de trasplantarla. ¿De qué manera ayuda esto a la supervivencia de la planta?
2. Un investigador posee un aparato capaz de medir pequeñas variaciones en el diámetro del tronco de los árboles. Cierto árbol alcanza su mayor tasa de transpiración al mediodía. Si el agua se mueve dentro de la planta por tracción desde la copa, ¿qué cambios en el diámetro del tronco observará el investigador si compara las mediciones realizadas durante el día y por la noche?
3. Identifique las células y los tejidos por los que circula una molécula de agua desde el momento en que entra en la raíz hasta que es usada en la fotosíntesis. Indique, en cada caso, cuál es la fuerza motriz involucrada en cada movimiento.
4. El herbicida glufosinato inhibe la actividad de la glutamina sintetasa, la enzima que cataliza la síntesis del aminoácido glutamina a partir de ácido glutámico y amoníaco. ¿Cuál es el principal efecto y causa de muerte de las plantas tratadas con este herbicida?
5. **a.** ¿Por qué los floristas recomiendan que al cortar los tallos de las flores de ornamentación, el extremo del tallo debe estar sumergido en el agua?
   b. El agregado de azúcar de mesa (sacarosa) en el agua de los floreros hace que ciertos tipos de flores permanezcan frescas durante varias semanas. ¿Por qué?

Sección 7 / Situación problemática 1
Los pulmones del planeta



Capítulo 46



El crecimiento y desarrollo en las plantas

Si puedes mirar dentro de las semillas del tiempo,
Y decir cuál grano crecerá y cuál no,
Entonces háblame.

WILLIAM SHAKESPEARE

Sabemos que el fenotipo de un individuo es el resultado de la interacción de su genotipo con el ambiente en el que se expresa. Para las plantas, el ambiente incluye agua, nutrientes, luz, temperatura y gravedad, además de las relaciones con otros seres vivos y el contacto con objetos inertes (fig. 46-1). Muchas de las actividades de las plantas, en especial los ciclos de crecimiento, reproducción y reposo, están además, finamente sintonizadas con el paso de las estaciones.

Las plantas son capaces de extraer abundante información del ambiente en el que se encuentran. Pueden, por ejemplo, detectar objetos, una planta próxima, la estación del año y la hora del día. Para las plantas, la luz es el principal proveedor de información del ambiente; por esa razón, los mecanismos de percepción de luz presentes en las plantas han sido intensamente estudiados por los fisiólogos vegetales.

Cuando una señal del ambiente es percibida por una planta, se desencadena una serie de respuestas internas que generan nuevas señales. Las más estudiadas son sin dudas las señales hormonales. Las hormonas vegetales se sintetizan y actúan en una variedad de tejidos y, como ocurre en los animales, la respuesta final de un tejido a una hormona depende de varios factores.

En los últimos años, las técnicas de biología molecular permitieron que se produjeran avances en la comprensión de los procesos de crecimiento y desarrollo. La pequeña maleza *Arabidopsis thaliana* se constituyó en un modelo inmejorable para el estudio de estos procesos tan intrincados.

¿Qué mecanismos guían la asombrosa transformación de una única célula indiferenciada en una planta adulta completa? Este fenómeno, llamado *morfogénesis*, involucra tanto procesos de diferenciación como de crecimiento. Comenzaremos este capítulo analizando cómo las hormonas vegetales median los procesos de crecimiento y diferenciación en las plantas.

Mensajeros internos: las hormonas vegetales

Las hormonas vegetales participan en el crecimiento, el desarrollo y la actividad metabólica de las plantas. Si bien el vocablo "hormona" significa "excitar", sabemos que muchas hormonas también tienen efectos inhibidores. Por esa razón, las hormonas se consideran *reguladores químicos* (véase cap. 34).



Fig. 46-1. UNA PLÁNTULA DE FRIJOL. *Esta joven plántula acaba de germinar. Su crecimiento hasta llegar a ser una planta adulta dependerá de la luz, el agua, la temperatura y los minerales del suelo, así como de la interacción de muchos factores internos, entre ellos, las hormonas.*

Cuadro 46-1. *Hormonas de las plantas y sus efectos*

Hormona	Fenómenos en los que participa
Auxina	Estimula el alargamiento celular; interviene en el fototropismo, el geotropismo, la dominancia apical y la diferenciación vascular; inhibe la abscisión antes de formarse la capa de abscisión; estimula la síntesis de etileno; estimula el desarrollo de frutos; induce la formación de raíces adventicias en los esquejes
Citocinina	Estimula la división celular; revierte la dominancia apical; interviene en el crecimiento del vástago y en el desarrollo del fruto; demora la senescencia de las hojas
Etileno	Estimula la maduración del fruto, la senescencia de las hojas y las flores y la abscisión; puede ser efector de la dominancia apical
Ácido abscísico	Estimula el cierre de los estomas; puede ser necesario para la abscisión y la dormición en ciertas especies
Giberelina	Estimula el alargamiento del vástago; estimula el crecimiento desmandado y la floración en las plantas bienales; regula la producción de enzimas hidrolíticas en los granos. Interrumpe la dormición

Figura interactiva

La respuesta a un "mensaje" regulador determinado depende de numerosos factores, entre ellos, la estructura química de la hormona, la identidad del tejido específico sobre el que actúa, cuándo y cómo es recibido y su efecto conjunto con el de otras hormonas.

Se conocen cinco tipos principales de hormonas vegetales: las auxinas, las citocininas, el etileno, el ácido abscísico y las giberelinas (cuadro 46-1).

Además de las cinco hormonas clásicas, muchas otras sustancias modulan el crecimiento o regulan la resistencia de las plantas al ataque de agentes patógenos. Algunas de estas sustancias no necesariamente satisfacen las condiciones requeridas para ser consideradas auténticas hormonas. Un buen ejemplo es el caso de las poliaminas, que afectan la división celular. Su efecto primario ocurre en el sitio en que son producidas y requiere, en general, concentraciones enormemente elevadas; por esta razón, no se consideran hormonas genuinas (ensayo 46-1, *Plantas en tubos de ensayo*).

Las sustancias que intervienen en la regulación del crecimiento de las plantas no sólo actúan en forma conjunta, sino –y lo que es más importante– que parece que lo hacen en forma jerárquica y coordinada. Por lo común, todas esas sustancias se unen a uno o más receptores y desencadenan una respuesta sólo después de que la interacción entre la hormona y el receptor genera una cascada de eventos, muchos de los cuales implican la activación o la desactivación de proteínas de la membrana celular por medio de la fosforilación de proteínas, así como movimientos de calcio, cloro y potasio a través de proteínas transportadoras específicas (véase cap. 12). De igual importancia son los cambios sufridos por el potencial de membrana y el pH en el citoplasma y en el medio externo. Estos procesos conforman una red de mensajes secundarios que amplifican la señal recibida y provocan una respuesta específica. La especificidad de la respuesta es de fundamental importancia en la vida de las plantas, ya que de ella dependen su forma y tamaño, así como la naturaleza de los procesos que les permiten adaptarse a una variada gama de recursos y condiciones disponibles.

Las auxinas

Las auxinas fueron una de las primeras hormonas vegetales descubiertas. Desde la antigüedad, los naturalistas notaron que las plantas tienen capacidad de crecer hacia la luz.

El fototropismo y el descubrimiento de las auxinas

El ejemplo clásico de movimiento en una planta es la curvatura de los coleoptiles de cebada en respuesta a la iluminación. Esta respuesta de crecimiento se conoce como *tropismo*. Los tropismos implican la curvatura de una parte de la planta de manera que se acerca o se aleja de la fuente de estímulo. Si la curvatura es hacia el estímulo, el tropismo es positivo, si se curva en sentido contrario, el tropismo es negativo.

La curvatura hacia la luz, o **fototropismo** positivo, es una de las respuestas más evidentes de las plantas. El estudio del fototropismo dio lugar a numerosos experimentos que llevaron a dilucidar el papel, así como la estructura, de las hormonas vegetales y sus efectos.

Fueron Charles Darwin y uno de sus hijos, Francis Darwin (1848-1925), quienes en 1880 realizaron uno de los primeros experimentos sobre fototropismo. Trabajando con plántulas de gramíneas, identificaron las zonas específicas de las plantas que perciben el estímulo responsable de la curvatura hacia la luz (fig. 46-2). Ambos concluye-

ENSAYO 46-1
Plantas en tubos de ensayo

Ya en 1930, los científicos habían desarrollado técnicas para hacer crecer células vegetales en tubos de ensayo. Fragmentos diminutos de meristema de 0,2 a 0,5 mm eran implantados en condiciones estériles en un medio que contenía minerales y varias combinaciones de compuestos orgánicos. En estas condiciones, las células meristemáticas proliferaban y formaban cúmulos de células indiferenciadas.

Posteriormente, ajustando la proporción relativa de las hormonas en el medio, fue posible hacer que las células se diferenciaran y se desarrollaran hasta formar plantas adultas. Esto se debe a la característica de totipotencialidad de las células vegetales.

La *micropropagación vegetal* emplea técnicas de cultivo *in vitro* de tejidos vegetales que permiten la proliferación e inducción de un grupo de células meristemáticas. Estas células luego se expresan como yemas axilares o apicales y/o como raíz, en condiciones asépticas. Así se pueden obtener cientos y hasta miles de "plantines" genéticamente idénticos en un período relativamente corto y en un espacio pequeño. Alterando la proporción de hormonas, se puede inducir a los plantines a que desarrollen raíces sin que proliferen y se multipliquen en nuevas plantas completas. Esta técnica fue empleada inicialmente para obtener orquídeas y otras plantas difíciles de cultivar y se ha extendido a muchas especies.

Las plantas producidas por micropropagación no sólo tienen la ventaja de ser genéticamente idénticas, sino que también se encuentran a resguardo de infecciones bacterianas o fúngicas, ya que se parte de una masa mínima de tejido y se trabaja en condiciones asépticas durante todo el proceso de clonación.

Una vez finalizado el proceso de clonación y obtenida la cantidad deseada de plantines, se procede a la rusticación, proceso que consiste en la aclimatación de los plantines (originalmente en las condiciones óptimas del cultivo *in vitro*) a las condiciones naturales del medio ambiente. Esta aclimatación debe ser gradual y debe tener en cuenta las condiciones de humedad y luz.

Por otra parte, se ha logrado la fusión de protoplastos –células vegetales sin paredes celulares– de dos especies diferentes de plantas y así se ha creado un híbrido. Esta técnica permite combinar las características deseables de especies que son sexualmente incompatibles y que, por lo tanto, no pueden cruzarse mediante técnicas convencionales.

La primera planta creada por fusión de protoplastos fue un híbrido intraespecífico de tabaco que ya se había producido por cruzamiento convencional. Luego, la fusión de protoplastos se usó para crear híbridos interespecíficos entre especies del mismo género, como, por ejemplo, la hibridación de pares de especies del grupo de las petunias *(Petunia)*, la zanahoria *(Daucus)* o la papa *(Solanum)*.

Las técnicas de cultivo *in vitro* de tejidos vegetales se pueden aplicar también en un intento de mantener la diversidad de las plantas en ecosistemas naturales, ya que plantas en vías de extinción pueden multiplicarse y luego ser llevadas nuevamente a sus ambientes originales.



Protoplastos del tabaco silvestre (verde) y del tabaco comercial (transparente). Como puede verse, algunos protoplastos se han fusionado para dar lugar a células híbridas. Con un tratamiento adecuado, las células híbridas regeneran paredes celulares, se multiplican y se diferencian en plantas enteras.

ron que la exposición de las plántulas a una luz lateral causaba alguna "influencia" que se transmitía desde la parte superior a la inferior del ápice del vástago y que, además, provocaba su curvatura.

En 1926, el fisiólogo botánico holandés Frits W. Went (1903-1990) logró colectar la hasta entonces intangible "influencia" en pequeños bloques de agar (fig. 46-3). A partir de una serie de ingenio-

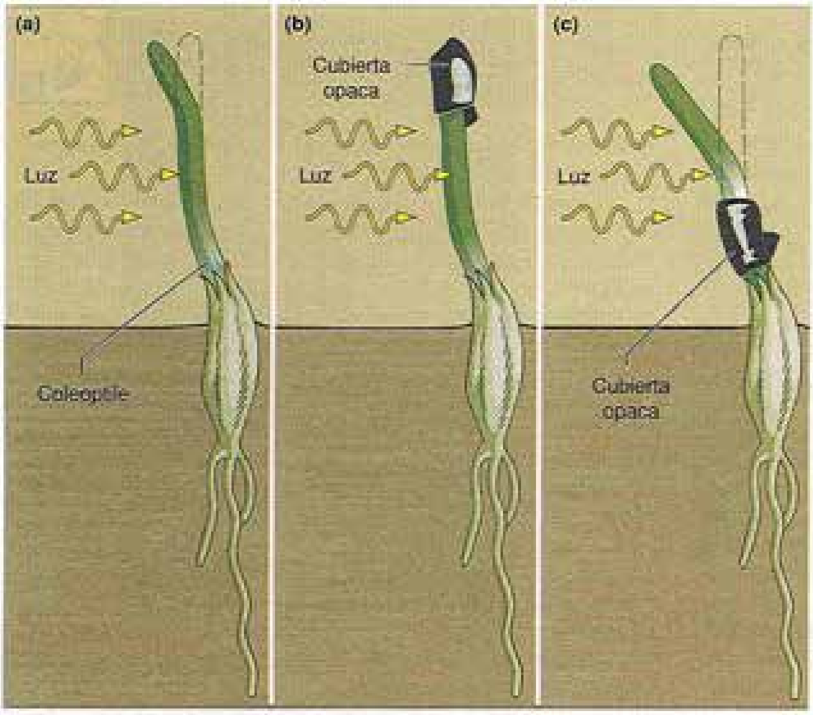


Fig. 46-2. EL EXPERIMENTO DE LOS DARWIN. *En su experimento, Charles y Francis Darwin observaron que* ***(a)*** *un coleoptile en crecimiento (como el ápice de esta plántula de avena) se curvaba hacia la luz procedente de una fuente lateral.* ***(b)*** *Si cubrían el ápice del coleoptile con un cilindro de papel metálico o un tubo hueco de vidrio oscurecido con tinta china y exponían la planta a la luz, la curvatura de la plántula no se producía.* ***(c)*** *Sin embargo, si permitían que la luz penetrara en el cilindro, la curvatura se producía normalmente. La planta también se curvaba cuando el cilindro que impedía el paso de la luz se colocaba por debajo del ápice.*

Figura animada

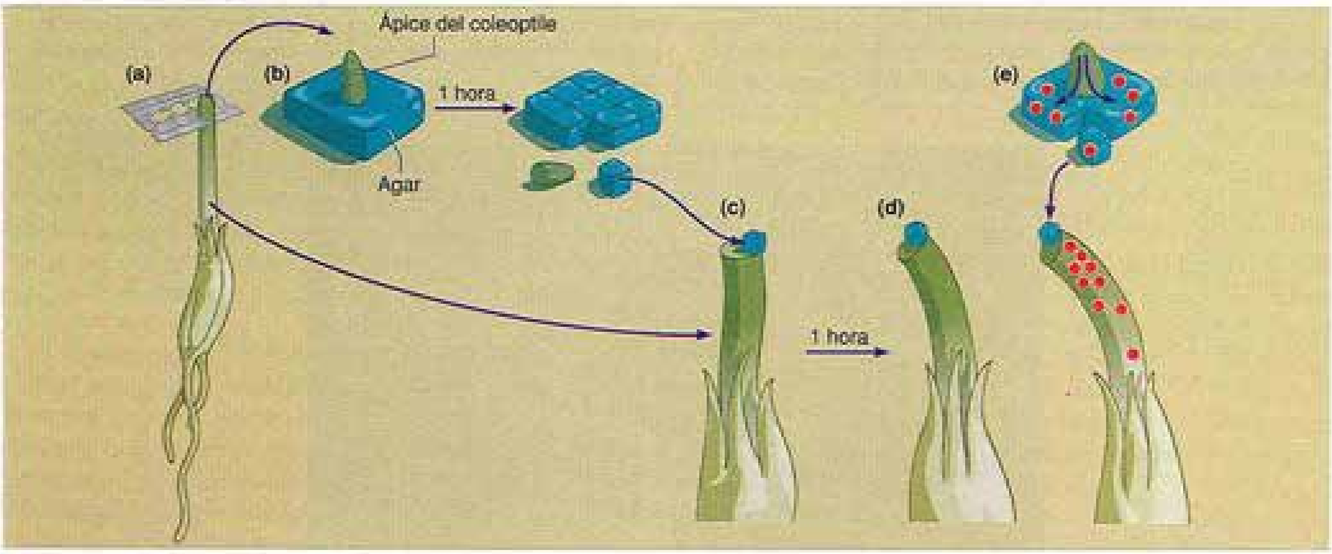


Fig. 46-3. EL EXPERIMENTO DE WENT. ***(a)*** *En 1926, Went cortó los ápices de los coleoptiles de plántulas de avena expuestos a la luz y los colocó sobre una capa de agar, con las superficies de corte en contacto con el agar, de modo que la hipotética sustancia que transmitía el estímulo pudiera difundirse hacia el agar.* ***(b)*** *Después de aproximadamente 1 hora, sacó el ápice del coleoptile del agar y cortó el agar en pequeños bloques. Luego* ***(c)*** *colocó cada bloque sobre el borde de una plántula cortada, como se observa en la figura, que había sido mantenida en la oscuridad.* ***(d)*** *La plántula se curvó hacia el lado contrario a aquel en el cual había sido colocado el bloque de agar.* ***(e)*** *Went concluyó que la curvatura es el resultado de la influencia de un estímulo, la auxina, que se desplaza desde el bloque hacia la zona subapical donde promueve el alargamiento celular. Otros bloques de agar que previamente no habían estado en contacto con el ápice de un coleoptile iluminado no produjeron ninguna curvatura o sólo lo hicieron levemente hacia el lado en el que se había colocado el bloque.*

sos experimentos, Went concluyó que el estímulo que provoca la curvatura de las plantas es químico. Lo llamó **auxina,** a partir de la palabra griega *auxein*, "incrementar". Poco menos que una década después de los experimentos de Went, en 1934, el fisiólogo vegetal Kenneth V. Timan (1904-1997) aisló y purificó la primera auxina. La denominó ácido indolacético o AIA.

En la actualidad se sabe que el fototropismo observado por los Darwin, padre e hijo, es una consecuencia de la migración de las auxi-

nas, desde la zona iluminada hacia la zona oscura del tallo, un movimiento que parece desencadenarse por los cambios en la permeabilidad de la membrana en las células que están expuestas a la luz. Las células del lado oscuro, ricas en auxinas, se alargan más rápido que las del lado iluminado y, de esta manera, la planta se curva hacia la luz. Esta respuesta otorga, a las plantas jóvenes, un alto valor de supervivencia debido a que mejora sus posibilidades de competir por el acceso a la luz.

No cualquier longitud de onda es efectiva para desencadenar esta respuesta. Como en el caso de la apertura de los estomas y muchas otras respuestas de las plantas, sólo un estímulo de ciertas características, en este caso, la luz azul –de entre 400 y 500 nanómetros de longitud de onda (véase cap. 6, La naturaleza de la luz)– es capaz de ejercer un efecto. El fotorreceptor involucrado en la respuesta fototrópica se denomina *fototropina*. Otros fotorreceptores de luz azul, denominados *criptocromos*, también modulan esta respuesta.

¿Cómo actúan las auxinas?

Desde que se descubrió la primera auxina, otros compuestos con actividad análoga a la del AIA fueron aislados a partir de tejidos vegetales e incluso sintetizados en el laboratorio. Todos se agrupan bajo el nombre de auxinas.

Ahora se sabe que las auxinas participan en muchas respuestas de las plantas además de la respuesta fototrópica, como la formación de raíces adventicias y la elongación de tallos y raíces. Las auxinas son sintetizadas, en parte, a partir del aminoácido triptófano. La síntesis ocurre principalmente en los meristemas apicales de los vástagos y circulan dentro de la planta en una sola dirección, desde el ápice del tallo a la raíz o desde el ápice de la raíz hacia la base del tallo.

El modo de acción de las auxinas involucra esencialmente cambios en la transcripción de genes específicos correspondientes a unas pocas familias génicas. Estos cambios están mediados por factores de transcripción (véase cap. 10, La transcripción en procariontes y eucariontes) conocidos como ARF (del inglés, *Auxin response factors*). Las proteínas ARF normalmente están inactivas como consecuencia de su interacción con otras proteínas conocidas como AUX/IAA. El receptor de las auxinas se ha identificado recientemente. Es una proteína que forma parte de un complejo enzimático que cataliza la degradación de proteínas específicas. La unión de la auxina a su receptor estimula la unión del receptor a las proteínas AUX/IAA, lo cual resulta en su posterior degradación, con liberación de las ARF de su inhibición y, en consecuencia, la promoción de la expresión de numerosos genes que codifican otras proteínas que participan en las respuestas fisiológicas.

Las auxinas promueven el crecimiento en tallos y coleoptiles al afectar la extensibilidad –o capacidad de deformación– de las paredes celulares. La extensibilidad aumenta en tiempos muy cortos (del orden de minutos) debido a un aumento en la actividad de una ATPasa que bombea protones al apoplasto (véase cap. 44, fig. 44-17,) y genera así un descenso del pH. Aún se estudia si la mayor actividad de esta ATPasa se debe a su activación o a una mayor transcripción del gen, o a ambos efectos. De todas maneras, el descenso de pH promueve la activación de otras enzimas llamadas *expansinas* que degradan enlaces del tipo puente de hidrógeno entre las microfibrillas de celulosa y hemicelulosa de la pared celular y de este modo promueven el ablandamiento de la pared.

Una serie de experimentos sencillos permiten deducir muchas características del funcionamiento de las auxinas:



Fig. 46-4. EFECTO DE UNA AUXINA EN LA HOJA DE VIOLETA AFRICANA (SAINTPAULIA IONANTHA). *El pecíolo de la hoja de la izquierda se colocó en una solución que contenía una auxina sintética (ácido naftalenacético) durante 10 días, antes de tomar la foto. El pecíolo de la hoja de la derecha se colocó en agua pura durante el mismo tiempo. Nótese el crecimiento de raíces adventicias en el pecíolo de la hoja tratada con la hormona.*

- Si se elimina el ápice caulinar, el crecimiento en largo del tallo se detiene.
- Si la hormona se aplica a la superficie cortada, el crecimiento se reanuda.
- Si se aplica AIA por rociado a una planta intacta, el tallo no crece más que en plantas no rociadas, hasta que se alcanzan concentraciones relativamente altas; después, el crecimiento se inhibe en comparación con el de las plantas no tratadas.

En suma, parece que existe una concentración óptima de auxina a la cual el vástago responde positivamente, creciendo.

La concentración de AIA en cierto tejido depende del balance entre su síntesis y su exportación o importación hacia otros tejidos y desde ellos. También depende de su degradación, la cual puede ocurrir por diversas vías.

Las raíces, que también reciben auxinas del ápice caulinar, son más sensibles a la hormona, necesaria en cantidades muy pequeñas. Un mínimo incremento en su concentración puede hacer que las auxinas detengan el crecimiento en vez de promoverlo.

Las auxinas sintéticas, a diferencia del AIA, son menos sensibles a la degradación, lo que extiende su efecto en el tiempo y las hacen más adecuadas para fines comerciales. Los compuestos para el enraizado, usados comúnmente por los jardineros para estimular el crecimiento de raíces secundarias y raíces adventicias en los esquejes de los tallos, contienen una auxina sintética (fig. 46-4).

Algunos efectos de las auxinas: la dominancia apical

Si se corta el meristema apical del ápice en crecimiento del tallo de una planta como la cretona (fig. 46-5), las yemas axilares comienzan a crecer vigorosamente y producen una planta con un cuerpo más frondoso, más compacto y con más flores que si no se hubiera realizado el corte. Esto se debe a una inhibición del crecimiento de las yemas axilares por parte del ápice del vástago (véase cap. 44, El crecimiento primario del vástago), efecto que se conoce como **dominancia apical**. El desarrollo de las yemas puede reprimirse de nuevo con la aplicación de auxinas a la superficie cortada del ápice caulinar. De

Galería de imágenes

• Auxinas

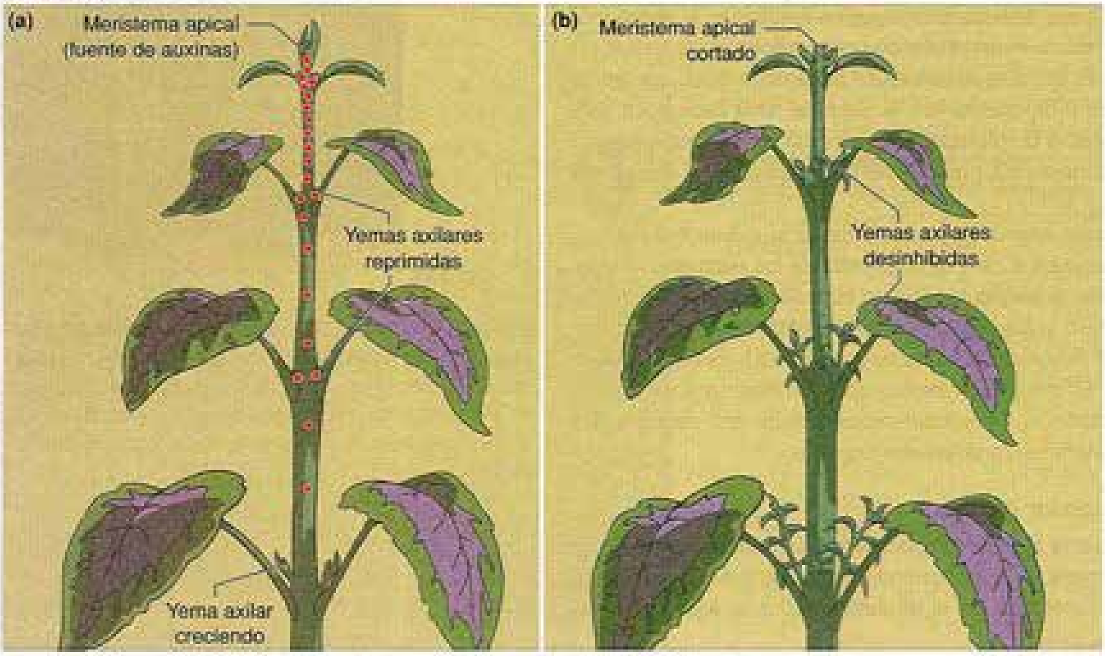


Fig. 46-5. LA DOMINANCIA APICAL EN COLEUS. *(a) La auxina que se produce en el meristema apical del tallo se difunde hacia abajo, reprimiendo el crecimiento de las yemas axilares. Cuanto mayor sea la distancia entre el ápice y la yema axilar, menor será la concentración de auxina y, en consecuencia, menor será la represión del crecimiento de la yema. (b) Si el meristema apical se corta, eliminándose la producción de auxina, las yemas axilares quedan desinhibidas y comienzan a crecer vigorosamente.*

modo semejante, si los "ojos" (yemas axilares) de una papa se tratan con auxina, se inhibe su brotación y, por consiguiente, la papa se puede almacenar durante períodos más prolongados. Por mucho tiempo se creyó que el AIA era directamente responsable de la dominancia apical. Sin embargo, como veremos en breve, otras hormonas, las citocininas, también están implicadas en este fenómeno.

En las plantas leñosas, las auxinas desempeñan un papel adicional desencadenan la actividad estacional del cambium vascular (cap. 44, Aumento del diámetro: el crecimiento secundario). Cuando el meristema del vástago comienza a crecer en primavera, las auxinas que descienden desde el ápice caulinar estimulan la división de las células del cambium, que forman floema y xilema secundarios. Estos efectos de las auxinas también son modulados por otras sustancias reguladoras del crecimiento.

Las hojas jóvenes, las flores, los embriones en desarrollo y los frutos también producen auxinas, aunque en menor medida que los meristemas apicales de los vástagos. Las auxinas promueven la maduración de la pared del ovario, lo que determina el desarrollo de los frutos carnosos (fig. 46-6). Las auxinas aplicadas sobre las partes femeninas de las flores permiten la producción de frutos sin previa fecundación en plantas de tomates, pepinos y berenjenas sin semillas.

Las citocininas

El aislamiento y la identificación de las auxinas estimularon la búsqueda de otros factores reguladores del crecimiento de las plantas, en particular de una hormona que pudiese estimular la división celular. En 1913, el fisiólogo austríaco Gottlieb Haberlandt (1854-1945) encontró en el tejido vascular de tabaco una sustancia hidrosoluble que inducía la división celular de tubérculos de papa. En 1941, Johannes van Overbeek descubrió que el endosperma lechoso del coco podía inducir la división celular y que varios otros compuestos de otras especies de plantas la estimulaban. Recién en la década de 1950 se asignó un nombre a estos compuestos: **citocininas** (de "citocinesis" o división del citoplasma). En 1961, Carlos O. Miller, un estudiante graduado en el laboratorio del fisiólogo vegetal estadounidense Folke K. Skoog (1908-2001), aisló a partir del maíz la primera citocinina natural. Más tarde fue conocida como *zeatina*. Casi simultáneamente, otro investigador, el australiano David S. Letham, describió los efectos y las propiedades químicas de la zeatina como un factor inductor de la división celular. Miller y Letham se llevaron el crédito por el descubrimiento de la zeatina. Las citocininas están en todas las plantas que se han examinado, especialmente en tejidos en estado de división activa, como los meristemas, las semillas en germinación, los frutos y las raíces. Se sintetizan por medio de la enzima isopentenil transferasa, que utiliza adenosina como sustrato. La citocinina sintética de uso más frecuente en investigación se conoce como *cinetina*.

Se ha demostrado que las citocininas actúan sobre procesos posteriores a la replicación del DNA, pero previos a la mitosis, y promueven la división celular. Las citocininas incrementan la tasa de síntesis de proteínas, algunas de ellas necesarias para estos procesos. El efecto de las citocininas parece estar vinculado, esencialmente, con la transcripción y con la activación e inhibición de genes. Estudios recientes han permitido comprender cómo las citocininas promueven estos cam-

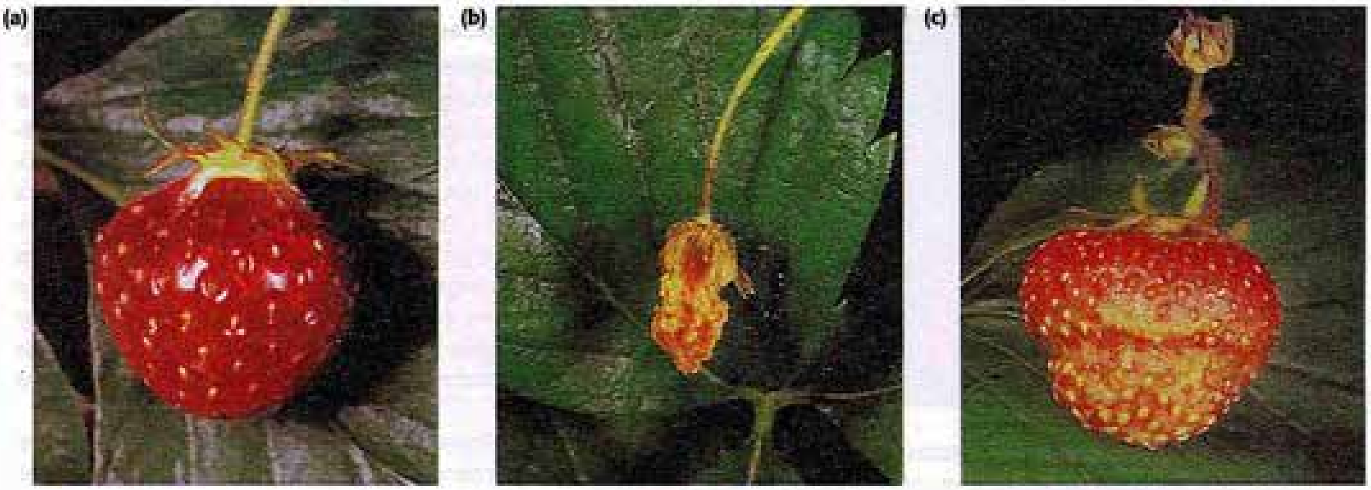


Fig. 46-6. LA AUXINA Y EL CRECIMIENTO. *Las auxinas provenientes de las semillas de la frutilla estimulan el crecimiento de la pulpa (o del receptáculo carnoso).* ***(a)*** *Frutilla normal,* ***(b)*** *frutilla a la cual se le han quitado todas las semillas y* ***(c)*** *frutilla en la que se dejaron tres hileras horizontales de semillas. Si se aplica una pasta con auxina a (b), la frutilla crece normalmente.*

bios. Los receptores de las citocininas pertenecen a una familia de proteínas que se caracteriza por tener un dominio que interactúa con la citocinina y otro que tiene la capacidad de transferir grupos fosfatos al aminoácido histidina. Cuando la citocinina se une a sus receptores, éstos se autofosforilan. Luego, estos receptores transfieren los grupos fosfatos de su histidina a la histidina de unas proteínas intermediarias que finalmente transfieren los fosfatos a factores de transcripción (véase cap. 12, fig. 12-8). Estos últimos promueven o reprimen la expresión de cientos de genes.

La acción de las citocininas y las auxinas combinadas

Los estudios sobre la respuesta a distintas combinaciones de auxinas y citocininas aportaron información valiosa sobre la manera en que las hormonas vegetales cooperan en la producción del patrón de crecimiento total de la planta. Una célula vegetal no diferenciada, como una célula meristemática, puede seguir dos caminos: aumentar de tamaño y dividirse o bien alargarse sin dividirse. La célula que se divide en forma repetida permanece sustancialmente indiferenciada, mientras que las células que se alargan tienden a diferenciarse y especializarse.

Skoog y Miller agregaron AIA al medio de cultivo de células caulinares del tabaco y observaron una rápida expansión celular que dio lugar a células gigantes. Cuando añadieron cinetina sola, no vieron ningún efecto significativo. Sin embargo, al añadir AIA junto con cinetina obtuvieron una división celular rápida que dio lugar a una gran cantidad de células relativamente pequeñas (fig. 46-7).

Alterando ligeramente las concentraciones relativas de AIA y cinetina, los investigadores afectaron el desarrollo de células indiferenciadas que crecían en cultivos de tejido. Con concentraciones aproximadamente iguales de las dos hormonas, las células permanecen indiferenciadas y forman una masa amorfa de tejido conocida como *callo*. Cuando la concentración de AIA es más alta, el tejido indiferenciado origina raíces organizadas. Con una concentración más elevada de cinetina, aparecen yemas (fig. 46-8). Así, el balance cuidadoso de las dos hormonas puede producir tanto raíces como yemas y, de este modo, una planta incipiente.

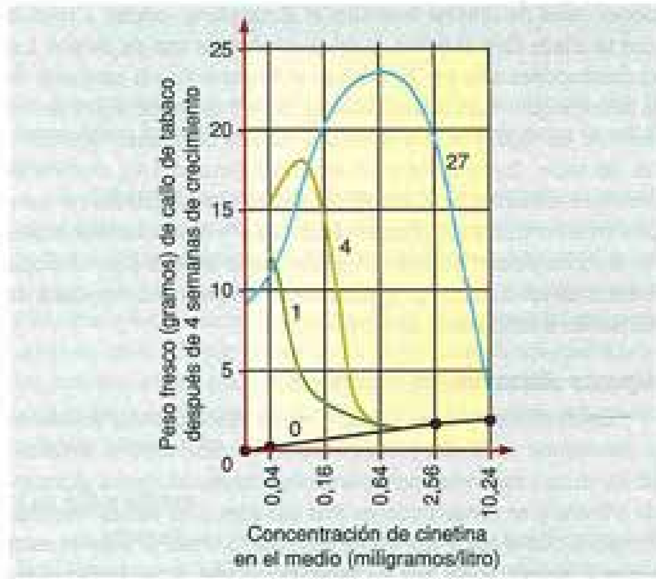


Fig. 46-7. LA RESPUESTA DE CÉLULAS DE TABACO A COMBINACIONES DE AUXINA (AIA) Y CITOCININA (CINETINA). *Las concentraciones de AIA (en miligramos por litro) se indican junto con las curvas (0, 1, 4 y 27). La cinetina sola tiene poco efecto en el crecimiento del tejido indiferenciado de tabaco en cultivo (un callo). El AIA sólo hace que el cultivo crezca hasta un peso de alrededor de 10 gramos, independientemente de la concentración usada. Cuando ambas hormonas están presentes, el crecimiento se incrementa en gran medida. Nótese, sin embargo, que cuando se exceden las concentraciones óptimas, la tasa de crecimiento declina.*

Galería de imágenes

El papel del calcio en la acción de las citocininas y las auxinas

La presencia del ion calcio (Ca^{2+}) modifica la acción de la combinación de auxina y citocinina. Las auxinas combinadas con concentra-

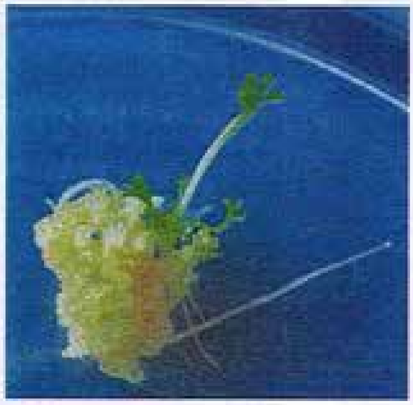


Fig. 46-8. CALLOS DE UNA PLANTA DE ZANAHORIA. *Tallos y raíces que crecen a partir de un tejido indiferenciado (callo) obtenido de una planta de una zanahoria después de un tratamiento simultáneo con auxina y citocinina. El callo de algunos tipos de plantas seguirá creciendo como tejido indiferenciado o bien como raíces o como yemas, según las proporciones relativas de auxina y citocininas.*

ciones bajas de cinetina favorecen el alargamiento celular; a medida que se añade Ca^{2+} al cultivo, la célula aumenta la tasa de división. Las concentraciones altas de Ca^{2+} inhiben el relajamiento y la expansión de la pared celular a esas concentraciones. El Ca^{2+} es un mensajero secundario de las citocininas que activa una cascada de cinasas dependientes del calcio. Como vimos en el capítulo 3 (ensayo 3-1), muchos fenómenos relevantes en la vida de las plantas están mediados por cambios en la concentración citoplasmática de Ca^{2+}. Modificaciones locales en la concentración de este ion actúan como señales para ulteriores eventos en los caminos de regulación del desarrollo y la respuesta de las plantas a condiciones de estrés.

Algunos efectos de las citocininas

Las citocininas pueden revertir el efecto inhibidor de las auxinas en la dominancia apical. En plantas intactas, las citocininas se sintetizan en las raíces y ascienden, principalmente, a través del xilema, alcanzando primero, y en concentraciones más elevadas, a las yemas inferiores. A medida que el ápice dominante de la planta crece, se aleja de estas yemas inferiores, en las que la concentración relativa de citocininas aumenta. Así, el balance entre citocininas y auxinas se torna más favorable para la acción de las primeras en la promoción del crecimiento de yemas laterales.

Las citocininas también inhiben la senescencia (envejecimiento) de algunos órganos, como las hojas y las flores. En muchas plantas, las hojas inferiores se vuelven amarillas y caen a medida que se desarrollan las hojas nuevas, superiores; si se aplica cinetina a las hojas inferiores, permanecen verdes. Las hojas cortadas también permanecen verdes cuando se mantienen en una solución nutritiva con cinetina. En 1995, los investigadores Susheng Gan y su director estadounidense Richard Amasino generaron plantas de tabaco modificadas genéticamente, en las que, al comenzar la senescencia foliar, aumentaba la expresión de enzimas de síntesis de las citocininas. Como resultado, se inhibía el proceso de senescencia y las plantas permanecían siempre verdes.

Una hormona gaseosa: el etileno

El descubrimiento de que el gas **etileno** actúa como un regulador del crecimiento y desarrollo de las plantas se remonta a mediados del siglo XIX. En 1864 se comprobó que el gas que se desprendía del carbón usado para iluminación en ciudades alemanas desfoliaba los árboles de la calle. En 1901, un estudiante graduado cuyo nombre no ha trascendido notó que las plántulas de guisante crecían en forma anormal cuando se exponían al gas de iluminación. Pudo describir entonces lo que aún hoy se llama "triple respuesta del etileno en plántulas". En la oscuridad, el etileno inhibe el alargamiento del hipocótilo –la porción que se encuentra entre la radícula y los cotiledones– y la apertura de los cotiledones y promueve el crecimiento radial del hipocótilo en las plántulas.

En 1910, la eliminación sistemática de varios constituyentes del gas emanado por naranjas que se encontraban en una cámara de almacenamiento mostró que el etileno era el compuesto activo gaseoso desprendido por esa fruta. Durante un largo período del siglo XX se abandonaron los experimentos con etileno debido a que se postuló que no es una hormona, ya que la mayor parte de sus efectos están asociados con la presencia de auxinas. Recién en la década de 1960 se retomaron las investigaciones con este gas y se consideró una hormona vegetal.

El etileno es una hormona inusual dado que, a temperatura ambiente, es un gas. Se sintetiza a partir de la metionina. Su síntesis se incrementa durante la maduración de los frutos y es responsable de diversos cambios de color, textura y composición química que ocurren cuando el fruto madura. También interviene en la senescencia de las partes florales que sigue a la fecundación y precede al desarrollo del fruto.

Algunos efectos del etileno

Se sabe actualmente que parte de los efectos de las auxinas sobre los frutos y las flores están relacionados de modo más directo con la producción de etileno. El etileno es un efector de la dominancia apical. Las auxinas inducen la producción de etileno en las yemas axilares o cerca de ellas, en tanto que las citocininas pueden inhibirla. Otros efectos, como la promoción del crecimiento y el inicio de la formación de raíces adventicias no guardan relación con la estimulación de la síntesis de etileno y son, por lo tanto, efectos específicos de las auxinas. Sin embargo, la producción de pelos radicales es inducida por etileno.

El etileno en la abscisión foliar

Las plantas pierden sus hojas a intervalos regulares como resultado del envejecimiento foliar normal o, en el caso de los arbustos y árboles caducos, en respuesta a señales ambientales. El proceso de **abscisión** o desprendimiento está precedido por cambios en la zona de abscisión, situada en la base del pecíolo. En las dicotiledóneas leñosas, la zona de abscisión consta de dos capas celulares: una capa débil en la que ocurre la abscisión real y otra capa protectora que forma una cicatriz de la hoja sobre el tallo (fig. 46-9).

Cuando comienza la senescencia de la hoja, el etileno producido en la capa de abscisión es el principal regulador de su caída. Actúa por promoción de la síntesis y liberación de celulasa, una enzima que desintegra las paredes de las células vegetales (y que también participa en la maduración de los frutos). Las auxinas inhiben la abscisión si se aplican a la hoja antes de que comience la senescencia. Sin embargo,

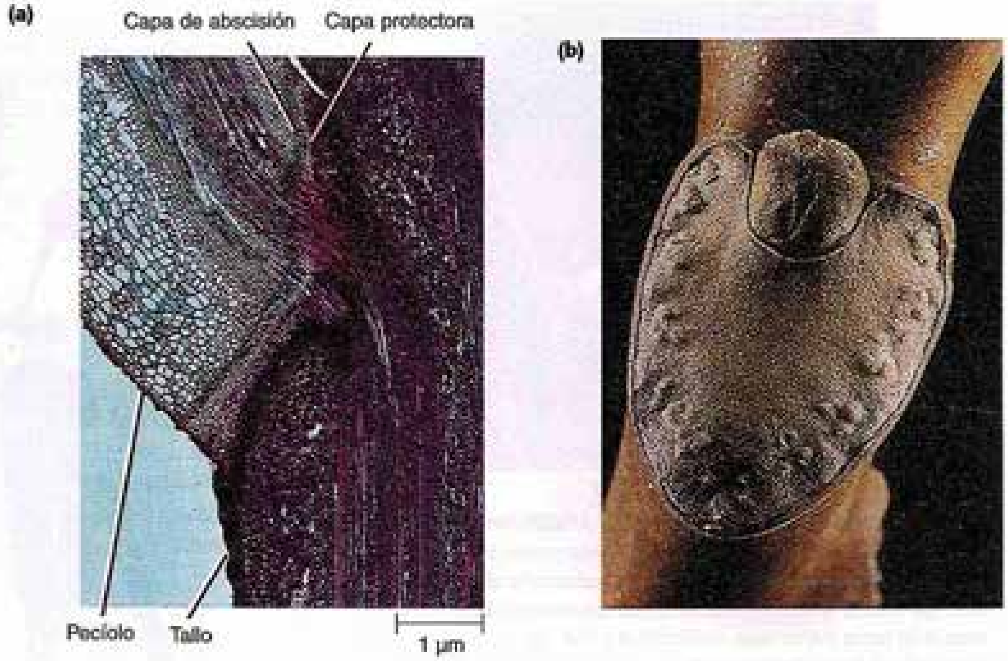


Fig. 46-9. EL ETILENO Y LA ABSCISIÓN FOLIAR. (a) *Zona de abscisión en una hoja de arce, vista en corte longitudinal. La capa de abscisión, que se forma a través de la base del peciolo, está formada por células estructuralmente débiles. Bajo la influencia del etileno se producen enzimas que desintegran estas células.* ***(b)*** *Después de que la hoja cae, la capa protectora forma una cubierta –la cicatriz de la hoja– sobre el tallo. La cicatriz foliar de esta fotografía está en una rama de Ailanthus, el árbol del cielo.*

si ya se ha formado la capa de abscisión, las auxinas promueven la abscisión por estímulo de la producción de etileno.

Estudios recientes han permitido identificar una familia de receptores de etileno que tienen un dominio de unión a la hormona y un dominio que inicia la activación de una serie de cinasas (véase cap. 4, El ATP en acción). Se han identificado mutantes del receptor de etileno que son insensibles al etileno exógeno; estos mutantes no reconocen la hormona y, por lo tanto, no responden a ella. También se han encontrado mutantes de la síntesis de etileno, que no producen la hormona, pero cuando se aplica etileno exógeno responden a él.

El ácido abscísico en el proceso de desprendimiento de las hojas

En 1963 se descubrió una sustancia que producía la abscisión de las hojas, a la que se llamó **abscisina II**. Más tarde se aisló una hormona inhibidora en yemas en estado de latencia, a la que se denominó **dormina**. Posteriormente, cuando se pudo dilucidar la estructura química de ambos compuestos, se descubrió que la dormina y la abscisina II tenían estructuras semejantes (derivadas de carotenoides como la violaxantina). Por ese motivo se le dio el nombre de **ácido abscísico** (**ABA**). Esta última denominación fue la que prevaleció, lo que en cierta medida es desafortunada pues ahora se sabe que, al menos en la mayoría de las plantas, el ABA tiene más relación con el balance hormonal en los procesos de dormición –que veremos más adelante– que con los de abscisión. Por ejemplo, la aplicación del ABA a las yemas vegetativas las convierte en yemas invernales, lo cual transforma a los primordios foliares más externos en escamas protectoras de la yemas (fig. 46-10).

Como se mencionó en el capítulo 45, el ABA tiene un papel importante en la regulación de la apertura y el cierre de los estomas. De modo más general, parece estar involucrado en la respuesta de las plantas a diversas condiciones de estrés, como la sequía y la salinidad. En concordancia con esta última afirmación, los niveles de ABA se incrementan hasta 50 veces en las hojas en condiciones de estrés hídrico.

La deficiencia de ciertos nutrientes esenciales también se encuentra asociada con la acumulación de ABA y la aplicación externa de esta hormona mimetiza algunos de los fenómenos que operan en tales condiciones. Esto no es sorprendente, dada la función reguladora que el ABA desempeñaría sobre la actividad de diversas proteínas transportadoras de iones. Además de este papel directo sobre la actividad de ciertas proteínas, el ABA actúa también regulando la transcripción de genes, a través de varios factores de transcripción. El ABA también está presente en las semillas y las yemas de muchas especies.

Las giberelinas

Las **giberelinas** fueron descubiertas por un científico japonés, Ewiti Kurosawa, en 1926, poco antes de que Went realizara sus ensayos con las auxinas.

Kurosawa estaba estudiando una enfermedad de las plantas de arroz llamada la "enfermedad de la plántula loca". Las plantas enfermas crecían muy rápido, pero eran delgadas y tendían a caer por el peso de los granos en desarrollo. La causa de los síntomas, según se descubrió, era un producto químico producido por el hongo *Gibberella fujikuroi* que infectaba a las plántulas. La sustancia se denominó giberelina y posteriormente se aisló no sólo del hongo, sino también de bacterias y muchas especies de plantas. En 1954, un grupo de investigadores británicos lograron aislarla y caracterizarla químicamente, y demostraron que tenía una estructura totalmente diferente de la de otras hormonas conocidas. El camino de síntesis de las giberelinas, muchos de cuyos pasos ocurren fundamentalmente en los cloroplastos, guarda una estrecha relación con el del ABA, pese a los diferentes efectos de una y otra hormona vegetal. Las giberelinas –y las auxinas, en menor grado– controlan el alargamiento en los árboles y los arbustos maduros.



Fig. 46-10. YEMAS INVERNALES DE UN TILO AMERICANO. *Estas yemas o vástagos jóvenes se forman en una estación de crecimiento y crecen en la siguiente. Las yemas contienen pequeñas cantidades de agua y concentraciones altas de proteínas y lípidos, que evitan la formación de cristales de hielo que matarían a las células. Las escamas de las yemas, que son hojas modificadas pequeñas y duras, protegen a los delicados tejidos de la yema del daño mecánico y de la desecación. A medida que los primeros vástagos aparecen en la primavera, las escamas gemarias se desprenden. Nótese la cicatriz foliar en la base de cada yema.*

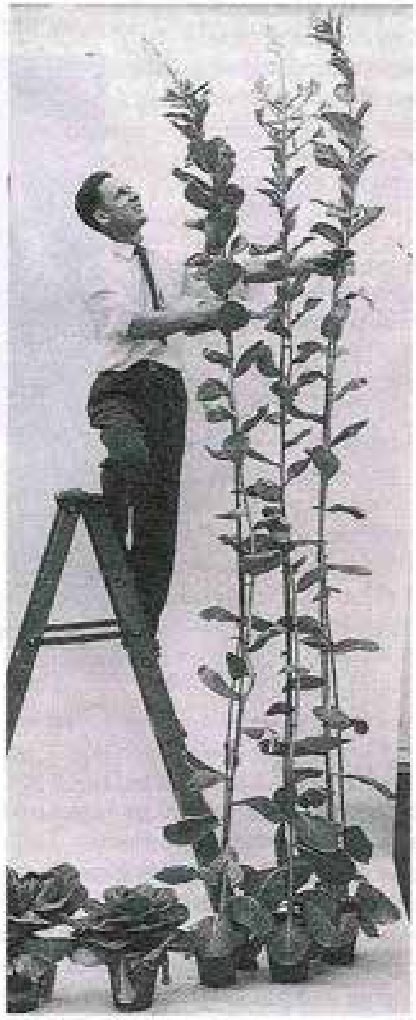


Fig. 46-11. RESPUESTA DE LA COL AL TRATAMIENTO CON GIBERELINA. *Las plantas de col responden con un crecimiento desmedido y floración al tratamiento con giberelina. Las plantas de la izquierda no han sido tratadas.*

En muchas especies de plantas, las giberelinas producen un hiperalargamiento del tallo, como el que se observó en las "plántulas locas". Efectos particularmente sorprendentes se ven en algunas plantas que son enanas genéticas, en las que la aplicación de giberelinas las hace indistinguibles de las plantas normales. Esto sugiere que estas plantas enanas carecen de un gen que codifica una enzima necesaria para la producción de giberelinas. Otras plantas enanas, no obstante, son insensibles a las giberelinas y, por lo tanto, no recuperan su altura en respuesta a la aplicación de giberelinas exógenas. Estas plantas mutantes pueden tener alteradas proteínas receptoras o que participan de la transducción de la señal de las giberelinas. Un ejemplo de esto último son los trigos enanos seleccionados durante los programas de mejoramiento que dieron lugar a la revolución verde (véase cap. 51, ensayo 51-5). El gen alterado en ese tipo de trigo se identificó recienternente: codifica para un factor de transcripción de una familia de proteínas que reprimen la expresión de muchos genes. Mutantes enanos insensibles a las giberelinas también se han encontrado en arroz. Uno de estos mutantes, gid1, afecta una proteína que se une directamente a las giberelinas y actuaría como receptor.

En muchas plantas bienales que crecen primero como rosetas, el tallo floral posteriormente se alarga con rapidez. Este crecimiento y la floración, que ocurren normalmente sólo después de una señal ambiental (como una estación fría), se producen en algunas plantas después de ser tratadas con giberelinas (fig. 46-11). El ácido abscísico inhibe los efectos de las giberelinas en la inducción de crecimiento del tallo floral; a su vez, esta inhibición es revertida por las citocininas.

Las giberelinas pueden inducir también la diferenciación celular. En las plantas leñosas, las giberelinas estimulan la producción de floema secundario por parte del cambium vascular. Tanto el floema como el xilema se desarrollan en presencia de giberelinas y auxinas. Se cree que, en plantas intactas (no tratadas), las interacciones entre los dos tipos de hormonas son las que determinan las tasas relativas de producción de floema secundario y xilema secundario.

Las giberelinas y la germinación de las semillas

Las concentraciones más altas de giberelinas se han encontrado en las semillas inmaduras, aunque estas hormonas están presentes en cantidades variables en todas las partes de las plantas.

Rodeado por la cubierta seminal, el endosperma de los granos de las gramíneas tiene una capa especializada de células vivas ricas en proteínas de reserva, la capa de *aleurona*. Esta capa de células envuelve al endosperma amiláceo (cuya reserva principal es el almidón). Durante las primeras etapas de la germinación, después de la absorción de agua, el embrión produce giberelinas que se difunden por el endosperma amiláceo a la capa de aleurona (fig. 46-12). En respuesta a la

presencia de giberelinas, las células de la aleurona producen y liberan las enzimas que hidrolizan el almidón, los lípidos y las proteínas del endosperma y los convierten en azúcares de cadena corta, ácidos grasos y aminoácidos que serán utilizados primero por el embrión y luego por la plántula emergida de las cubiertas seminales. La transcripción del gen que codifica la alfaamilasa, enzima que digiere el almidón en el endosperma, se incrementa en respuesta a la presencia de giberelinas que provienen del embrión.

Dormición, latencia y germinación de las semillas

Durante la maduración, la semilla adquiere resistencia a la desecación. Las semillas maduras de especies *ortodoxas* (que toleran la desecación) presentan una actividad metabólica mínima y tienen un bajo contenido de agua, que oscila entre el 5% y el 15% de su peso. Las semillas maduras se encuentran en **estado de latencia**. Por otra parte, existen especies cuyas semillas no toleran la deshidratación y, por ende, son muy difíciles de conservar. Estas especies se denominan **recalcitrantes**.

Las semillas latentes germinan al ser colocadas en condiciones apropiadas de agua, oxígeno y temperatura, que ponen en marcha los principales procesos metabólicos de la semilla. Las semillas pueden permanecer en estado de latencia durante largos períodos, que pueden ser de años. Sin embargo, con el tiempo, su viabilidad va disminuyendo.

Existen casos extremos, como el de la especie *Canna pacta*, en el que, aun transcurridos 620 años, las semillas fueron capaces de germinar.

Las semillas maduras de muchas plantas no germinan inmediatamente después de su dispersión aunque encuentren condiciones externas de agua, temperatura y oxígeno favorables para hacerlo, debido a restricciones internas. En esos casos se dice que las semillas se encuentran dormidas o en **estado de dormición**.

La dormición es un estado fisiológico que restringe las posibilidades de germinación. Este proceso puede estar impuesto por los tejidos que rodean al embrión, como el endosperma y el tegumento. Los tegumentos pueden actuar como una barrera mecánica, que evita la entrada del agua y/o el intercambio de gases, o como reservorio de inhibidores de la germinación, por ejemplo ABA.

La dormición también puede deberse a la inmadurez del embrión. Aunque el fruto esté maduro, el embrión puede no haber completado la maduración, pero es capaz de hacerlo después de la cosecha de los frutos. Muchas especies de plantas frutales como el durazno o la manzana tienen este tipo de dormición. Cuando la fruta madura se desprende de la planta, el embrión está inmaduro.

El estado de dormición puede perderse cuando la cubierta de la semilla se debilita por la acción abrasiva de la arena u otros componentes del suelo, por la quema causada por un incendio forestal o por la digestión parcial que sufren las semillas que atraviesan el tracto digestivo de un ave u otro animal. Con respecto a los inhibidores químicos de la cubierta seminal, éstos sufren cambios químicos en respuesta a varios factores ambientales –como la luz o el frío prolongado o un aumento súbito de temperatura– que neutralizan sus efectos; también pueden ser lavados por las lluvias. Además, hay estímulos que promueven la germinación de semillas dormidas, como la luz y las giberelinas. Muchas semillas con dormición impuesta por las cubiertas responden a la luz o a las giberelinas; ambos factores inducen la formación de enzimas que degradan las cubiertas y así ablandan el endosperma. De hecho, se sabe en la actualidad que la luz promueve la germinación, al menos en parte, al promover la acumulación de giberelinas activas.

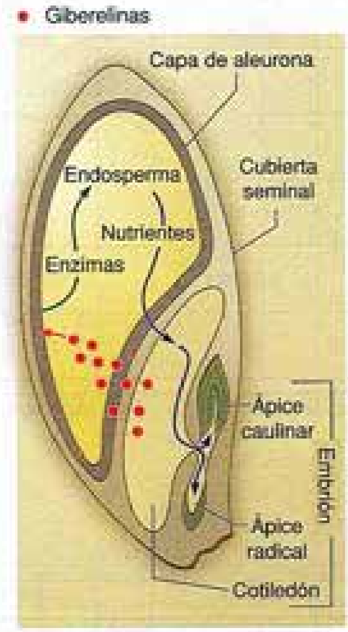


Fig. 46-12. LA ACCIÓN DE LA GIBERELINA EN UNA SEMILLA DE CEBADA. *El embrión libera giberelinas que se difunden hacia la capa aleurónica. Las giberelinas inducen a las células de la aleurona a sintetizar enzimas que digieren las reservas alimenticias del endosperma convirtiéndolas en moléculas más pequeñas. Estas moléculas son transportadas a las regiones del embrión en crecimiento.*

Una vez que se interrumpe la dormición, las semillas entran en estado de latencia después del cual, si las condiciones externas son las apropiadas, se produce la germinación.

La influencia del ambiente en el desarrollo de las plantas

La luz, una fuente de información para las plantas

Como vimos, la luz es esencial para la producción de glucosa a través de la fotosíntesis e, indirectamente, para la síntesis de otros compuestos por parte de las plantas. Los antiguos griegos ya habían notado que las plántulas crecen de forma diferente frente a la luz y en oscuridad. Sus observaciones sobre los cambios en el desarrollo de las plantas en respuesta a la luz se consideran los primeros trabajos sobre lo que en la actualidad conocemos como *fotomorfogénesis* (del griego *photo*, luz; *morphos*, forma; *genesis*, generación o formación). El área de la fisiología vegetal interesada en las respuestas de las plantas a los cambios en la composición de la luz ha crecido enormemente en los últimos años y ha brindado resultados sorprendentes. En la actualidad se sabe que ciertas plantas, a través de cambios espectrales sutiles detectados por sus fotorreceptores, son capaces de "reconocer" en forma temprana la presencia de plantas vecinas y así modificar su patrón de crecimiento.

Fotoperiodicidad

En muchas regiones de la biosfera, sobre todo en las más alejadas del ecuador, uno de los cambios ambientales más importantes que

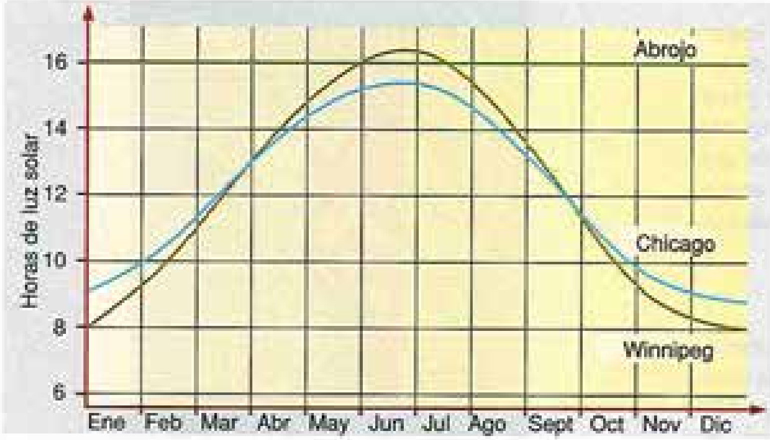


Fig. 46-13. EL FOTOPERÍODO DETERMINA EL MOMENTO DE FLORACIÓN. *Las dos curvas muestran el cambio anual de la longitud del día en dos ciudades de América del Norte, ubicadas a diferentes latitudes (recuérdese que en el hemisferio norte los meses de junio, julio y agosto corresponden al verano). La línea verde indica el fotoperíodo eficaz para el abrojo, que requiere menos de 16 horas de luz para florecer. En Chicago (41 ° N), el abrojo puede florecer al finalizar el mes de julio, cuando las plantas ya son adultas, pero en Winnipeg (49-54° N) las yemas florales no aparecen hasta los primeros días de agosto de modo que, habitualmente, la helada mata a las plantas antes de que maduren las semillas.*

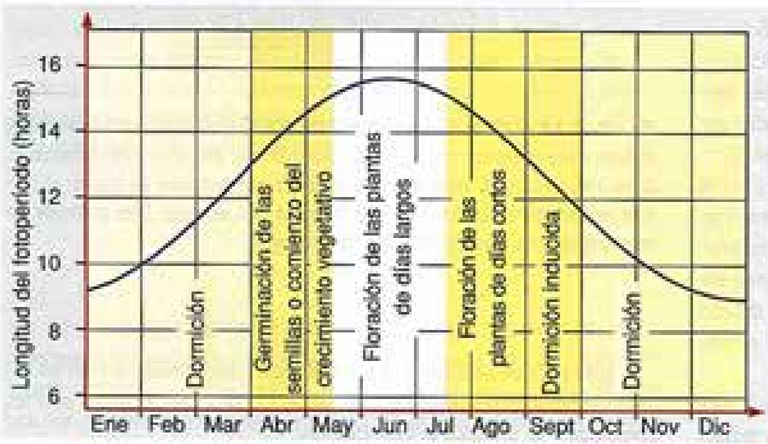


Fig. 46-14. RELACIÓN ENTRE LA LONGITUD DEL DÍA Y EL CICLO DE DESARROLLO DE VARIAS PLANTAS EN LA ZONA TEMPLADA DEL HEMISFERIO NORTE.

afectan a las plantas son los resultantes del cambio de las estaciones. Las plantas capaces de detectar cambios en la intensidad y en la composición de la luz, así como en la cantidad de horas de iluminación, se vieron favorecidas en estos ambientes. Sobre todo se beneficiaron aquellas capaces de detectar el fotoperíodo, es decir, el número de horas de luz en un ciclo de 24 horas. Se dice que estas plantas exhiben **fotoperiodicidad**.

Fotoperiodicidad y floración

Los efectos de la fotoperiodicidad en la floración son particularmente sorprendentes (fig. 46-13). De acuerdo con su respuesta de floración a las variaciones del fotoperíodo, las plantas pueden agruparse en tres categorías: de días cortos, de días largos y neutras.

- Las *plantas de días cortos* florecen cuando el fotoperíodo es más corto que cierto período crítico, al comenzar la primavera o el otoño. Por ejemplo, el abrojo *Xanthium* florece cuando se expone a menos de 16 horas de luz. Otras plantas de días cortos son la estrella federal (*Euphorbia pulcherrima*), la frutilla o fresa, las prímulas, la ambrosía y algunos crisantemos.
- Las *plantas de días largos* florecen sólo si los períodos de luz son más largos que el período crítico, principalmente en el verano. La espinaca, las papas, el trébol y la lechuga son ejemplos de plantas de días largos.
- Las *plantas neutras* florecen independientemente del fotoperíodo.

Tanto en las plantas de días cortos como en las plantas de días largos, la iniciación fotoperiódica de la floración puede tener lugar sólo si la planta ha pasado de su estado juvenil a una fase de "madurez para florecer". En las perennes leñosas pasan décadas antes de llegar a esta etapa.

El descubrimiento de la fotoperiodicidad explicó algunos datos hasta entonces desconcertantes acerca de la distribución geográfica de las plantas comunes. Por ejemplo, la ambrosía comienza a producir flores cuando la longitud del período de luz es inferior a 14,5 horas. En el norte de Maine, Estados Unidos, los días largos del verano se acortan hasta 14,5 horas recién en agosto (fig. 46-14), lo que no deja tiempo suficiente para que la semilla de ambrosía madure antes de las heladas. Por razones semejantes, la espinaca no puede producir semillas en los trópicos; requiere al menos 14 horas de luz por día durante dos o más semanas para poder florecer; en los trópicos, el período de luz nunca alcanza esa duración.

Tanto la ambrosía como la espinaca florecen si se exponen a 14 horas de luz y, a pesar de ello, una se clasifica de día corto y la otra

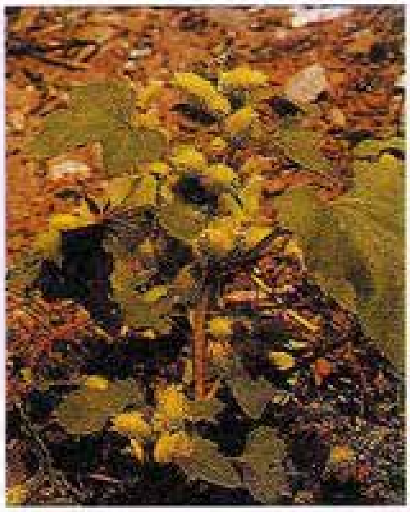


Fig. 46-15. UNA PLANTA DE ABROJO. *El abrojo (Xanthium), una planta de día corto que puede soportar toda clase de inclemencias ambientales, ha sido importante para estudios experimentales de fotoperiodicidad. Cada receptáculo espinoso es una inflorescencia con dos flores.*

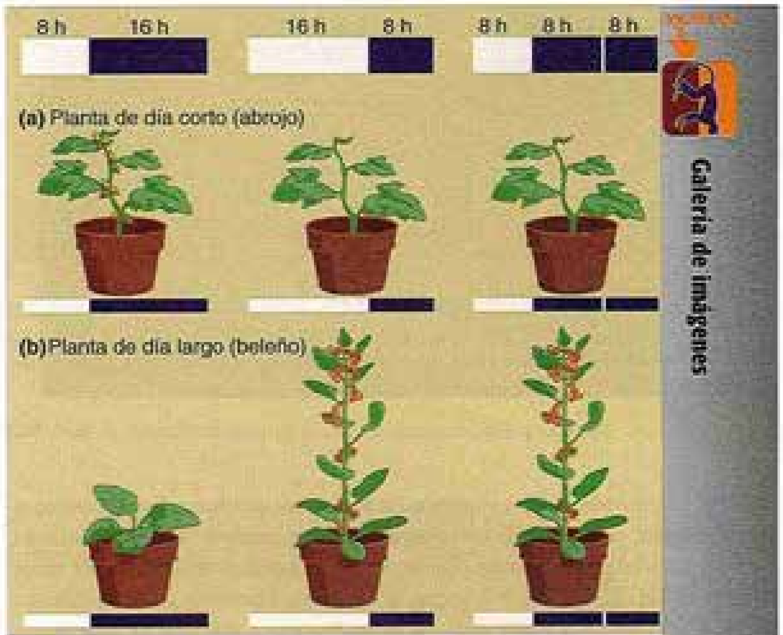


Fig. 46-16. RESPUESTAS DE DISTINTAS PLANTAS A CAMBIOS EN EL FOTOPERÍODO. *Experimentos de fotoperiodicidad mostraron que el efecto del fotoperíodo sobre la floración depende del tipo de planta.* ***(a)*** *Las plantas de día corto florecen sólo cuando el período de oscuridad excede cierto valor crítico. Así, el abrojo, por ejemplo, florece con 8 horas de luz y 16 horas de oscuridad. Si el período de 16 horas de oscuridad es interrumpido, aunque sea brevemente, como se muestra a la derecha, la planta no florece.* ***(b)*** *La planta de día largo, por otra parte, que no florece con 16 horas de oscuridad, lo hace si el período de oscuridad se interrumpe. Las plantas de día largo florecen sólo cuando el período de oscuridad es menor que cierto valor crítico.*

de día largo. El factor que se considera no es la longitud absoluta del fotoperíodo, sino si éste es más largo o más corto que el *período crítico* determinado para cada planta. La detección del intervalo puede ser muy precisa; en algunos vegetales, 5 o 10 minutos de diferencia en la exposición pueden determinar si una planta florecerá o no.

Medición del fotoperíodo

Los primeros estudios de campo sobre la fotoperiodicidad de las plantas fueron efectuados hace más de 80 años en los Estados Unidos por el grupo de Beltsville, pequeño pueblo de Maryland donde los científicos realizaron sus estudios.

Posteriormente, los investigadores estadounidenses Carl C. Hamner (1908-1989) y James F. Bonner (1910-1996) comenzaron a estudiar la fotoperiodicidad en el laboratorio. Usaron el abrojo como organismo experimental. Como vimos, el abrojo (fig. 46-15) es una planta de día corto que requiere menos de 16 horas de luz, por cada ciclo de 24 horas, para florecer. Es un organismo ideal para la experimentación porque una sola exposición, en condiciones de laboratorio, a un solo ciclo de día corto induce la floración dos semanas después, aunque la planta retome de inmediato a condiciones de día largo.

En el transcurso de estos estudios, en los cuales probaron una variedad de condiciones experimentales, los investigadores hicieron un descubrimiento crucial y totalmente inesperado. Si el período de oscuridad se interrumpe durante apenas un minuto, al exponer la planta a la luz de una lámpara de 25 vatios, la floración no ocurre. Sin embargo, la interrupción del período de luz mediante la exposición a oscuridad no tiene ningún efecto sobre la floración de esta planta.

Este experimento y otros demostraron que, en verdad, el abrojo no mide la duración del día contando las horas de luz, sino percibiendo si hay o no luz durante parte de la noche. Lo mismo ocurre con otras plantas de día corto: no requieren períodos ininterrumpidos de luz para florecer sino un período de oscuridad ininterrumpida (fig. 46-16a).

¿Qué puede decirse acerca de las plantas de días largos? Una planta de día largo que florece si se mantiene en un laboratorio en el cual hay luz durante 16 horas y oscuridad durante 8 horas también florecerá con períodos de 8 horas de luz y 16 horas de oscuridad si la oscuridad es interrumpida por una breve exposición a la luz (fig. 46-16b). Como veremos, este fenómeno está relacionado con la interconversión de fitocromos.

La fotomorfogénesis

Siguiendo las pistas de los experimentos de Hamner y Bonner, un grupo de investigadores, llamado el grupo de Beltsville, pudo encontrar y finalmente aislar uno de los principales fotorreceptores implicados en la fotoperiodicidad. Este pigmento, que ellos llamaron **fitocromo**, es una proteína que existe en dos formas diferentes, **Pr** y **Pfr**. La forma Pr absorbe principalmente luz roja, de una longitud de onda de 660 nanómetros; el fitocromo se sintetiza en la forma Pr y en ausencia de luz, todo el fitocromo se encuentra como Pr. La forma Pfr absorbe principalmente luz roja lejana de una longitud de onda de 730 nanómetros y se considera la forma biológicamente activa del pigmento. Estas dos formas son fotointerconvertibles; cuando Pr absorbe luz roja, se convierte en Pfr y cuando Pfr absorbe luz roja lejana se convierte en Pr (fig. 46-17).

En las plántulas que nunca estuvieron expuestas a la luz, todo el fitocromo se encuentra como Pr. En las plantas expuestas al Sol, Pr se

Galería de imágenes

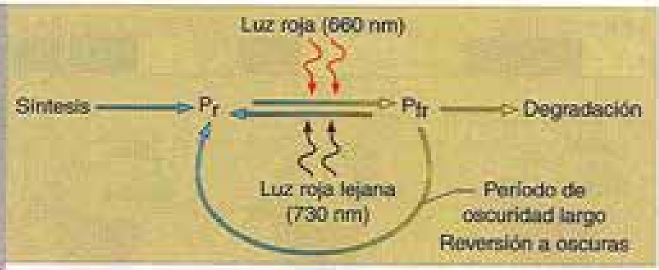


Fig. 46-17. LOS FITOCROMOS Pr Y Pfr. *Los fitocromos son sintetizados en la forma Pr. Cuando Pr absorbe luz roja, se transforma en Pfr, la forma activa que induce la respuesta biológica. Pfr se revierte a Pr cuando absorbe luz roja lejana (730 nm). En la oscuridad, Pfr lentamente se revierte a Pr o es degradado.*



Fig. 46-18. PATRÓN DE ETIOLACIÓN EN PLANTAS DE FRIJOL. *Plántulas que crecieron en la oscuridad, como las plántulas de frijol de la izquierda, son delgadas y pálidas, con internudos más largos y hojas de menor tamaño que las plántulas normales de la derecha. Este grupo de características, conocidas como etiolación, otorga una ventaja para la supervivencia porque incrementa las oportunidades de la plántula de alcanzar la luz antes de agotar sus reservas de energía almacenada.*

convierte en Pfr y viceversa, hasta alcanzar un fotoequilibrio. Durante el día, este equilibrio está desplazado hacia la forma Pfr debido a que en la luz solar las longitudes de onda rojas predominan ligeramente sobre las rojas lejanas. A la noche, sin embargo, los niveles de Pfr se reducen debido a que una parte de Pfr se degrada y otra parte se revierte a la forma Pr; además, se sintetiza nuevo fitocromo en la forma Pr. En consecuencia, cuando amanece o cuando la noche es interrumpida con un breve pulso de luz roja, la mayor parte del fitocromo vuelve a convertirse de Pr en Pfr, lo que promueve la floración en plantas de días largos e inhibe la floración en plantas de días cortos.

En años recientes se ha podido determinar que hay al menos cinco genes que codifican fitocromos en *Arabidopsis thaliana* y otras especies. El uso de mutantes de cada tipo de fitocromo permite estudiar el papel de cada uno en la detección de las señales lumínicas.

El fitocromo también interviene en el desarrollo temprano de las plántulas. Una plántula cultivada en la oscuridad será alargada y espigada, con hojas pequeñas (fig. 46-18). También será casi incolora, pues los cloroplastos no sintetizan clorofila hasta que se exponen a la luz. Una plántula de estas características se denomina *etiolada*. Cuando el extremo de la plántula alcanza la luz, se reduce el crecimiento del tallo, sus hojas crecen y sintetizan clorofila. Este cambio en el patrón de desarrollo, conocido como desetiolación, es promovido por el fitocromo. Si una plántula de frijol que creció en la oscuridad se expone a un solo minuto de luz roja (660 nanómetros), responderá con una reducción en el crecimiento del tallo y una promoción en el crecimiento de las hojas. Sin embargo, si la exposición a la luz roja es seguida por un minuto de exposición al rojo lejano, que revierte así el proceso anterior, entonces continuará el crecimiento etiolado.

Una vez desetioladas, el fitocromo permite que las plantas detecten temprano la presencia de plantas vecinas. Esto se debe a que los pigmentos presentes en las hojas, sobre todo la clorofila, absorben fuertemente la luz azul y roja, y transmiten o reflejan la mayor parte del rojo lejano. Por lo tanto, cuanto mayor sea la cercanía de otras plantas, menor será la relación rojo/rojo-lejano y menor será la proporción del fitocromo en su forma activa o Pfr. Dado que el Pfr inhibe el alargamiento del tallo, las bajas relaciones rojo/rojo lejano promueven un incremento en la altura de las plantas y así se reduce el riesgo de que sean sombreadas por sus vecinas.

Ritmos circadianos

¿Cómo puede una planta de espinaca distinguir un día de 14 horas de un día de 13,5 horas? La medición del fotoperíodo requiere, por una parte, fotorreceptores que permitan distinguir el día de la noche y, por otra, un mecanismo que mida el paso del tiempo. En cuanto a los fotorreceptores, se sabe que tanto los fitocromos –fotorreceptores de luz roja– como los criptocromos –fotorreceptores de luz azul– están involucrados en el proceso. La pregunta pendiente es la siguiente: ¿cómo miden las plantas el paso del tiempo? Esta pregunta nos lleva a otro grupo de fenómenos de fácil observación.

Algunas especies de plantas tienen flores que se abren por la mañana y se cierran al atardecer. Otras extienden sus hojas a la luz del sol y las pliegan hacia el tallo durante la noche (fig. 46-19). Ya en 1729, el científico francés Jean-Jacques de Mairan (1678-1771) notó que estos movimientos diurnos continúan aunque las plantas se mantengan en condiciones lumínicas constantes. Estudios más recientes han mostrado que actividades menos evidentes, como la fotosíntesis, la producción de auxinas y la tasa de inhibición celular también tienen ritmos diarios. Los ritmos que continúan con un período cercano a 24 horas aun cuando todas las condiciones del ambiente se mantienen constantes se llaman **ritmos circadianos** y se han encontrado en todos los organismos eucariontes y en algunos procariontes (véase cap. 34, ensayo 34-1).

Ritmos y relojes biológicos

En la actualidad, virtualmente todos los biólogos acuerdan que los ritmos circadianos son endógenos, es decir, se originan dentro del propio organismo y son controlados por un **reloj biológico**. La evidencia que apoya la idea del reloj biológico interno es que, en condiciones ambientales constantes, los ritmos circadianos siguen siendo "rítmicos". Sin embargo, estos ritmos no tienen exactamente 24 horas, sino cerca de 24 horas. Por esa razón, los relojes biológicos necesitan ser sincronizados y lo hacen utilizando una variable ambiental que varía en forma cíclica, como por ejemplo, la luz. Hoy se sabe que los fitocromos y los criptocromos son los responsables de la sincronización de los relojes de las plantas por parte de la luz. Recientemente se ha encontrado que los animales también poseen fotorreceptores, en este caso de luz azul, similares a los criptocromos de las plantas, que también están involucrados en el control de los relojes circadianos.

(a) (b)

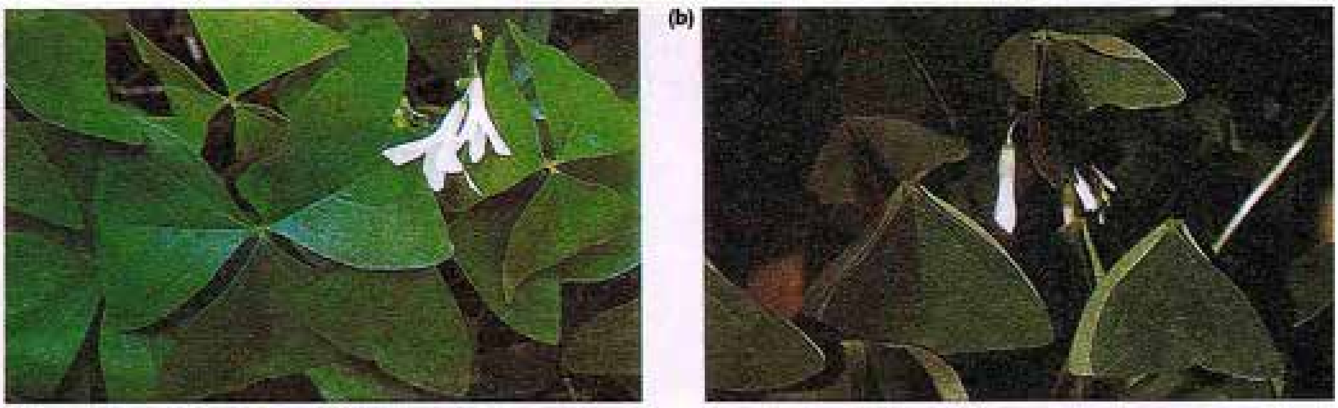


Fig. 46-19. "MOVIMIENTOS DE SUEÑO" EN UNA PLÁNTULA DE VINAGRILLO. *Hojas de una planta de vinagrillo (Oxalis), durante el día **(a)** y la noche **(b)**.*

Recuadro 46-1

El reloj circadiano de las plantas

En la planta *Arabidopsis thaliana*, los ritmos circadianos dependen de la acción de por lo menos tres genes llamados *CCA1*, *LHY* y *TOC1*. Los dos primeros codifican factores de transcripción cuya expresión oscila en forma diaria con un máximo al amanecer. La proteína codificada por el tercer gen, *TOC1*, también es un factor de transcripción pero, a diferencia de *CCA1* y *LHY*, tiene un máximo de expresión al anochecer.

La caracterización de plantas mutantes permitió comprender el mecanismo por el cual estos genes, a través de los factores de transcripción que codifican, regulan mutuamente su expresión. *CCA1* y *LHY* reprimen directamente la expresión de *TOC1* y otros genes que se expresan al anochecer, mientras que *TOC1* regula positivamente la expresión de *CCA1*, *LHY* y otros genes que se expresan al amanecer. Esta regulación recíproca sería la base del sistema de retroalimentación negativo responsable de generar y/o mantener los ritmos circadianos en *Arabidopsis*.

Pero, ¿cómo hace el reloj circadiano para controlar distintos procesos fisiológicos en las plantas? El reloj actúa en gran parte controlando la expresión de cientos de genes. Por ejemplo, la expresión de genes que codifican proteínas asociadas con el proceso fotosintético presentan un máximo de expresión cerca del mediodía, cuando la intensidad de la luz incidente es máxima. El reloj circadiano también controla la expresión de numerosas proteínas reguladoras. Entre ellas, una proteína conocida como Constans promueve la transformación de la identidad del ápice meristemático, de vegetativo a reproductivo. En plantas de *Arabidopsis thaliana*, los niveles de la proteína Constans son bajos en días cortos, lo cual retrasa la floración. Esto se debe a que el reloj circadiano hace que los niveles de RNA mensajero de Constans oscilen y tengan su máxima expresión durante la noche. Dado que la proteína Constans es inestable en oscuridad, se degrada rápidamente una vez sintetizada. Por el contrario, cuando los días se alargan, comienza a superponerse la parte iluminada del día con momentos de elevada acumulación del RNA mensajero de Constans. En estas condiciones, la proteína que se sintetiza durante el atardecer es estable y se acumula, lo que promueve la floración.

Se sabe desde hace muchos años que la detección del fotoperíodo ocurre en las hojas y no en el ápice meristemático. Por lo tanto, se ha postulado la existencia de una sustancia denominada florígeno, que migraría de las hojas al ápice donde promovería la floración. En concordancia con esto, la proteína Constans no actúa directamente en el ápice, sino en las hojas, donde promueve la expresión de un gen denominado *FT* (del inglés, *flowering locus T*). Experimentos recientes indican que el florígeno sería en parte el RNA mensajero de *FT*, que se sintetiza en las hojas y se moviliza por el floema hasta el ápice. Una vez en el ápice, el RNA mensajero de *FT* promueve la síntesis de la proteína FT que, junto con la proteína FD, activa la expresión del gen *APETALA 1* que confiere identidad floral al meristema.

En los últimos años se han acumulado evidencias de que el reloj biológico está constituido por proteínas que regulan la expresión de los genes que las producen y que conforman un sistema cíclico de retroalimentación negativa cuyo circuito tiene 24 horas de duración. Los genes que codifican esas proteínas fueron identificados a través de mutaciones que producían alteraciones en los ritmos circadianos, acortándolos, alargándolos o haciéndolos desaparecer por completo. Estas mutaciones también afectan el control fotoperiódico de la floración, lo cual indica que las plantas utilizan el reloj circadiano para medir la longitud del día (recuadro 46-1, *El reloj circadiano de las plantas*).

Crecimiento y movimientos de las plantas

Crecimiento dirigido por estímulos externos: los tropismos

Como vimos, el fototropismo –o curvatura hacia la luz– otorga un alto valor de supervivencia a una planta joven. Otra respuesta con un alto valor de supervivencia es la capacidad de una planta de responder a la gravedad, enderezándose, de modo que el vástago crece hacia



Fig. 46-20. LAS AUXINAS COMO MEDIADORAS DEL GEOTROPISMO. *La caliptra de la raíz de una planta de maíz, en la parte superior de la microfotografía, se ha quitado (nótese el corte en el lado derecho de la fotografía). La caliptra de la raíz, que se encuentra en la parte inferior, está intacta. Cuando las dos raíces se orientaron horizontalmente, sólo la raíz con la caliptra intacta pudo responder a la gravedad curvándose hacia abajo. La aplicación de una pequeña cantidad de auxina en uno de los lados de una raíz cuya caliptra se ha eliminado hará que ésta se curve hacia el lado en el cual se ha aplicado la auxina.*

arriba y las raíces hacia abajo. Esta respuesta se conoce como **geotropismo**; al igual que el fototropismo, el geotropismo involucra a las auxinas (fig. 46-20).

Este proceso implica cuatro pasos secuenciales: la percepción de la gravedad, la producción de señales en células sensoras de la gravedad, la transducción de señales tanto dentro de células sensoras como entre otras células y, finalmente, la respuesta. Una cuestión central se vincula con el modo en que se detecta la influencia de la gravedad: ¿cómo detecta una plántula si está en posición horizontal? Las hormonas y los iones son solubles por lo que la gravedad misma no debería tener efecto sobre su distribución.

En la década de 1970 se sugirió que los amiloplastos, plástidos que contienen almidón, podían estar involucrados en este proceso. Ciertos mutantes de *Arabidopsis*, incapaces de sintetizar normalmente almidón, también son incapaces de responder al estímulo gravitatorio. Ésta es una evidencia importante de que la acumulación de almidón en esas estructuras le permite a la planta conocer su posición espacial. Cuando una raíz crece en forma vertical, los amiloplastos se reúnen cerca de las paredes inferiores de las células centrales (fig. 46-21a). Sin embargo, si la raíz se coloca en posición horizontal, los amiloplastos se deslizan hacia abajo y se disponen cerca de las que previamente eran paredes orientadas en forma vertical (fig. 46-21b). A los pocos minutos, la raíz comienza a curvarse hacia abajo y los amiloplastos retoman gradualmente a su posición original. Las raíces a las que se les han eliminado los amiloplastos son incapaces de responder a la gravedad, lo que sugiere que el movimiento de los amiloplastos es, en realidad, fundamental.

Respuestas táctiles de las plantas

Muchas plantas responden al tacto. Uno de los ejemplos más difundidos es el de los zarcillos, los tallos u hojas modificados con los cuales muchas plantas se sostienen y trepan por paredes o muros (fig. 46-22). Los zarcillos con frecuencia crecen en forma de espiral. Esta *circumnutación* incrementa las posibilidades de que los zarcillos encuentren un soporte. Cuando el ápice de un zarcillo toca cualquier objeto, responde formando una espiral apretada. Las células que tocan el soporte se contraen ligeramente y las del lado externo se alargan. En el guisante, si se apoya una varilla de vidrio sobre el zarcillo durante dos minutos, puede inducirse una respuesta de torsión que dura más de 48 horas. Se sabe que las células epidérmicas de los zarcillos son los sensores al tacto, pero el mecanismo por el cual estas células inducen el enrollamiento aún se desconoce. La evidencia actual sugiere la intervención de las auxinas y el etileno, hormonas que hacen que los zarcillos cortados se tuerzan aun en ausencia de contacto.

Se ha demostrado también que los zarcillos pueden almacenar la "memoria" de la estimulación táctil. Por ejemplo, si los zarcillos del guisante se mantienen en la oscuridad durante tres días y luego se golpean, no se enroscan. Sin embargo, si se iluminan dos horas después de tocarlos, muestran la respuesta de enrollamiento.

Una respuesta más rápida al tacto ocurre en la planta sensible *Mimosa pudica*. Inmediatamente después de que se toca una hoja, el pecíolo se dobla y los folíolos se pliegan (fig. 46-23). Se cree que el estímulo sensorial se traduce rápidamente a una señal bioeléctrica, semejante a un impulso nervioso en los animales, que pasa a lo largo del pecíolo y que puede ser detectado colocando microelectrodos en la planta. La señal eléctrica, a su vez, desencadena una señal química que hace que la membrana celular de las células motoras se despolarice y se vuelva más permeable a los iones potasio (K^+) y cloruro (Cl^-). El movimiento de estos iones hacia afuera de las llamadas células motoras hace que el agua deje las células por diferencia de potencial agua (véase cap. 45, La absorción de agua). Como resultado de esta pérdida de agua, las células motoras colapsan y así causan un movimiento de la hoja o del folíolo.

Las respuestas rápidas al tacto ocurren también en la captura de presas por parte de las plantas carnívoras: las atrapamoscas dionea y drosera (fig. 46-24). Las hojas de la dionea tienen dos lóbulos articulados, cada uno equipado con tres pelos sensitivos. Cuando un insecto se posa sobre una hoja, se induce una respuesta táctil, lo que a su vez desencadena un impulso eléctrico que provoca el cierre de la hoja. En menos de un segundo, los bordes dentados se cierran como una trampa para osos. Una vez que el insecto es atrapado, las mitades de la hoja gradualmente se acercan una a otra y el animal capturado es presionado contra las glándulas que secretan enzimas digestivas, situadas en la superficie interna de la trampa. El movimiento del insecto estimula a la trampa a cerrarse más fuertemente y a las glándulas de la superficie superior de la hoja a secretar más enzimas digestivas.

Durante mucho tiempo se pensó que la respuesta de la dionea, al igual que la de la mimosa, implica cambios en la turgencia. Sin embargo, en la actualidad se piensa que la respuesta podría ser de naturaleza algo distinta. El impulso eléctrico generado cuando el insecto toma contacto con los pelos gatillo activaría una enzima que, con gasto de energía, bombea iones H^+ hacia las paredes de las células epidérmicas que se encuentran en la superficie externa de la bisagra de la trampa. La expansión celular rápida e irreversible que resulta de la acidificación de las paredes celulares cierra la trampa. La magnitud en la que la salida de iones H^+ afecta los flujos de entrada y salida de otros iones podría ser, sin embargo, la que determine tal expansión. Durante este proceso, las células de la superficie interna de la "bisagra" siguen creciendo a su velocidad lenta habitual; alrededor de 10 horas después, su crecimiento supera el crecimiento de las células de la superficie externa y

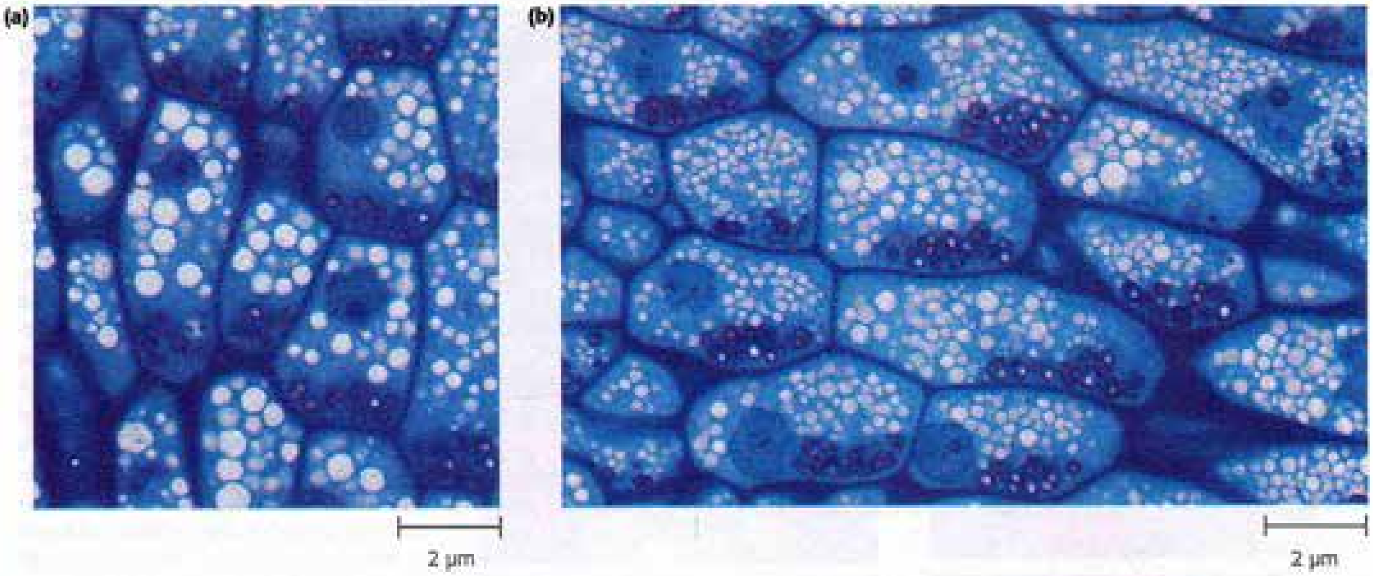


Fig. 46-21. LOS AMILOPLASTOS Y LA ORIENTACIÓN DE UNA PLANTA EN EL ESPACIO. *Células centrales de la caliptra **(a)** en su orientación vertical normal y **(b)** después de que la raíz se ha colocado en forma horizontal. En la fotografía, los amiloplastos son los cuerpos globulares oscuros que contienen granos de almidón. Nótese de qué modo cambian su posición dentro de las células cuando se modifica la orientación de la raíz.*



Fig. 46-22. ZARCILLOS DE UNA PLANTA CUCURBITÁCEA (CUCUMIS ANGURIA). *El enrollamiento es causado por las velocidades de crecimiento variables en los diferentes lados del zarcillo.*

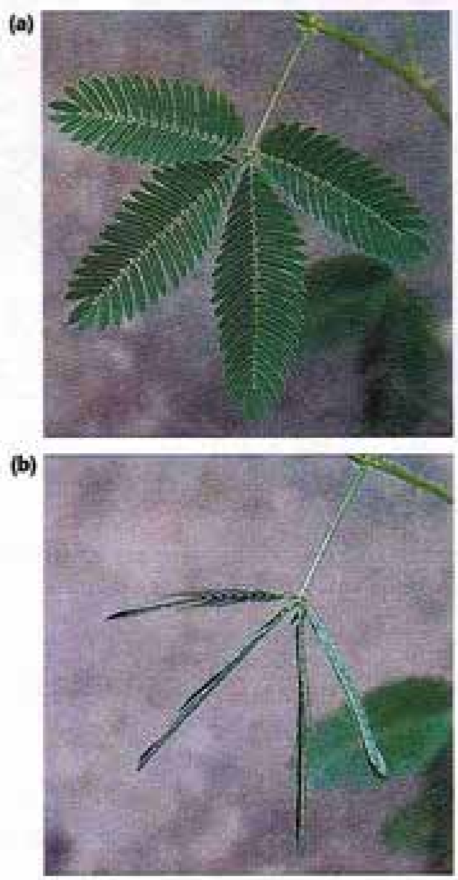


Fig. 46-23. LA PLANTA SENSIBLE MIMOSA PUDICA. ***(a)*** *Posición normal de las hojas y los folíolos. **(b)** Respuesta al tacto. Estas reacciones podrían evitar el marchitamiento (cuando ocurren en respuesta a vientos fuertes), espantar insectos o desalentar a herbívoros más grandes. El colapso de los folíolos es causado por cambios rápidos de turgencia en las células de los pecíolos. Estos cambios están acompañados por la secreción de taninos. Los taninos tienen un sabor astringente y repelen a los herbívoros.*



Fig. 46-24. LA RESPUESTA DE LAS PLANTAS CARNÍVORAS. **(a)** *La atrapamoscas drosera es una planta diminuta que mide sólo entre 2 y 5 centímetros de ancho y tiene tentáculos en forma de garrote en la superficie superior de las hojas. Estos tentáculos secretan un líquido transparente y pegajoso que atrae a los insectos. Cuando un tentáculo captura a un insecto, los otros tentáculos se curvan hacia él hasta que el insecto se ahoga al llenarse su aparato respiratorio con el líquido secretado. Los tentáculos también secretan enzimas digestivas.* **(b)** *Nepentes, plantas que atraen a los insectos hacia sus hojas tubulares semejantes a flores, por medio del néctar. Siguiendo al néctar desde el borde de la hoja, el insecto se encuentra con una alfombra de pelos transparentes y finos. Cuando el sendero de néctar finaliza y el insecto quiere rehacer el camino, se topa con las puntas de estos delgados pelos que apuntan hacia abajo y bloquean el camino. Si se mueve hacia el interior, se encuentra en una superficie cérea y resbalosa en la que patina terminando por caer en un "caldo maloliente", mezcla de agua de lluvia, enzimas digestivas y bacterias situado en la base.* **(c)** *y* **(d)** *Otra atrapamoscas, dionea, que tiene hojas que se cierran alrededor de cualquier insecto que se mueva sobre su superficie. El cierre de las hojas ocurre cuando un insecto toca uno o dos de los tres "pelos gatillo" que se encuentran en la parte media de cada lóbulo foliar. Las dioneas se encuentran en la naturaleza sólo en la llanura costera de Carolina del Norte y del Sur (Estados Unidos), habitualmente en las orillas de depresiones húmedas y charcos. Durante mucho tiempo se creyó que estas plantas atrapan a sus víctimas exudando néctar, pero estudios recientes indican que los insectos visitan las hojas al azar. A pesar de su nombre vulgar, atrapamoscas, la dieta habitual de la dionea en estado natural consiste en invertebrados usualmente no voladores, como las hormigas.*

la trampa se abre. Como resultado de ambos procesos de crecimiento, la hoja es ligeramente más grande que antes de cerrarse.

Comunicación entre las plantas: mensajes químicos

Muchas angiospermas producen compuestos tóxicos o de mal sabor que funcionan como defensas poderosas contra los animales herbívoros. En algunas especies, la producción de estos compuestos se inicia o se incrementa en respuesta al daño infligido a la planta por insectos masticadores o grandes animales. Las concentraciones más elevadas de estas sustancias detienen la depredación ulterior y, por lo tanto, protegen a la planta de un daño aún más grave. Estudios recientes han mostrado que las plantas hacen algo más que protegerse a sí mismas: aparentemente también "previenen" a las plantas vecinas de la misma especie, las cuales movilizan sus defensas antes del ataque. El efecto fue observado por primera vez en el sauce Sitka. Tres días después de que se detectaran niveles altos de productos químicos defensivos en hojas que estaban siendo atacadas directamente por orugas, se encontraron niveles altos de esos mismos productos en las hojas de árboles que no habían sido tocados por las orugas y que se encontraban hasta a 60 metros de los árboles dañados. Supuestamente, las hojas dañadas liberan una sustancia volátil que, al alcanzar las hojas de otra planta, genera la síntesis de productos químicos defensivos. Estudios de laboratorio cuidadosamente controlados, en los cuales se infligió un daño químico a las hojas de plántulas de álamo y arce, dieron resultados similares.

La comunicación química entre individuos de la misma especie es un fenómeno común en los animales, en particular en los insectos. También en las plantas podría ser que haya muchas más interacciones entre los individuos que las que resultan aparentes. A estas señales químicas deben sumarse las interacciones entre plantas de una misma co-

Ensayo 46-2
Sistemas de defensa de las plantas

Las plantas pueden ser infectadas por diversos patógenos, como virus, bacterias y hongos. Los distintos tipos de patógenos tienen diferentes estrategias con las que invaden con éxito una planta: pueden entrar en la planta por ataque mecánico, enzimático o por los estomas. Cuando ingresan en la planta pueden matar a sus células, mantenerlas vivas o matarlas después de cierto período. El éxito del patógeno puede deberse a su alta capacidad reproductora durante la etapa de mayor crecimiento de la planta, a una alta capacidad de dispersión, a la formación de estructuras de resistencia dentro de la planta (como las esporas) o a una alta tasa de mutación que genera genotipos virulentos que escapan de las defensas por parte de la planta. Las plantas a su vez poseen mecanismos de defensa preexistentes o inducibles por el ataque de cierto patógeno. La propagación de la infección puede ser frenada cuando la planta carece de las condiciones necesarias para la reproducción del patógeno, cuando existen barreras estructurales o cuando se activan mecanismos de defensa que eliminan al patógeno.

En la actualidad se encuentran identificados algunos mecanismos genéticos involucrados en el reconocimiento de los patógenos. La resistencia a determinado patógeno es heredable en general, siguiendo un modelo mendeliano de dominancia. Se propuso, entonces, el modelo "gen a gen". Si un alelo (*Avr*) del patógeno se corresponde con el alelo dominante de resistencia (*R*) de la planta, ésta es resistente y el patógeno no virulento. Este reconocimiento dispara la defensa de la planta y hace incompatible la interacción. Si esto no ocurre, la respuesta no se inducirá y el patógeno tendrá éxito.

Por otra parte, también se ha estudiado la acción de sustancias vegetales que, frente al daño producido por patógenos, estimulan la producción por parte de las células afectadas de compuestos que los destruyen. En algunos casos, ciertos patógenos pueden provocar una respuesta hipersensible por parte de las células infectadas en la que se potencia la liberación de sustancias antimicrobianas. Luego, esas células vegetales se autodestruyen. Antes de morir, las células infectadas pueden encender un sistema de alarma, que se transmite al resto de la planta, al liberar una señal que estimula la producción de nuevas sustancias antimicrobianas en otras células. Se cree que esta señal, que actúa como una hormona, es el ácido salicílico, una forma modificada del ácido acetilsalicílico, conocido como aspirina. Así, este tipo de sustancias tendría en las plantas una acción totalmente diferente de la que se sabe que tiene en los seres humanos.

munidad que ocurren tanto a nivel del vástago como de la raíz. La fotodetección es uno de los sistemas de interacción que involucra diversos sensores, entre ellos los fitocromos.

La complejidad de las interacciones entre las plantas, hasta hace algunos años considerada como inexistentes o meramente marginales, ha llevado a postular que las poblaciones vegetales crecen como entidades integradas (ensayo 46-2, *Sistemas de defensa de las plantas*).

En síntesis

Mensajeros internos: las hormonas vegetales

1. Las hormonas vegetales son reguladores químicos que participan en el crecimiento, el desarrollo y la actividad metabólica de las plantas. La respuesta a un "mensaje" regulador depende de numerosos factores, como la estructura química de la hormona, la identidad del tejido específico sobre el que actúa, cuándo y cómo es recibida y su efecto conjunto con el de otras hormonas.
2. Las sustancias que intervienen en la regulación del crecimiento de las plantas actúan en forma conjunta, jerárquica y coordinada. La interacción entre la hormona y el receptor genera una cascada de eventos, como la activación o desactivación de proteínas de la membrana celular, el movimiento de calcio, cloro y potasio a través de proteínas transportadoras específicas y cambios en el potencial de membrana y el pH en el citoplasma y en el medio externo. Estos procesos conforman una red de mensajes secundarios que amplifican la señal recibida y provocan una respuesta específica. Los principales tipos de hormonas vegetales son las auxinas, las citocininas, el etileno, el ácido abscísico y las giberelinas.
3. Las auxinas participan en la respuesta fototrópica de las plantas, la formación de raíces adventicias, la elongación de tallos y raíces. A través de la maduración de la pared del ovario, determinan el desarrollo de los frutos carnosos. Son responsables del efecto de dominancia apical, que consiste en la inhibición del crecimiento de las yemas axilares por parte del ápice del vástago. Además, en las plantas leñosas, desencadenan la actividad estacional del cambium vascular. Las auxinas se sintetizan, principalmente, en los meristemas apicales de los vástagos. Las hojas jóvenes, las flores, los embriones en desarrollo y los frutos también producen auxinas, pero en menor cantidad. La concentración de auxina en un tejido depende del balance entre su síntesis, su exportación o importación hacia otros tejidos y desde ellos y de su tasa de degradación.
4. Las citocininas son sintetizadas en las raíces. Estimulan la división celular, inhiben el envejecimiento de algunos órganos como las

En síntesis *(Cont.)*

hojas y las flores y pueden revertir el efecto inhibidor de las auxinas en la dominancia apical.

5. Los estudios sobre la respuesta a distintas combinaciones de auxinas y citocininas indican que sus concentraciones relativas afectan el desarrollo de las células indiferenciadas que crecen en cultivo. Cuando ambas hormonas se encuentran en concentraciones aproximadamente iguales, las células permanecen indiferenciadas y forman una masa amorfa de tejido (callo). Cuando la concentración de auxina es más alta que la de citocinina, el tejido indiferenciado origina raíces organizadas. Con una concentración más elevada de citocinina, aparecen yemas. Así, el balance cuidadoso de las dos hormonas puede producir tanto raíces como yemas y, de este modo, una planta incipiente.
6. El etileno actúa como regulador del crecimiento y el desarrollo de las plantas. Interviene en la senescencia de las partes florales que sigue a la fecundación y en la maduración de los frutos. También es responsable de los cambios de color, textura y composición química que ocurren durante ese proceso. El principal regulador de la caída de la hoja es el etileno producido en la capa de abscisión. Algunos de los efectos de las auxinas sobre los frutos, las flores y la senescencia de las hojas están relacionados con la producción de esta sustancia. Además, el etileno es un efector de la dominancia apical. Las auxinas inducen la producción de etileno en las yemas axilares o cerca de ellas, en tanto que las citocininas pueden inhibirla.
7. El ácido abscísico tiene un papel importante en la absorción, la dormición y en la regulación de la apertura y el cierre de los estomas. De modo más general, parece estar involucrado en la respuesta de las plantas a diversas condiciones de estrés, por ejemplo la sequía y la salinidad. Además, regula la actividad de diversas proteínas transportadoras de iones y la transcripción de genes, a través de varios factores de transcripción. Está presente en las semillas y las yemas de muchas especies.
8. Las giberelinas controlan el alargamiento en los árboles y los arbustos maduros, pero el ácido abscísico inhibe este efecto en el tallo floral. A su vez, esta inhibición es revertida por las citocininas. Las giberelinas pueden inducir también la diferenciación celular. En las plantas leñosas, estimulan la producción de floema secundario por parte del cambium vascular. El floema y el xilema se desarrollan en presencia de giberelinas y auxinas. Se cree que en las plantas intactas, las interacciones entre los dos tipos de hormonas determinan las tasas relativas de producción de floema y xilema secundarios. Las giberelinas están presentes en cantidades variables en todas las partes de las plantas; las concentraciones más altas se encuentran en las semillas inmaduras.

La influencia del ambiente en el desarrollo de las plantas

9. El fotoperíodo es el número de horas de luz en un ciclo de 24 horas. Las plantas capaces de detectarlo exhiben fotoperiodicidad. De acuerdo con su respuesta de floración a las variaciones del fotoperíodo, las plantas pueden agruparse en tres categorías: de días cortos, de días largos y neutras. Las plantas de días cortos florecen cuando el fotoperíodo es más corto que cierto período crítico, al comenzar la primavera o el otoño. Las plantas de días largos florecen si los períodos de luz son más largos que el período crítico, sobre todo en el verano. Las plantas neutras florecen independientemente del fotoperíodo. La iniciación fotoperiódica de la floración sólo tiene lugar si la planta pasó de su estado juvenil a una fase de "madurez para florecer".
10. Uno de los principales fotorreceptores implicados en la fotoperiodicidad es el fitocromo, una proteína que existe en dos formas: Pr y Pfr. Se sintetiza en la forma Pr, que absorbe principalmente luz roja transformándose en Pfr. La forma Pfr, absorbe principalmente luz roja lejana y es la forma biológicamente activa. Pr y Pfr son fotointerconvertibles. Cuando amanece o cuando la noche es interrumpida con un breve pulso de luz roja, la mayor parte del fitocromo Pr se convierte en la forma Pfr. Esto promueve la floración en las plantas de días largos y la inhibe en las de días cortos. El fitocromo también interviene en el desarrollo temprano de las plántulas. Cuando el extremo de la plántula alcanza la luz, se reduce el crecimiento del tallo, crecen las hojas y se desarrollan los cloroplastos (desetiolación). El fitocromo permite que las plantas, una vez desetioladas, detecten la presencia de plantas vecinas.
11. Los fitocromos y los criptocromos son los responsables de la sincronización de los relojes biológicos de las plantas por parte de la luz. El reloj biológico, constituido por proteínas que regulan la expresión de los genes que las producen, es un sistema cíclico de retroalimentación negativa cuyo circuito tiene 24 horas de duración.

Crecimiento y movimientos de las plantas

12. El geotropismo es la capacidad de una planta para responder a la gravedad, de modo que el vástago crezca hacia arriba y las raíces hacia abajo. Al igual que el fototropismo, está controlado por las auxinas. Este proceso implica cuatro pasos secuenciales: la percepción de la gravedad, la producción de señales en células sensoras de la gravedad, la transducción de señales dentro de células sensoras y entre otras células y, finalmente, la respuesta. La distribución de los amiloplastos parece ser fundamental para la detección de la gravedad.
13. Muchas plantas responden al tacto. En los zarcillos, que responden con lentitud, la evidencia sugiere que intervienen las auxinas y el etileno. En el caso de respuestas más rápidas, como la de *Mimosa púdica*, se cree que el estímulo sensorial se traduce rápidamente a una señal eléctrica, semejante al impulso nervioso de los animales, que desencadena una señal química. Esta señal permeabiliza la membrana de las células motoras a los iones potasio y cloruro. Como consecuencia, el agua deja estas células que colapsan y así causan un movimiento de la hoja o del foliolo. En las plantas carnívoras como dionea, el impulso eléctrico que genera el contacto del insecto activaría una enzima que bombea H^+ hacia las paredes de las células epidérmicas de la bisagra de la trampa. Esto provoca una expansión celular rápida que cierra la trampa.

En síntesis *(Cont.)*

Comunicación entre las plantas: mensajes químicos

14. Muchas angiospermas producen compuestos tóxicos o de mal sabor, que funcionan como defensas poderosas contra los animales herbívoros. En algunas especies, la producción de estos compuestos se inicia o aumenta en respuesta al daño infligido a la planta por insectos masticadores o grandes animales. Es posible que las plantas puedan enviar mensajes de advertencia a sus vecinas de la misma especie, porque las hojas dañadas liberan una sustancia volátil que, al alcanzar las hojas de otra planta, genera la síntesis de productos químicos defensivos. La complejidad de las interacciones entre las plantas, hasta hace algunos años consideradas inexistentes o meramente marginales, ha llevado a postular que las poblaciones vegetales crecen como entidades integradas.

Cuestionario

1. *Agente naranja* es el título de un tema instrumental de la banda inglesa de rock *Depeche mode*, de un álbum de *Sodom* (un grupo alemán de *trash metal*) y el nombre de una banda californiana de música *punk*. Todas estas apelaciones hacen alusión a un producto herbicida usado por los Estados Unidos durante la guerra de Vietnam (llamado así por el color de las bandas pintadas en los barriles donde lo almacenaban). El *agente naranja* era una mezcla de 2,4-D y 2,4,5-T, dos sustancias que mimetizan los efectos del ácido indolacético. En el transcurso de la guerra, el ejército estadounidense aplicó desde el aire varios millones de litros de *agente naranja* y otros herbicidas sobre decenas de miles de kilómetros cuadrados de Vietnam, Camboya y Laos.

- **a.** ¿Qué efecto tenía el *agente naranja* sobre las plantas rociadas?
- **b.** ¿Cuál sería el motivo de estas aplicaciones?

2. Ciertas plantas emiten mensajes químicos que producen efectos sobre otros grupos de organismos, por ejemplo, los insectos.

- **a.** Imagine algunos ejemplos generales del tipo de efecto que podría tener sobre estos animales un mensaje químico proveniente de una planta.
- **b.** ¿Qué aplicación práctica podría tener el conocimiento integral de las sustancias que producen estos efectos?

3. Las plantas deben sincronizar sus actividades con las estaciones climáticas. Una de las claves que utilizan es la longitud del día (o de la noche). ¿Cuál es la ventaja de usar el fotoperiodo como indicador de la estación y no, por ejemplo, la temperatura?

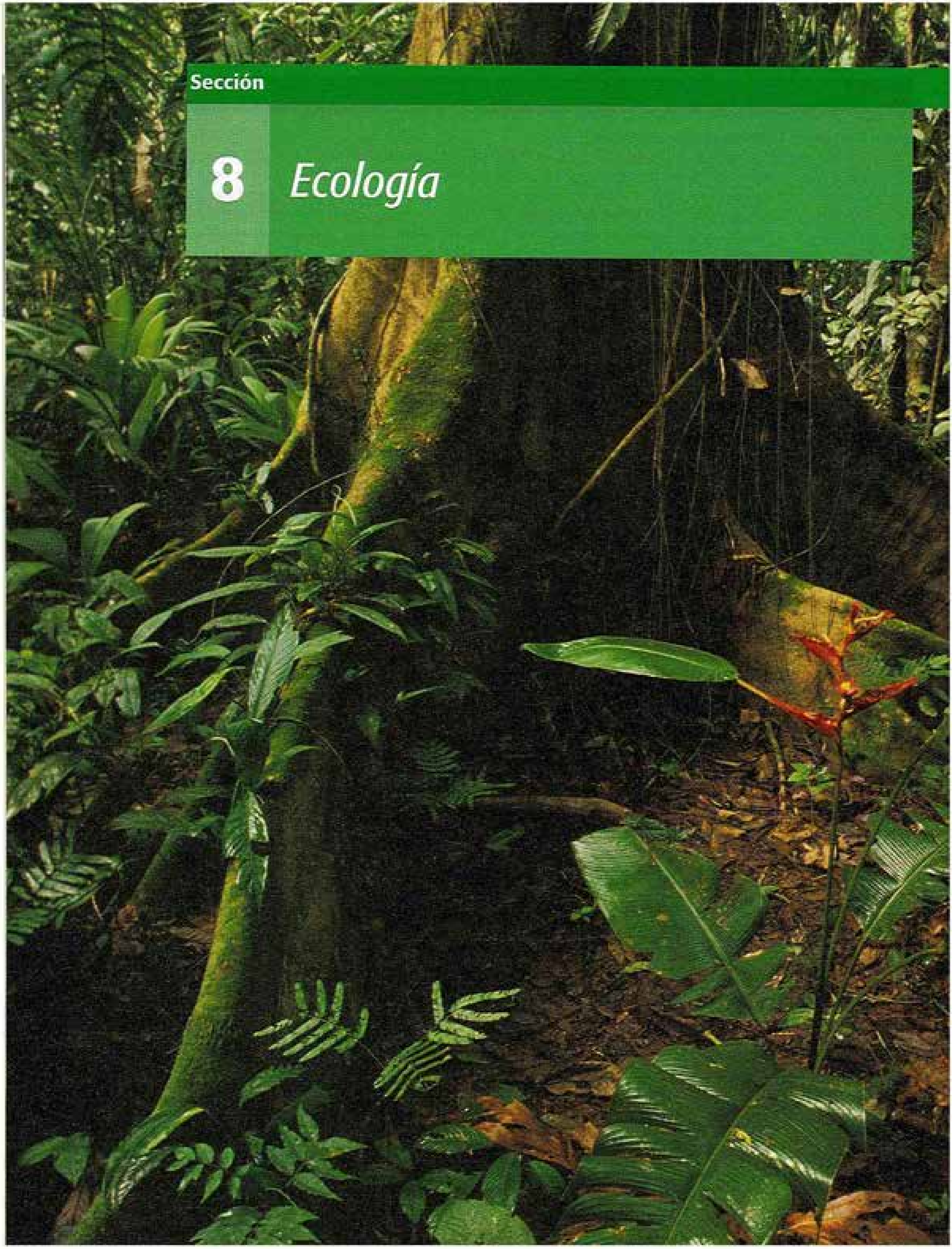
4. Si un día de otoño le regalan crisantemos en flor y decide mantenerlos en el interior de su casa. ¿Qué precauciones necesitaría tomar el siguiente otoño para asegurarse de que florezcan nuevamente?

5. En la década de 1980, el grupo dirigido por Peter Quail logró clonar el gen del fitocromo y estudiar la forma en que está regulada su expresión. Los investigadores demostraron que (i) la exposición a la luz roja disminuye considerablemente la cantidad de mRNA para fitocromo en plántulas de avena etioladas, (ii) una vez que se interrumpe la exposición a la luz roja, la cantidad de mRNA vuelve al nivel inicial. Explique estos resultados.

Sección 7 / Situación problemática 2
El papel de las hormonas

Sección

8 *Ecología*





Selva tropical de Costa Rica. Esta pequeña porción de selva invadida cientos de especies que interactúan en una compleja trama.

Capítulo 47



Estructura y dinámica de las poblaciones

Los consorcios, asociaciones, sociedades, simbiosis y competencias en la interacción entre organismos se extienden a escala global. La materia viva y no viva, el individuo y el entorno están delicadamente interconectados.

DORIAN SAGAN Y LYNN MARGULIS

La ecología es la más antigua y, a la vez, la más nueva de las ramas de la biología. Es la ciencia que estudia las interacciones que establecen los organismos entre sí y con su ambiente físico. Intenta descubrir de qué manera los seres vivos afectan y son afectados por los factores bióticos y abióticos y definir el modo en que estas interacciones determinan tanto los tipos como las cantidades de organismos que se encuentran en un lugar determinado y en un momento dado.

Si bien este tipo de interrogantes son tan antiguos como la inquisidora mente humana, la ecología como ciencia formal es relativamente joven, ya que se constituyó como tal cuando los biólogos lograron identificar y analizar una multitud de variables que afectan a los organismos en su ambiente natural, estudiarlas cuantitativamente y construir modelos, establecer hipótesis y someter a prueba las predicciones que surgieran de esas hipótesis. Los grandes ecólogos de hace 40 años, que establecieron los fundamentos de la ecología moderna, eran atentos observadores de la naturaleza; sus continuadores, observadores igualmente atentos cuando recolectan los datos requeridos para formular y poner a prueba hipótesis, también suelen ser excelentes en cálculo, en estadística y en el diseño de modelos computacionales. Comenzaremos esta sección examinando algunos de los factores que afectan el tamaño de las poblaciones y analizaremos los diferentes tipos de relaciones que pueden establecerse entre dos o más poblaciones. En los siguientes capítulos de esta sección, abordaremos el estudio de las comunidades, definiremos sus límites, analizaremos las múltiples interacciones que ocurren entre las diversas poblaciones que las constituyen y consideraremos la dinámica de sus cambios a través del tiempo y del espacio. Posteriormente analizaremos las relaciones que se establecen entre las comunidades y su ambiente físico, en los ecosistemas. Finalizaremos la sección con un panorama de la biosfera, las intervenciones humanas y los cambios globales.

Propiedades de las poblaciones

¿Por qué algunas especies son raras y otras abundantes? ¿Por qué una especie presenta una densidad poblacional baja en un sitio y una densidad alta en otros? ¿Qué factores determinan fluctuaciones en la abundancia de distintas especies? Éstas y muchas otras preguntas surgen frecuentemente cuando se analizan la clase y el número de organismos en un determinado ambiente o se compara la biota presente en diferentes ambientes. En 1970, el biólogo alemán-estadounidense Ernst Mayr (1904-2005) definió a la población

Galería de imágenes

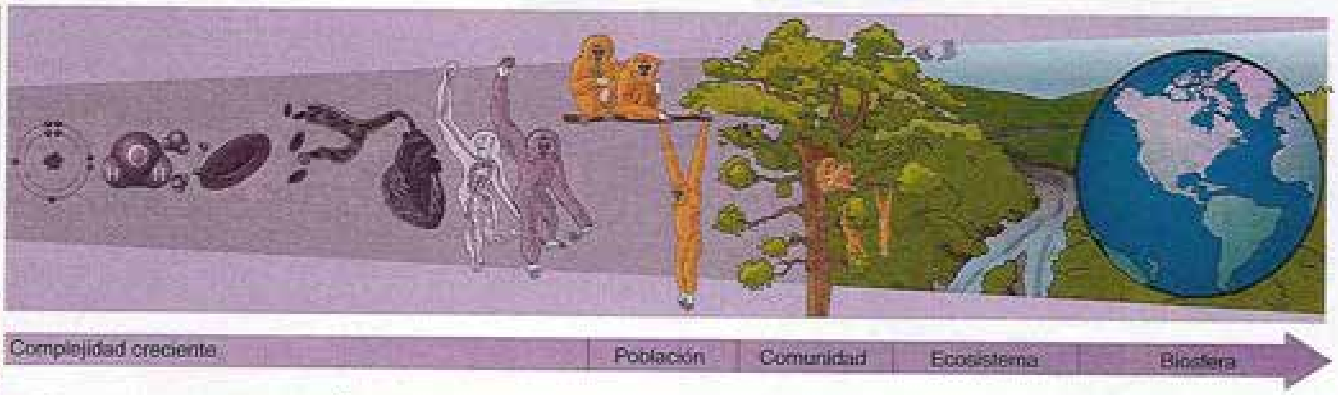


Fig. 47-1. NIVELES DE ORGANIZACIÓN QUE ESTUDIA LA ECOLOGÍA. *En este esquema, los niveles de organización que interesan a la ecología se destacan en color.*

como el conjunto de individuos que habitan en una localidad dada y pueden intercambiar material genético. En el capítulo 18, retomando y ampliando la propuesta de Mayr, definimos a la población como un grupo de organismos de la misma especie que se reproducen entre sí y que conviven en el espacio y en el tiempo. El conocimiento de la dinámica espacial y temporal de las poblaciones es esencial para los estudios de las diversas interacciones entre los grupos de organismos y tiene, además, una importancia práctica enorme. Por ejemplo, en la explotación pesquera es económicamente valioso alcanzar una colecta máxima y, a la vez, garantizar la recolección en años posteriores. Esto requiere, entre otros factores, la determinación del número de peces que se pueden capturar cada año procurando que el tamaño poblacional se mantenga dentro de sus rangos característicos para no poner en riesgo la continuidad y el rendimiento de la actividad. La identificación de las especies en peligro de extinción y las estrategias de intervención que pueden contribuir a evitarla también dependen del conocimiento de la dinámica de las poblaciones. Otras actividades que dependen de un conocimiento similar son, por ejemplo, la planificación de programas de control de plagas con el objetivo de evitar que tengan consecuencias dañinas para otros organismos (véase más adelante ensayo 47-2), y la predicción del curso de enfermedades infecciosas, incluidas enfermedades humanas como el SIDA, para mejorar su tratamiento.

Niveles de organización

Como vimos en el capítulo 1, en cada nivel de organización emergen nuevas propiedades (fig. 47-1). Una molécula tiene propiedades diferentes de las de sus átomos constitutivos, una célula tiene propiedades diferentes de las de sus moléculas constitutivas y un organismo multicelular tiene propiedades diferentes de las de sus células constitutivas. De un modo semejante, una población tiene propiedades muy diferentes de las de los individuos que la componen.

Entre las propiedades que caracterizan a las poblaciones se encuentran los **patrones de crecimiento**, de **mortalidad**, la **estructura etaria** (de edades), la **densidad** y la **disposición espacial**.

Patrones de crecimiento de la población

El eminente ecólogo inglés Charles Elton (1900-1991) notó ya en la década de 1930 que "ninguna población animal sigue siendo la misma durante un período prolongado y... los tamaños de la mayoría de las especies están sujetos a fluctuaciones violentas". La noción popular que sostiene que "la naturaleza se encuentra en equilibrio" y que las poblaciones generalmente alcanzan un estado de equilibrio ha sido objeto de severas críticas por parte de numerosos ecólogos contemporáneos. Como puede observarse en los ejemplos de la figura 47-2, el tamaño de una población puede variar notablemente durante un lapso de varios años (fig. 47-2).

Es importante comprender por qué fluctúan los tamaños de las poblaciones de una especie determinada ya que estas fluctuaciones pueden tener efectos profundos, tanto positivos como negativos, sobre las poblaciones de otras especies, incluida la especie humana. Por ejemplo, a principios del siglo XX se produjo un incremento enorme en una población de ratones de campo en Kern County, California, que llevó a la aparición de miles de individuos por hectárea. Esto no sólo provocó la devastación de las cosechas, sino también la infestación de plazas y hogares, con los consecuentes perjuicios económicos y sanitarios. Las poblaciones también pueden reducir su tamaño en forma brusca: un campo que en junio estuvo plagado de estos ratones, en julio prácticamente puede carecer de ellos (recuadro 47-1, *Organismos y poblaciones. ¿Dónde están? ¿Cómo se delimita un organismo?*).

Como observó Darwin hace unos 150 años, el potencial reproductivo de las especies es muy alto. Por ejemplo, se puede calcular que una mosca hembra que produzca 120 huevos (la mitad de los cuales desarrollarán hembras), al cabo de siete generaciones originaría casi 6×10^{12} moscas (cuadro 47-1). En el caso de una bacteria, que tarda 20 minutos en producir una nueva generación, pueden originarse ocho al cabo de una hora, 512 en tres horas y 262.144 en seis horas. Pocas poblaciones, sin embargo, crecen conforme a su máximo potencial reproductivo.

La tasa de crecimiento de una población, es decir, el cambio del número de individuos que conforman la población a través del tiempo, es igual al producto de la tasa de reproducción *per capita* (por individuo) multiplicada por el número de individuos ya presentes.

$$R_{t+1} = r \cdot N_t$$

En esta expresión matemática, que permite calcular el crecimiento que ocurre entre un intervalo y el siguiente, R representa la tasa de crecimiento de la población en el intervalo de tiempo posterior ($t + 1$), r la tasa de reproducción *per capita* y N el número de individuos presentes en el intervalo de tiempo anterior (t). La tasa de crecimiento de la

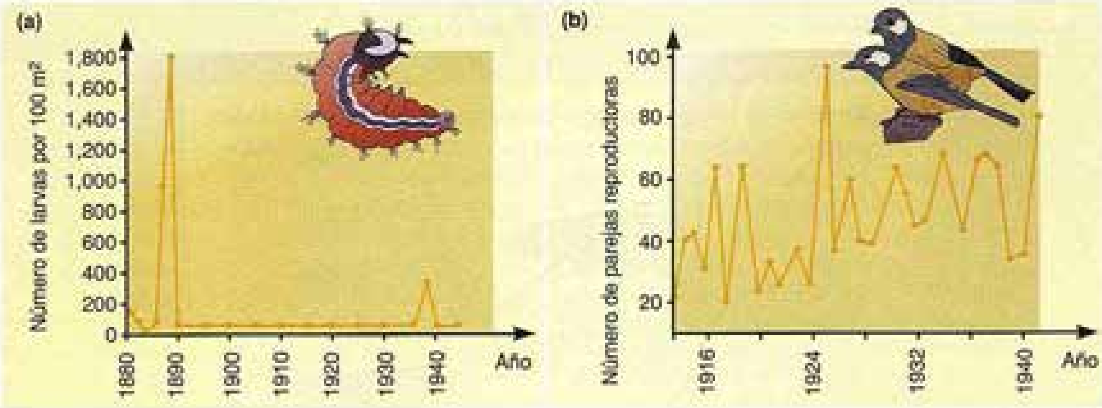


Fig. 47-2. FLUCTUACIONES EN LA DENSIDAD Y EN EL TAMAÑO DE UNA POBLACIÓN. ***(a)*** *Densidad de la población de pupas de la polilla esfinge (Dendrolimus pini) registrada durante un período de 60 años en un bosque de coníferas de Alemania.* ***(b)*** *Variaciones en un período de 30 años en el tamaño de la población reproductiva del carbonero común (Parus major) observada en una localidad de los Países Bajos. Las fluctuaciones del tamaño durante este período se deben probablemente a la interacción entre diversas variables bióticas y abióticas, así como a factores aleatorios.*

Recuadro 47-1

Organismos y poblaciones. ¿Dónde están? ¿Cómo se delimita un organismo?

Numerosos organismos presentan formas variadas a lo largo de su vida. Por ejemplo, los insectos con metamorfosis completa (u holometábolos), pasan por la etapa de huevo, a veces se convierten en larvas o pupas y luego en adultos. A su vez, las formas correspondientes a los sucesivos estadios pueden habitar distintos ambientes: los mosquitos inmaduros son acuáticos y los adultos, terrestres o aéreos. Otro ejemplo es el del esporozoo del género *Plasmodium* (véase cap. 25, Apicomplejos o esporozoos) que tiene un ciclo de vida con varias etapas; estas etapas transcurren en el torrente sanguíneo, en las células hepáticas, en los glóbulos rojos de los seres humanos y en el tracto digestivo, la hemolinfa y las glándulas salivales de los mosquitos *Anopheles*.

Estos ejemplos muestran que diferentes estadios pueden tener distintos requerimientos, eventualmente diferentes depredadores y presentar distintos parámetros poblacionales (tasas de mortalidad, migración, etc.). Por eso, para estudiar la estructura de ciertas poblaciones, es necesario reconocer y analizar cada estadio.

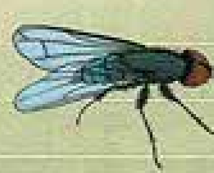
En ciertos casos, contar organismos puede ser problemático. Los organismos con desarrollo directo como peces, perros o aun en el caso de los ejemplos anteriores, que tienen varios estadios diferentes, no presentan complicaciones para su conteo. Sin embargo, en el caso de muchas plantas y de algunos animales, los criterios para realizar un conteo son más difíciles de establecer. Esto ocurre con los corales, las esponjas y los briozoos (véase cap. 28), organismos que crecen mediante la repetición de formas o módulos (hojas, ramas, pólipos) y no tienen un número de partes o una forma predeterminada. A ello se suma que, con dependencia de las condiciones del ambiente en el que creció y de los vecinos que tuvo, el tamaño y la forma de cada individuo pueden variar mucho aunque se trate de ejemplares de la misma edad (por ejemplo, el número de hojas de un arbusto o la cantidad de pólipos de un coral depende de estos factores). Algunos organismos, además, se replican lateralmente como las plantas a través de rizomas o estolones y producen nuevos ejemplares por reproducción asexual que se podrían contar como plantas diferentes. Inicialmente, estas partes pueden estar conectadas y formar parte de una misma población, pero cuando se separan, como la lenteja de agua *Lemna*, pueden colonizar cuerpos de agua y constituir una nueva población de plantas que son independientes, pero que provienen de un mismo individuo fundador; se trata de clones. En los organismos que se propagan asexualmente, contar formas de vida independientes puede no ser representativo del número de cigotos que sobrevivieron. Esto hizo que los ecólogos estadounidenses S. Kays y J. L. Harper en 1974 definieran el concepto de *genet*, que se refiere a la identificación del individuo genético, entendido como el producto de un cigoto. De esta forma, según el tipo de estudio que se realice, el número de ejemplares o el de individuos genéticos se pueden considerar como unidades.

población indica el número de individuos que habrá luego de transcurrido el intervalo de tiempo (por ejemplo, $R_{t+1} = N_{t+1}$). Ese intervalo será definido por el investigador, conforme a las necesidades del estudio que esté realizando y a parámetros biológicos, como la duración del ciclo de vida de los organismos considerados, que puede ser un mes, un año, un día. La tasa de crecimiento *r* puede ser mayor que 1, en cuyo caso la población aumentará de tamaño, pero si es menor que 1, la población irá decreciendo hasta extinguirse.

En una población dada, en ausencia de migración neta (movimiento de individuos desde otras poblaciones de la especie o hacia

Cuadro 47-1. *Capacidad reproductiva de la mosca doméstica (Musca domestica)**

Generación	Número de moscas si sobrevivieran todas
1	120
2	7.200
3	432.000
4	25.920.000
5	1.555.200.000
6	93.312.000.000
7	5.598.720.000.000



*En un año, se producen aproximadamente siete generaciones. Los números están basados sobre las siguientes premisas: cada hembra pone 120 huevos por generación; cada mosca sobrevive sólo una generación y la mitad de las moscas son hembras. Adaptado de E. J. Kormondy, *Concepts of Ecology.* Prentice Hall, Inc., Englewood Cliffs, N. J., 1969.

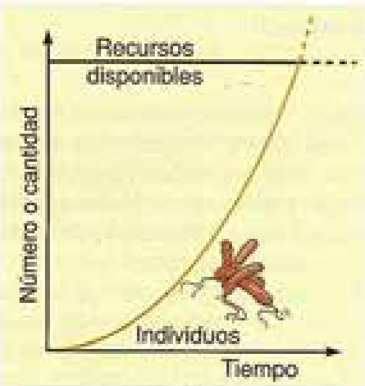


Fig. 47-3. LA TASA DE CRECIMIENTO POBLACIONAL. *Aunque la tasa de crecimiento per cápita permanece constante, la tasa de crecimiento de la población aumenta rápidamente a medida que se incrementa el número de individuos reproductores. El crecimiento exponencial es característico de poblaciones pequeñas con acceso a recursos abundantes, como los microorganismos que se cultivan en laboratorio.*

ellas), el cambio en el tamaño poblacional es igual a la tasa de natalidad menos la tasa de mortalidad. Así, la tasa de crecimiento puede ser igual a cero, positiva o negativa (como lo es en la actualidad para la población humana en algunos países).

Cuando el número de individuos aumenta a un ritmo constante, se dice que una población aumenta con un *crecimiento exponencial.*

Como puede verse en la figura 47-3, aunque la tasa de crecimiento *per capita* permanece constante, la tasa de crecimiento de la población aumenta notablemente a lo largo del tiempo (fig. 47-3). El crecimiento exponencial es muy suave al comienzo pero luego se acelera rápidamente a medida que aumenta el número de individuos capaces de reproducirse en cada generación. El crecimiento de microorganismos cultivados en el laboratorio, donde nuevos nutrientes son provistos en forma constante, es el que más se aproxima a la curva de tipo exponencial. El crecimiento reciente de la población humana es otro muy buen ejemplo de este tipo de crecimiento (véase ensayo 47-1, *La explosión de la población humana*).

Sin embargo, en general, una población no puede seguir creciendo exponencialmente durante largo tiempo, ya que el crecimiento se ve limitado por ciertas restricciones impuestas por el ambiente, tales como la escasez de alimento, de espacio, de O_2, de sitios de anidación o de escondite, así como por la acumulación de sus propios productos de desecho, el incremento de la competencia o de la depredación sobre la población. En la naturaleza, el crecimiento exponencial de corto plazo es característico de las "especies oportunistas" que invaden un área, usan rápidamente los recursos locales y luego entran en una fase de vida latente (huevos, semillas o esporas) o emigran. Ciertas malezas e insectos que se desarrollan asociadas con cultivos son ejemplos de organismos oportunistas.

Patrones de mortalidad

Otra propiedad importante que afecta tanto el tamaño como la composición de una población es su *patrón de mortalidad*. Existen diferentes patrones en la naturaleza, que en general se presentan en combinación. En la figura 47-4 se muestran tres patrones diferentes (fig. 47-4). En un estudio realizado en una población de chingolos de la Bahía de San Francisco, Estados Unidos, se estimó que de cada 100 huevos puestos, 26 se pierden antes de la eclosión. De las 74 crías nacidas, sólo 52 pueden abandonar el nido y, de éstas, al cabo del primer año sólo sobreviven 10. Estos individuos se reproducen durante la siguiente estación pero, durante el año siguiente, el 43% de ellos mueren, de modo que sobreviven sólo 6 de los 100 originales. Una vez que el ave sobrevive más allá de su primer año tan riesgoso, la tasa de mortalidad permanece más o menos constante durante los años siguientes. Así, la curva de supervivencia temprana de los chingolitos se asemeja a la de la ostra, tal como se muestra en la figura 47-4, mientras que la curva posterior es más semejante a la de *Hydra*.

ENSAYO 47-1

La explosión de la población humana

C/S

Se estima que hace aproximadamente 25.000 años, la Tierra estaba habitada por alrededor de 3 millones de personas. Hace unos 10.000 años, por poco más de 5 millones. En este punto comenzaron a establecerse comunidades agrícolas. En los 5.000 años siguientes, la difusión de la agricultura y el consiguiente incremento de la población humana llevó a la población mundial a cerca de 100 millones de individuos en el año 3000 a. C. (Fig. a). Desde el año 3000 a. C. hasta cerca de 1650 d. C., este crecimiento se hizo más lento; la población alcanzó los 500 millones. Alrededor de esta época, sin embargo, comenzó el desarrollo de la ciencia, la tecnología y la industrialización, lo cual introdujo cambios profundos en la producción de bienes en las sociedades humanas y en sus relaciones con la naturaleza. Entre 1650 y 1850, la población se duplicó a 1.000 millones y luego se duplicó de nuevo hacia 1930, en que llegó a los 2.000 millones.

En 1998, había 5.920 millones de personas en nuestro planeta y en la actualidad la población está creciendo a una tasa anual del 1,3%. Esto significa un incremento neto en la población mundial de cerca de 147 personas por minuto, más de 212.000 por día y casi 77 millones por año. Las Naciones Unidas celebraron la llegada del bebé 6.000 millones a mediados de octubre de 1999. Si esta tasa de crecimiento se mantiene, en el año 2050 habrá unos 8.900 millones de personas sobre la Tierra.

Como vimos, la tasa de incremento de una población es el resultado de la relación entre las tasas de natalidad y de mortalidad. La influencia relativa de estos dos factores ha variado en diferentes épocas de la historia de la humanidad. En el período transcurrido entre 25.000 y 10.000 años atrás, cuando el hombre vivía como cazador recolector, la baja tasa de incremento resultaba posiblemente de una tasa de natalidad baja causada por factores fisiológicos. En algunas sociedades de cazadores recolectores actuales, una mujer es incapaz de concebir un niño antes de los 19 o 20 años. En comparación con otras sociedades humanas contemporáneas, en esas sociedades la mujer tiene su primer hijo a una edad mayor y el intervalo entre el nacimiento de los hijos es más largo; estos factores se combinan y producen una tasa de natalidad mucho menor en la población. Se ha sugerido también que las dificultades para transportar a los niños pequeños en las sociedades nómadas debe haber creado presiones sociales para que transcurrieran intervalos más largos entre los alumbramientos.

Se considera que los cambios en la cultura y en la alimentación que acompañaron el paso hacia un modo de vida agrícola pueden haber dado por resultado los espectaculares incrementos de población que ocurrieron hace 5.000 a 10.000 años. Las razones para la desaceleración posterior del crecimiento de la población no se conocen con certeza. Es probable que un aumento de los contagios de enfermedades infecciosas, cuando las personas vivían hacinadas en las comunidades agrícolas, haya sido un factor contribuyente. Aunque la población continuó creciendo, el incremento de la mortalidad –en particular entre los niños– tenía un efecto amortiguador sobre la tasa de crecimiento.

El enorme incremento reciente de la población mundial es principalmente el resultado de la disminución en las tasas de mortalidad, en especial entre los jóvenes, como se muestra en la figura b. Al mismo tiempo, la estructura etaria en muchos países es tal que aun si las tasas de natalidad cayeran espectacularmente, pasarían muchos años hasta que el crecimiento de la población comenzara a estabilizarse.

(a)



*Patrones de crecimiento de la población humana. **(a)** En los últimos 25.000 años, la población humana ha aumentado desde unos 3 millones hasta más de 6.000 millones.*

Continúa

ENSAYO 47-1 (Cont.)

La explosión de la población humana

(b)



***(b)** En muchos países, la tasa de mortalidad cayó rápidamente desde 1940 y se produjo un rápido crecimiento poblacional. La caída en la tasa de mortalidad es el resultado de mejoras en los servicios médicos, en la dieta y en el control de los mosquitos portadores de malaria mediante la aplicación de DDT. Nótese que la tasa de natalidad también ha comenzado a caer. El área coloreada indica el crecimiento de la población en ausencia de inmigración o emigración neta. Los datos que se muestran aquí son de la isla de Sri Lanka (ex Ceilán), al sur de la India.*

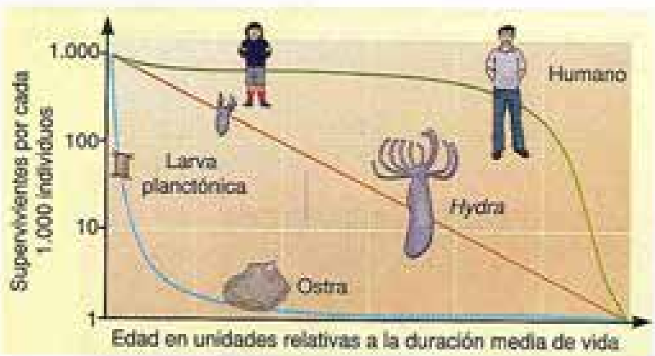


Fig. 47-4. ALGUNAS CURVAS DE SUPERVIVENCIA. *En las ostras, la mortalidad es extremadamente elevada durante la etapa larvaria de vida libre, pero una vez que el individuo se adhiere a un sustrato favorable la expectativa de vida aumenta. En la Hydra, la tasa de mortalidad es la misma en todas las edades. En nuestra propia especie, la mortalidad máxima ocurre en un lapso relativamente breve al final de la vida adulta.*

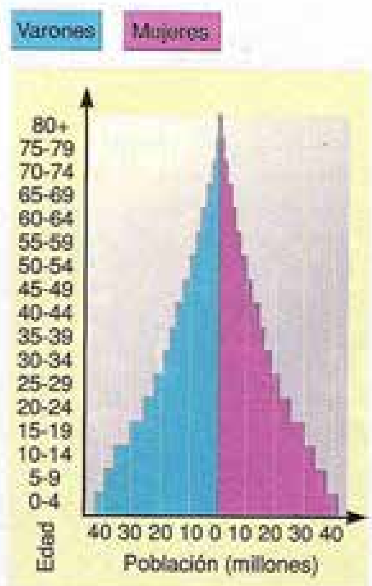


Fig 47-5. ESTRUCTURA DE EDADES DE LA POBLACIÓN HUMANA DE LA INDIA. *Esta forma piramidal es característica de las naciones en vías de desarrollo, donde la mitad de la población tiene menos de 20 años. En ausencia de emigración, el tamaño de la población puede permanecer constante si las tasas de mortalidad son tan elevadas como las tasas de natalidad. Incluso si los miembros de la generación actual de la India limitaran el tamaño de sus familias a uno o dos hijos por pareja (que reduciría la tasa actual de natalidad a la mitad), el crecimiento de la población no se nivelaría hasta aproximadamente el año 2040 y lo haría a un nivel muy por encima de los mil millones de habitantes.*

Estructura de edades

El patrón de mortalidad de una población afecta a su vez otra propiedad importante de la población: su estructura etaria, es decir, la proporción de individuos de diferentes edades que se encuentran en la población. En las especies en las cuales la duración de la vida excede la edad reproductiva, el conocimiento de la estructura etaria permite predecir cambios futuros en el tamaño de la población. Por ejemplo, si una gran proporción de una población está en edad reproductiva o es aún más joven, como ocurre con la población humana de la India (fig. 47-5), puede pronosticarse que la tasa de crecimiento de la

Galería de imágenes

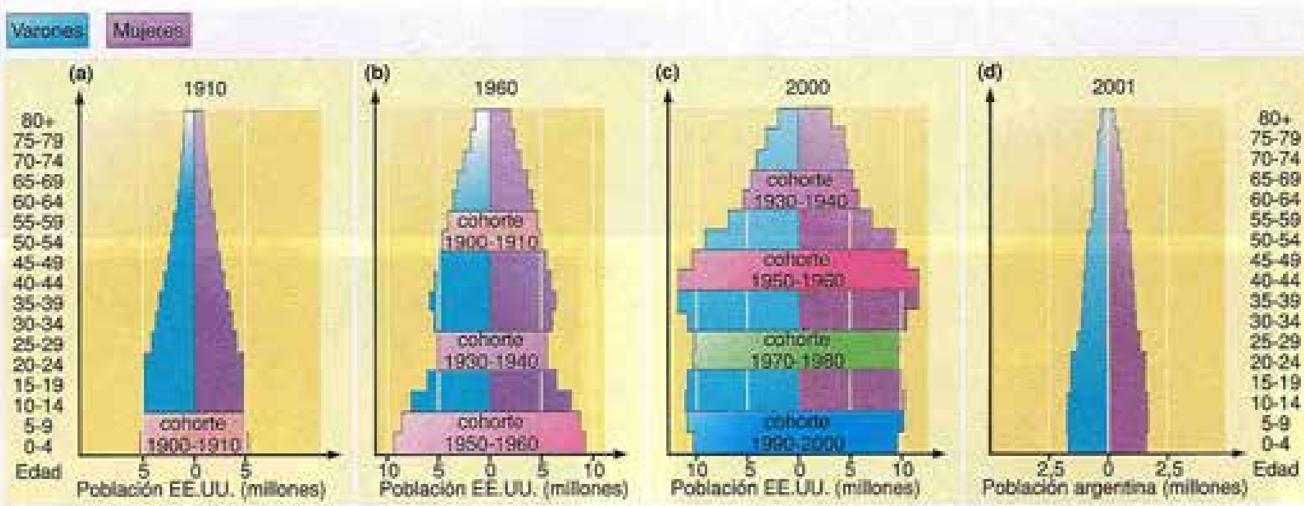
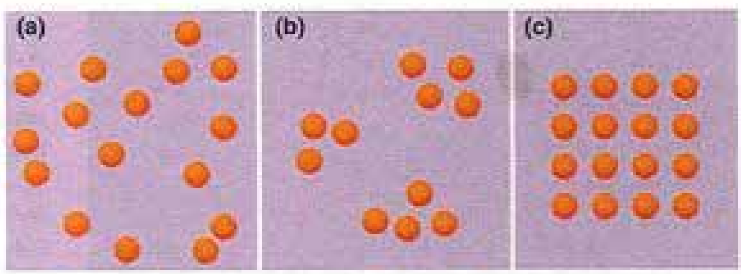


Fig. 47-6. ESTRUCTURA DE EDADES DE DOS POBLACIONES DIFERENTES. ***(a)*** *Estados Unidos. En 1910, la gráfica de la estructura de edades tenía la forma de pirámide, aunque su base –o sea el número de personas en los grupos etarios más jóvenes– no era tan grande como la de la India.* ***(b)*** *y* ***(c)*** *En años posteriores, la proporción de población que tiene más de 40 años ha aumentado constantemente. Nótese la disminución en el crecimiento de la población durante los años de la depresión de 1930 a 1940 y el pico producido por la "explosión de bebés" en la década de 1950 a la que contribuyeron la distensión de la posguerra y un período de gran prosperidad económica. Aunque las tasas de natalidad son bajas, el incremento del número de individuos durante la década de 1950 se reflejó en un aumento en el crecimiento de la población de la década de 1980, cuando los bebés de la "explosión" alcanzaron la edad reproductiva. El término "cohorte" se refiere al grupo de individuos nacidos durante la década indicada.* ***(d)*** *Argentina. La tasa de fecundidad (número de hijos por mujer en edad reproductiva) actualmente es de sólo 2,6, valor próximo a 2,3 que es el valor mínimo de reposición que permite que la población total no disminuya. No obstante, en el gráfico se puede observar que la población está lejos de estabilizarse: en la pirámide se nota un ensanchamiento en la generación nacida en la década de 1970 y principios de 1980. En la actualidad, esta población ya se encuentra en edad reproductiva y aumentará los valores de población total.*

Fig. 47-7. LOS TRES PATRONES BÁSICOS DE DISPOSICIÓN ESPACIAL. ***(a)*** *Al azar,* ***(b)*** *agrupado y* ***(c)*** *regular. Los círculos pueden representar individuos de la misma especie, poblaciones de la misma especie o poblaciones de especies diferentes. La determinación de los patrones de distribución requiere una observación cuidadosa y el trazado de mapas precisos, repetidos en diversas áreas y en momentos diferentes.*



población será alta. La estructura de edades de la población de los Estados Unidos (fig. 47-6) puede explicar por qué el tamaño de la población continuó incrementándose a pesar del hecho de que, en promedio, actualmente las parejas jóvenes (entre 20 y 30 años) están teniendo poco menos de dos hijos. Otra razón para este incremento es la inmigración continua. A medida que el crecimiento de la población se hace más lento, la estructura etaria se va tornando constante. Finalmente, una población que no está creciendo alcanza una estructura etaria estable.

Densidad y disposición espacial

Hay otras dos propiedades de una población que están interrelacionadas: la densidad y la disposición espacial.

La densidad de una población es el número de individuos por unidad de área o de volumen, por ejemplo, el número de paramecios por cm^3 en un estanque, de ejemplares de diente de león (*Taraxacum officinale*) por m^2 de césped, o de ratones de campo o de robles por hectárea. La descripción de la disposición espacial, es decir, el patrón de ubicación de los organismos dentro del espacio bidimensional o tridimensional, suministra información adicional sobre la población.

En la figura 47-7 se muestran tres patrones básicos de disposición espacial (fig. 47-7). Ellos son:

- *Al azar*. El espaciamiento entre los individuos es irregular y la presencia de un individuo no indica la probabilidad de encontrar a otro en la vecindad, ya que su localización no afecta de manera directa la ubicación de otros.
- *Agrupado*. Los individuos se encuentran reunidos en manchones y la presencia de un individuo aumenta la probabilidad de encontrar a otro en la vecindad.
- *Regular*. Los individuos están espaciados de manera uniforme dentro del área y la presencia de un individuo disminuye la probabilidad de encontrar a otro en la vecindad.

(a)

(b)

(c)

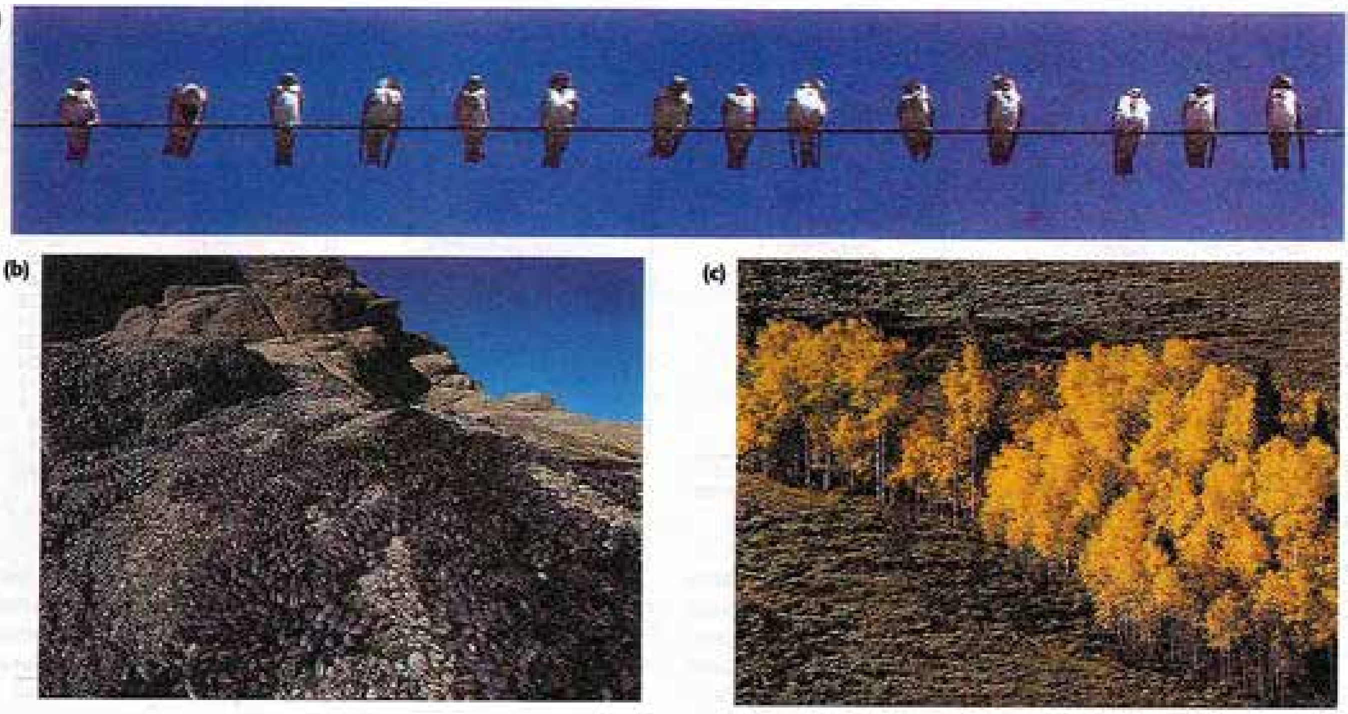


Fig. 47-8. ALGUNOS EJEMPLOS DE PATRONES DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL. ***(a)*** *Las golondrinas, al igual que muchas otras aves, muestran una distribución regular cuando están posadas en los alambres telefónicos o en los cables de electricidad.* ***(b)*** *Los mejillones muestran un patrón de distribución agrupado y* ***(c)*** *los álamos exhiben patrones típicos de distribución agrupada.*



Fig. 47-9. JARILLA ARBUSTIVA. *Esta especie que crece en Bajo de Véliz, provincia de San Luis, en el oeste de Argentina, es afín a la de Norteamérica, cuya densidad y patrones de distribución varían notablemente en relación con los niveles de precipitación.*

Diversos factores, tanto abióticos como bióticos, pueden afectar la disposición espacial de una población (fig. 47-8). Entre ellos, la distribución de los recursos esenciales. Si, por ejemplo, hay agua disponible sólo en manchones, los miembros de una población de determinadas especies vegetales se agruparán en las cercanías de estos manchones. En los vertebrados, los patrones de disposición a menudo reflejan el comportamiento social. Los individuos de una especie altamente territorial suelen exhibir un espaciamiento regular, mientras que los individuos de especies altamente gregarias tienden a encontrarse agrupados.

Los patrones de disposición espacial pueden variar estacionalmente o en diferentes etapas del ciclo vital. En muchos invertebrados marinos, la disposición espacial de las larvas es diferente de la de los adultos. Muchas especies de aves muestran un patrón de disposición regular durante la estación reproductiva, cuando el comportamiento territorial se encuentra en su punto máximo, pero exhiben una distribución agrupada durante el resto del año. Los patrones de disposición también pueden variar de acuerdo con las fluctuaciones en los recursos más importantes. Por ejemplo, la densidad y la disposición de los arbustos de jarilla que crecen en los desiertos del sudoeste de los Estados Unidos se encuentran correlacionadas con las precipitaciones anuales. En áreas de precipitaciones relativamente elevadas, la densidad de las plantas de jarilla es alta y el patrón de disposición es agrupado (fig. 47-9), mientras que en regiones donde la precipitación es baja la densidad de estas plantas también es baja y los patrones de disposición espacial son regulares. En las áreas con precipitaciones intermedias, la densidad de los arbustos de jarilla también es intermedia, pero el patrón de disposición espacial no es ni agrupado ni regular, sino al azar.

El patrón de disposición espacial que se observa en una población o especie determinada también depende de la escala de observación. A escala local –unos pocos metros o kilómetros cuadrados, por ejemplo–, una especie puede mostrar una disposición al azar o regular. Sin embargo, cuando se examina a una escala mayor, por ejemplo, abarcando to-

do un continente, la misma especie puede mostrar una disposición espacial agrupada. Por ejemplo, los lobos forman jaurías, de modo que tienen una distribución agrupada, pero si se estudia el tema a mayor escala, se observará que las jaurías muestran una distribución regular, ya que cada una de estas unidades defiende un territorio particular.

Estrategias de vida

A lo largo de su vida, las proporciones relativas entre las cantidades de tiempo y de energía que los organismos asignan a distintas actividades varían. Por ejemplo, un aumento en el tiempo y la energía dedicados a la búsqueda de alimento implica una reducción en el tiempo y la energía disponibles para el cuidado de las crías. El balance en la distribución de energía destinada al mantenimiento de las funciones vitales (por ejemplo, a la resistencia a patógenos), al crecimiento y a la reproducción da por resultado un patrón al que suele denominarse *estrategia adaptativa*, que hará a cierta población competitivamente exitosa en ciertas condiciones ambientales. Algunos autores utilizan el término *historias de vida* para denominar a estas estrategias.

Estrategias r y K

Sobre la base del estudio de numerosas poblaciones naturales, se han descrito dos estrategias reproductivas básicas (cuadro 47-2). El investigador inglés-estadounidense George E. Hutchinson (1903-1991) designó a estas estrategias reproductivas alternativas **pródigas** y **prudentes**, porque, según señaló, los aparentes juicios de valor de estos vocablos no implican éxito o fracaso. La estrategia "pródiga", es decir la capacidad de producir un gran número de descendientes, aunque una alta proporción de ellos no logre sobrevivir, puede ser exitosa en ciertas circunstancias en las que la estrategia "prudente", es decir, producir un número bajo de descendientes con una proporción alta de sobrevivientes, no lo es. Para otros, la definición de pródigo es equiparable a oportunista y la de prudente se vincula con la idea de equilibrio. En general, la estrategia pródiga u oportunista parece resultar exitosa para especies que presentan ciclos de vida cortos y crecimiento rápido –como ciertas malezas anuales que colonizan campos abiertos–, mientras que la estrategia prudente o de equilibrio parece ser característica de poblaciones que se distinguen por tener mayor longevidad y crecimiento lento. Los investigadores estadounidenses Robert MacArthur (1930-1972) y Edward O. Wilson denominaron a estas dos **estrategias r** y **K** respectivamente, ya que en las ecuaciones matemáticas que definen el crecimiento de una población *r* representa la tasa de crecimiento *per capita* y *K* representa el número máximo de individuos que puede sostener un ambiente.

La caracterización del tipo de estrategia reproductiva que presenta una población determinada proporciona información sobre el tipo de ambiente en el que ha evolucionado, en el cual ese tipo de estrategia es supuestamente más exitoso.

Como se expone en el cuadro 47-2, cada par de características representa extremos hipotéticos en un continuo de posibilidades. La situación de una población dentro de este continuo depende de las presiones de selección natural que estén actuando y, en gran parte, de otras propiedades de la población, como la tasa de mortalidad y la estructura de edades, así como de las propiedades del medio con el que interactúa. Por lo general, cada uno de estos dos patrones no se observan en forma pura. Muchas especies tienen claramente características

Cuadro 47-2. *Dos estrategias reproductivas alternativas*

Pródiga (estrategia r)	Prudente (estrategia K)
Muchas crías	Pocas crías
Crías de tamaño pequeño	Crías de tamaño grande
Maduración rápida	Maduración lenta
Poco o ningún cuidado de cría	Cuidado de cría intenso

Figura interactiva

que corresponden a la estrategia *r*, pero también otras representativas de la estrategia *K*. Por ejemplo, algunas especies de estrellas de mar que habitan en la zona intermareal producen un gran número de huevos y al mismo tiempo tienen un ciclo de vida largo. Asimismo, existen especies que exhiben estrategias *r* en algunas etapas de su ciclo vital y estrategias *K* en otras.

Reproducción temprana o tardía

Consideremos el caso de una planta con una expectativa de vida muy breve, por ejemplo, una planta anual con flor. Toda su energía está puesta en la reproducción. El resultado es, en general, una gran profusión de semillas que incrementa la probabilidad de que por lo menos algunas de ellas sobrevivan, maduren y se reproduzcan. Por otra parte, un roble, una vez que se ha establecido en un lugar, tiene una expectativa de vida muy larga, de más de 100 años. Sin embargo, enfrenta otro problema: la probabilidad de que su progenie encuentre un espacio en el suelo del bosque es muy pequeña. El roble crecerá tan alto como pueda durante 20 años o más (la altura ayuda a la dispersión de las semillas); luego producirá una cantidad moderada de semillas, cada año, por el resto de su vida. De esta manera, las semillas tendrán posibilidades de establecerse cada año y es probable que ese roble produzca más progenie sobreviviente que si hubiese invertido la misma cantidad de energía en un único gran esfuerzo. La reproducción temprana o tardía puede ejercer una gran influencia en la tasa de crecimiento de la población. Volvamos al ejemplo de la mosca del cuadro 47-1. Si el tiempo de generación (el intervalo entre la puesta de huevos y el momento en el que el individuo de la nueva generación se aparea y deposita huevos) se abreviara sólo 2 días, habría tiempo para una generación adicional en cada estación. El número total de progenie posible por cada estación se incrementaría en 330×10^{12}.

Sin embargo, la precocidad no siempre es beneficiosa. En muchas especies de grandes mamíferos, la tasa de supervivencia juvenil está correlacionada con la experiencia de la madre, su tamaño o su posición social, parámetros que con frecuencia están determinados por su edad. En estas situaciones, la selección natural favorece una reproducción demorada.

La población y su entorno

Como ya se analizó, las fluctuaciones en el tamaño y la densidad de las poblaciones están dadas por diversos factores, los cuales varían en distintas poblaciones. Ciertas propiedades poblacionales relacionadas con factores ambientales, como el rango de tolerancia a la luz, la temperatura, el agua disponible, la salinidad, el espacio para la nidifica-

Galería de imágenes

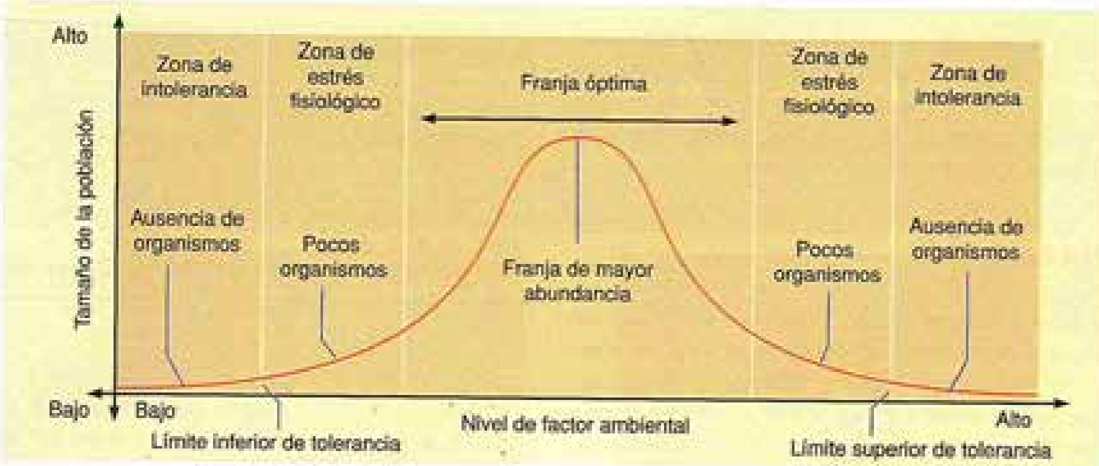


Fig. 47-10. VARIACIÓN DEL TAMAÑO POBLACIONAL SEGÚN UN FACTOR LIMITANTE DEL AMBIENTE. *Cada especie tiene una curva característica para diferentes factores ambientales. En las zonas de intolerancia, los individuos no pueden sobrevivir. En las zonas de estrés fisiológico, algunos individuos son capaces de sobrevivir pero la población no puede crecer. En la franja óptima, la población puede prosperar.*

ción y la escasez o el exceso de nutrientes, resultan críticas. Si algún recurso esencial es escaso, o cualquier característica del ambiente es demasiado extrema, el crecimiento poblacional se verá limitado aunque todas las otras necesidades estén satisfechas (fig. 47-10).

El concepto de nicho ecológico

Para poder sobrevivir, y mantenerse en un tamaño relativamente estable, una población debe encontrarse en condiciones ambientales que se sitúen dentro de los rangos tolerables para la especie. El conjunto de esos rangos de factores ambientales, tanto bióticos como abióticos, con los que interactúa una población determinada constituye su **nicho ecológico**. En ese sentido, el nicho ecológico no es un compartimiento vacío del ambiente que preexiste a las especies, sino que son las propias especies las que construyen su nicho al interactuar con ciertas variables ambientales y utilizar determinados recursos. Dado que el nicho ecológico no es estático, para definirlo en cada momento deberán tenerse en cuenta no sólo cómo varían los factores ambientales, sino también cómo lo hacen los requerimientos de cada recurso importante para la especie, dado que éstos también pueden variar estacionalmente. Sin embargo, no es posible considerar todos los factores involucrados en forma conjunta, ya que la complejidad de las interacciones es muy difícil de estudiar. De acuerdo con el propósito de cada investigación, se puede analizar, por ejemplo, el nicho referido a la alimentación o al sitio de cría de un ave.

No debe confundirse nicho con hábitat: mientras que el nicho es un conjunto particular de variables bióticas y abióticas con las que interactúa cierta población, el hábitat es un concepto más amplio, que se refiere a un lugar físico que puede proveer nichos a varias poblaciones diferentes.

En el hábitat se encuentran los recursos que las especies necesitan y el nicho indica qué requiere cada una o dónde lo busca.

El efecto de la capacidad de carga

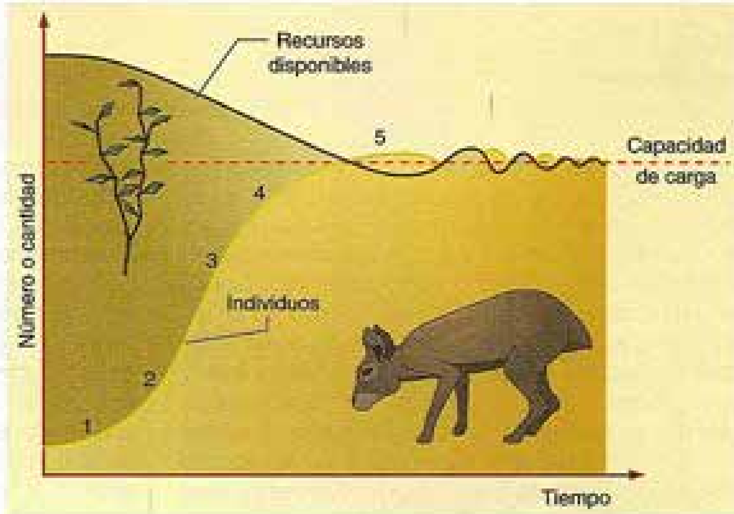
Cuando los recursos necesarios están disponibles y las condiciones ambientales son propicias, las poblaciones pueden aumentar de tamaño. Pero el crecimiento no es ilimitado, ya que cuando una población se enfrenta con una limitación ambiental, el número de individuos no puede seguir incrementándose.

El número total de individuos de una población determinada que el ambiente puede sustentar en ciertas condiciones particulares se denomina *capacidad de sostenimiento* o *capacidad de carga (K)*.

La capacidad de carga depende de la cantidad de recursos: para los animales el recurso crítico puede ser el alimento o la disponibilidad de refugios; para las plantas suele ser la luz, la disponibilidad de agua o de nutrientes. Asimismo, como vimos, los factores que limitan el tamaño de las poblaciones pueden variar estacionalmente, tanto debido a cambios en la demanda de la población de ciertos recursos, como por ejemplo la necesidad de refugio para la reproducción, o a las fluctuaciones en la abundancia de recursos ambientales, como la escasa disponibilidad de alimento en estaciones frías. Cuando los mamíferos herbívoros, como los ñus o las cebras, migran por la llanura del Serengeti, todos los leones, sus depredadores, están bien alimentados. Pero cuando el rebaño de ñus abandonó el área, muchos cachorros de león, y también algunos adultos, mueren de hambre.

Uno de los modelos de crecimiento de población que mejor ilustra el efecto directo de la capacidad de carga es el denominado *modelo logístico* (fig. 47-11). Cuando el número de individuos de una población aumenta y los recursos se toman escasos, el aumento del tamaño de la población se hace más lento. Si el número de individuos excede la capacidad de carga, la tasa de aumento se vuelve negativa y la población decrece en tamaño. Con el tiempo, la población se estabiliza y su tamaño oscila alrededor de un máximo que el medio puede sostener. El modelo logístico de aumento del tamaño de población, que se representa por una curva en forma de "S", tiene aplicaciones prácticas importantes. Por ejemplo, si se quiere controlar una población de ratas mediante la eliminación de la mitad de los individuos, sólo se conseguirá reducir la población al nivel en que aumenta más rápidamente. Considerando el modelo propuesto, una estrategia más eficiente sería reducir la capacidad de carga de la población que, en el caso de las ratas, significa poner menos basura a disposición de los roedores.

Fig. 47-11. CRECIMIENTO LOGÍSTICO. *Es uno de los patrones de crecimiento más simples que se observan en las poblaciones naturales y se representa con una curva en forma de S, o sigmoide. Como ocurre con el crecimiento exponencial, hay una fase de establecimiento inicial en la que el crecimiento de la población es relativamente lento* **(1)**, *seguida de una fase de aceleración rápida* **(2)**. *Luego, a medida que la población se aproxima a la capacidad de carga del ambiente, la tasa de crecimiento se hace más lenta* **(3 y 4)** *y finalmente se estabiliza* **(5)**, *aunque puede haber fluctuaciones alrededor de la capacidad de carga. Otros patrones de crecimiento observados en las poblaciones naturales son considerablemente más complejos.*



Competencia entre individuos

Los recursos necesarios para los organismos siempre son limitados. Dado que los individuos de una misma población comparten sus necesidades de recursos, lo que consume uno no puede ser usado por otro, y ello da lugar al proceso conocido como *competencia intraespecífica* (debido a que se establece entre individuos de la misma especie). Cuando la capacidad de carga se satura, el aumento del número de individuos genera este tipo de competencia, que en ocasiones puede provocar caídas bruscas del tamaño poblacional. Por ejemplo, en las infestaciones por polillas *Lymantria* del roble, que son plagas habituales del noreste de los Estados Unidos (fig. 47-12), la población de polillas crece demasiado rápido y agota su fuente de alimento antes de que las orugas completen la metamorfosis y alcancen las etapas reproductivas. Así, el número de individuos de una población en general no depende sólo de su potencial reproductivo, sino también de sus relaciones con el entorno.

Al mismo tiempo, el patrón de disposición espacial puede afectar la competencia intraespecífica; por ejemplo, entre los depredadores, los individuos suelen tener territorios exclusivos en los que cada uno de ellos caza y se alimenta. Aunque algunos individuos no logran obtener su territorio, quienes lo consiguen se aseguran la disponibilidad de presas hasta la reproducción. Aunque no se compite directamente por el alimento, la competencia no desaparece, ya que los individuos lo hacen por territorios. En este caso, la población aumenta su aptitud promedio porque el proceso de competencia tiende a garantizar la reproducción de los individuos más aptos. Por el contrario, en el caso de las orugas, la competencia intraespecífica conduce a la muerte masiva de la gran mayoría de los individuos inmaduros, de modo que aquellos que logran llegar a la adultez y reproducirse no son necesariamente los más aptos, sino aquellos pocos que lograron sobrevivir por circunstancias principalmente azarosas.

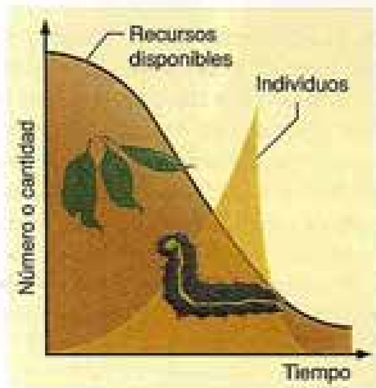


Fig. 47-12. COMPETENCIA Y AGOTAMIENTO DE RECURSOS. *Las infestaciones de las orugas de la polilla lagarta del roble pueden ser tan importantes como para consumir todo el alimento antes de que los insectos alcancen su metamorfosis en mariposas. El resultado es una caída brusca del número de individuos.*

Dispersión y migración

Generalmente, los organismos se mueven desde su lugar de nacimiento hacia otros lugares, es decir que pueden cambiar tanto su distribución geográfica como su disposición espacial. Los animales y los microorganismos se desplazan en busca de alimento o refugio (dispersión activa). Las plantas se expanden por lo general a través de sus propágulos, ya sea arrastrados por el viento o por corrientes de agua, invadiendo nuevos hábitats (dispersión pasiva).

La migración se refiere al movimiento de individuos de una misma especie de un lugar a otro. Este proceso puede responder a cambios estacionales y/o a la búsqueda de sitios con mejores condiciones ambientales o mayor disponibilidad de recursos (relacionados con la alimentación, la reproducción, etc.).

Los movimientos pueden estar asociados con la necesidad de disminuir la competencia intraespecífica: cuando hay escasez de recursos (por ejemplo, debido al aumento del tamaño poblacional que colma la capacidad de carga del ambiente), algunos individuos se ven obligados a buscar nuevas y mejores zonas. En el caso de las plantas, se propone que la capacidad de dispersión de los organismos, por ejemplo me-

Recuadro 47-2

Metapoblaciones

Los cambios en las poblaciones no sólo están relacionados con nacimientos y muertes de individuos, sino que también pueden depender de procesos como la inmigración y la emigración que se producen en escalas más grandes. En 1969, el ecólogo estadounidense Richard Levins propuso llamar metapoblaciones a las poblaciones divididas en subpoblaciones que forman parches o manchones con algún grado de conexión. Los parches están inmersos en una matriz que presenta variados niveles de dificultad para la dispersión. Por ejemplo, las pequeñas poblaciones del lince ibérico (*Lynx pardinus*) que habitan en el centro-sur de la península ibérica se encuentran en áreas remanentes del monte mediterráneo. Tanto los machos como las hembras se mueven en busca de fragmentos del monte idóneos para su reproducción y atraviesan plantaciones de pino o eucaliptos pero evitan pasar por las áreas cultivadas que constituyen la matriz actual, probablemente debido a la mayor exposición en esas zonas y, por lo tanto, a la posibilidad de ser cazados.

Resulta importante tener presente el concepto de metapoblación al realizar estudios de conservación, de dinámica de poblaciones y/o de distribución y de abundancia de especies. Desde esta perspectiva, una metapoblación puede persistir en el tiempo de manera estable como resultado del balance entre las tasas de extinción y de recolonización en cada uno de los distintos manchones que existan en un paisaje altamente fragmentado. En algunos casos puede ocurrir que la metapoblación permanezca constante, aunque ninguna de las subpoblaciones que la integran sea estable.

diante propágulos, ha sido seleccionada naturalmente, como una estrategia vinculada con la reducción de la competencia intraespecífica. Por otro lado, se ha postulado que la capacidad dispersiva también puede ayudar a evitar enemigos naturales, dado que los individuos están distribuidos más separadamente, o bien puede estar relacionada con la capacidad de responder a cambios climáticos (estacionales, en el caso de la migración). En algunos casos, estos movimientos periódicos pueden dar lugar a una estructura suprapoblacional denominada *metapoblación*, constituida por subunidades entre las que se produce un intercambio de individuos (recuadro 47-2, *Metapoblaciones*).

Interacciones entre poblaciones

Las interacciones entre diferentes poblaciones son en extremo variadas y complejas, pero la mayor parte de estas relaciones se pueden clasificar en unas pocas categorías generales que fueron definidas según el efecto que cada población tiene sobre la otra. **Competencia**, **depredación**, **parasitismo**, **comensalismo** y **mutualismo** son ejemplos de relaciones directas entre las poblaciones. En la competencia, ambas poblaciones se perjudican, en la depredación o el parasitismo una es perjudicada y la otra beneficiada; el mutualismo consiste en el beneficio recíproco y el comensalismo en el beneficio de sólo una de las poblaciones involucradas, mientras que para la otra, la relación es neutral: no obtiene beneficio ni es perjudicada.

Competencia por recursos escasos entre especies

Cuando distintos organismos utilizan un mismo recurso que se encuentra en cantidad limitada, el resultado es la competencia. Hemos visto que esta interacción puede ocurrir entre individuos de una misma especie (competencia intraespecífica) y entre individuos que pertenecen a poblaciones de distintas especies (competencia interespecífica). Los recursos que pueden dar lugar a este tipo de competencia son variados: alimento, agua, luz, sitios de nidificación o madrigueras.

La competencia puede expresarse como una lucha abierta –en cuyo caso se denomina *competencia por interferencia*– o puede ocurrir en ausencia de una interacción directa. Esto ocurre, por ejemplo, cuando dos especies consumen un mismo alimento en diferente momento del día y se conoce como *competencia por explotación*.

La competencia suele ser más intensa entre organismos con necesidades y estilos de vida similares. Las plantas compiten con otras plantas por la luz y el agua, los herbívoros compiten con otros herbívoros por plantas o algas de las que se alimentan, las aves compiten entre sí por sitios de nidificación. Dentro de estas categorías, cuanto más similares ecológicamente sean dos especies, es decir, cuanto más se superpongan sus nichos ecológicos, más intensa será la competencia entre ellas. La competencia puede reducir el éxito reproductivo de los individuos que interactúan. En ambos tipos de competencia, uno de los competidores obtendrá más recursos que el otro, pero a largo plazo el perjuicio es para ambos y en ocasiones lleva a la extinción del competidor más débil (véase cap. 48, Efectos de la interacción entre poblaciones en la comunidad).

¿Cómo comprobar si hay competencia?: la manipulación experimental

Aunque el concepto de competencia entre especies parece obvio, no es sencillo demostrar su existencia en el campo. Para hacerlo es necesario modificar experimentalmente la composición de la comunidad.

Los experimentos de campo consisten en eliminar o añadir individuos de las poblaciones que se sospecha que son competidoras. Cualquier cambio posterior en la composición relativa de la comunidad se considera evidencia de competencia interespecífica, es decir, entre especies diferentes. Sin embargo, la interpretación de los resultados de estudios de este tipo debe ser cuidadosa, ya que el solo análisis cuantitativo, en muchos casos, no resultará concluyente.

Por ejemplo, en una comunidad en la que se sospecha que las especies A y B son competidoras, se incrementa el número de individuos de A. Se espera entonces que este cambio produzca una disminución en el número de individuos de B. Sin embargo, también podría ocurrir que si B fuera un competidor muy eficiente, el tamaño de A disminuyera nuevamente al nivel inicial. Por otro lado, si quitaran individuos de la especie A, se espera que aumente el tamaño de B (*liberación com-*

petitiva), aunque, del mismo modo que en el caso anterior, también podría ocurrir que A volviese a aumentar si su capacidad de competir fuera mucho mayor que la de B. Además de un análisis detallado de todas estas posibilidades en la interpretación de los resultados, este tipo de experimentos requiere que previamente se determine si existe superposición entre los nichos de las especies consideradas, dado que también es posible que las poblaciones cuyo tamaño se incrementa en forma artificial vuelvan al tamaño original por un simple efecto de los límites que impone la capacidad de carga del ambiente.

Para obtener resultados informativos, el diseño experimental de este tipo de ensayo debe cumplir además con diversos requerimientos:

- Se debe contar con dos áreas de trabajo, un área de experimentación donde se realizan las manipulaciones y un área muy similar, llamada *testigo*, que permanezca intacta. Estas áreas testigo permiten descartar la posibilidad de que los cambios observados en estos sistemas naturales manipulados sean producto del azar o de cambios en el ambiente y no un resultado del cambio en la composición de las poblaciones introducido por el experimentador.
- Los experimentos se deben repetir a intervalos variables, teniendo en cuenta que las condiciones físicas (como la temperatura), la disponibilidad de recursos y la densidad de la población varían estacionalmente y pueden afectar la intensidad de la competencia.
- Es necesario considerar que, cuando la escala de las manipulaciones es muy grande, se corre el riesgo de perturbar los patrones de comportamiento normal de las especies involucradas. Asimismo, se debe tener en cuenta que cuando hay más de dos especies involucradas en la interacción, la manipulación experimental puede producir resultados inesperados que favorezcan interpretaciones equívocas.

Depredación: interacciones depredador-presa

Las interacciones entre depredadores y sus presas son muy diversas. Incluyen la ingestión total o parcial de plantas por animales (fig. 47-13) y de animales por animales, la digestión de pequeños animales por plantas carnívoras o por hongos y la reducción del crecimiento, la fecundidad o la supervivencia de la presa por parásitos y patógenos. Aquellos depredadores que obtienen el alimento más eficientemente dejarán más descendencia; lo mismo ocurre con aquellas presas que sean más eficientes en evitar que las devoren.

El efecto sobre los individuos es claro: por definición, si se trata de individuos, la depredación es beneficiosa para el depredador y perjudicial para la presa (una presa que es devorada indudablemente se perjudica). Sin embargo, en el caso de poblaciones de depredadores y presas, los efectos son más complejos y no siempre mayor depredación será mejor para la población de depredadores ni peor para la población de presas. Así, la depredación afecta la evolución tanto del depredador como de la presa y hay un vínculo muy estrecho entre ambas.

La relación depredador-presa no implica necesariamente agresión, ya que algunas presas con frecuencia eluden a sus depredadores sin entablar combate. Los depredadores utilizan una variedad de recursos para obtener su alimento, recursos que, del mismo modo que otras características fenotípicas adaptativas, están bajo intensa presión selectiva. Entre las presas, algunas especies son "maestros en el disfraz" y se mimetizan con el ambiente (fig. 47-14); otras, como los zorrinos, ciertos insectos como la chinche verde *Nezara viridula* y algunas plantas aromáticas, cuentan con aromas y sabores repulsivos que favorecen su defensa. Los animales pequeños se valen de escondites y madrigueras.



Fig. 47-13. DEPREDACIÓN. *Un gerenuk (Litocranius walleri) –miembro de la familia de los antílopes que está íntimamente relacionado con las gacelas– alimentándose de hojas de acacia. Como muchas otras plantas de las regiones áridas, esta especie de acacia tiene espinas que la protegen de los vertebrados herbívoros. El gerenuk tiene adaptaciones especiales que le permiten alimentarse a pesar de estas defensas de las plantas. Estos gráciles animales, también llamados gacelas cuello de jirafa, obtienen agua y alimento de las plantas que comen y nunca necesitan beber.*

Los de mayor tamaño, para los que es difícil encontrar refugios naturales, usan otro tipo de estrategias. Los terneros de ñus recién nacidos, por ejemplo, son extremadamente vulnerables a la depredación por las hienas, los leones y otros grandes carnívoros y no hay escondites para

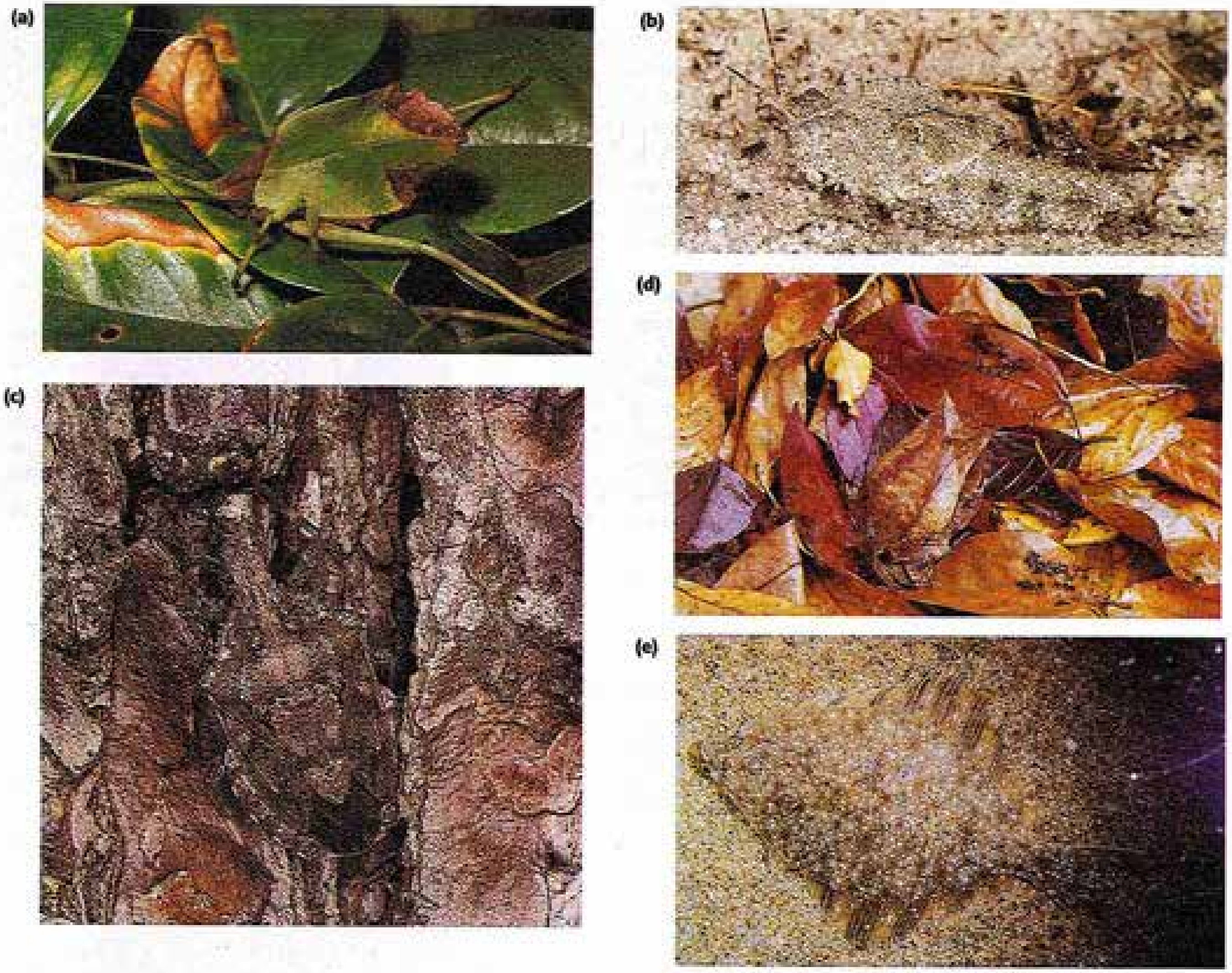


Fig. 47-14. OCULTAMIENTO Y CAMUFLAJE. ***(a)*** *Un insecto con forma de hoja en una selva tropical de Costa Rica.* ***(b)*** *Una ninfa de saltamonte fotografiada en la Florida (Estados Unidos).* ***(c)*** *Una chinche críptica.* ***(d)*** *Una rana cornuda asiática de Malasia.* ***(e)*** *Un lenguado en la Bahía de Monterrey, California. Además de la coloración críptica, la eficacia del patrón mimético de estas especies depende en gran parte de una adaptación comportamental crucial: en momentos de peligro, todos estos animales permanecen absolutamente inmóviles.*

ellos en las sabanas africanas. Estos mamíferos, que viven en rebaños formados por miles de individuos, tienen nacimientos sincronizados. El 80% de los ñus nace dentro del breve lapso de tres semanas. Aunque muchos mueren cuando los depredadores carnívoros los comen hasta saciarse, en promedio, para cada individuo, aumenta considerablemente la probabilidad de supervivencia. Si los nacimientos ocurrieran escalonados a lo largo de todo el año, la mayoría de los recién nacidos moriría; otras especies de antílopes que pueden ocultar a sus crías presentan este tipo de patrón de nacimientos escalonados. Este ejemplo, como muchos otros, reflejan la historia evolutiva conjunta o coevolución de presas y depredadores.

Depredación y dinámica de poblaciones

Para muchas poblaciones, la depredación es la causa principal de muerte de sus individuos. Aun así, paradójicamente, no está claro en absoluto que la depredación necesariamente reduzca las poblaciones de presas por debajo de la capacidad de carga de su ambiente. Cuando la depredación es más intensa en ciertos grupos etarios –juveniles frente a adultos, por ejemplo– o en ciertas etapas de la vida –orugas frente a mariposas–, la actividad depredadora puede alterar la estructura de la población y promover ajustes en las estrategias reproductivas.

En algunas situaciones, los depredadores efectivamente reducen la población de sus presas. Cuando en el siglo XIX el cactus tuna *Opuntia inermis* fue llevado a Australia desde Sudamérica, se dispersó a partir de un jardín hasta que más de 12 millones de hectáreas quedaron tan densamente cubiertas de cactus que casi no podían mantener otros tipos de vegetación (fig. 47-15). El cactus no se pudo controlar hasta que se importó un depredador natural, una polilla sudamericana cuyas orugas se alimentan solamente de cactus. En la actualidad sólo pue-

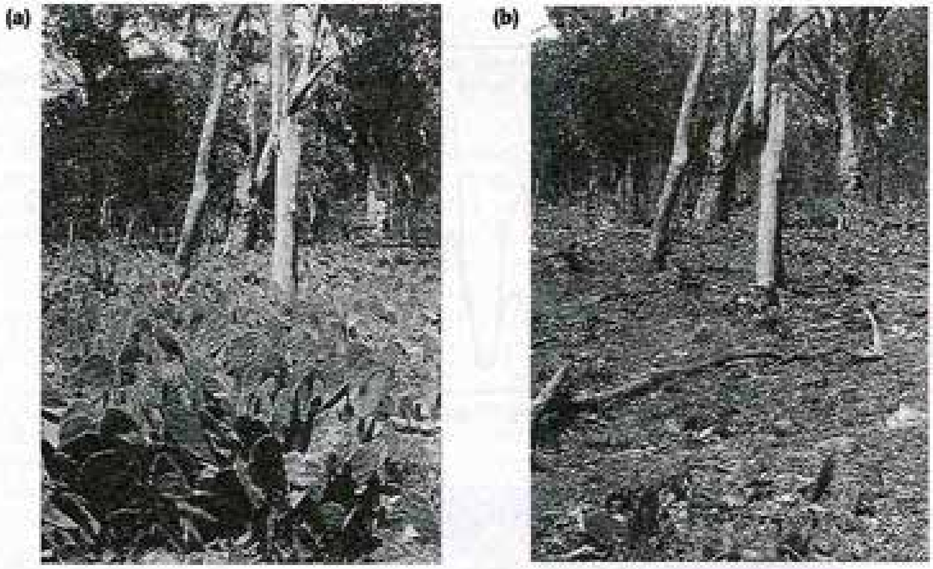


Fig. 47-15. INTRODUCCIÓN DE ESPECIES EXÓTICAS. ***(a)*** *Cactus tuna (Opuntia inermis) creciendo en una pastura en Queensland, Australia, en noviembre de 1926. Una difusión tan rápida y ambientalmente destructiva ocurre con frecuencia cuando se introducen organismos exóticos en una región donde la especie introducida no tiene competidores ni depredadores.* ***(b)*** *La misma pastura en octubre de 1929, poco menos de 3 años después de la introducción de la polilla del cactus (Cactoblastis).*

de encontrarse algún cacto ocasional y una pequeña población de polillas.

La depredación, en algunos casos, puede centrarse en la eliminación de organismos que se encuentran en una condición física disminuida. Estudios realizados sobre la depredación de alces por parte de lobos mostró que, en algunas estaciones, más del 50% de los alces atacados por lobos estaban enfermos, aunque la incidencia de estos individuos en la población era menor del 2%. Esto sugiere que es probable que muchos de los animales muertos por depredadores fueran individuos que no estaban en condiciones de dejar descendencia.

Pocas relaciones entre depredador y presa son así de sencillas; en el capítulo siguiente veremos relaciones más complejas donde participan más de dos poblaciones. La mayoría de los depredadores tiene como blanco más de una especie presa, aunque sólo una sea la preferida. Cuando una presa se torna menos abundante, aumenta la depredación de otras, de modo que las proporciones de cada una de ellas en la dieta del depredador son fluctuantes. Otro comportamiento típico de los depredadores es el de migrar a zonas con mayor abundancia de presas, lo cual deja a las áreas donde escasean con menor presión de depredación y, por consiguiente, abierta la posibilidad de que se reponga la población de presas. También puede ocurrir que varíe la dieta según la estación del año, lo cual también favorece la recuperación de la población de presas. En general, el depredador no agota su alimento, situación que implicaría su propio fin; los sistemas depredador-presa suelen estabilizarse en el tiempo (fig. 47-16). Los casos de extinciones de presas por lo general corresponden a introducciones de especies exóticas que no han tenido un período de coevolución con su nuevo depredador local.

Aunque los depredadores no siempre reducen las poblaciones de las presas, la disponibilidad de éstas constituye un componente principal de la capacidad de carga del sistema para la población de depredadores y a menudo afecta su tamaño. Esto se evidencia en situaciones relativamente simples como la floración del fitoplancton, que resulta del ascenso de los nutrientes debido a las corrientes oceánicas y es seguida luego por un incremento correspondiente en el zooplancton. Un ejemplo más complejo es el del lince y el "conejo" de la nieve (en realidad, una liebre). Como puede verse en la figura 47-16, hay oscilaciones en la densidad de las poblaciones que ocurren aproximadamente cada 10 años. En general, a un aumento en la población de conejos le sigue un aumento en la población de linces; la población de conejos luego disminuye, seguida a posteriori por una disminución en el tamaño de la población de linces.

Este ejemplo se puede interpretar de distintas maneras.

- La depredación excesiva por parte del lince reduce la población del conejo. En consecuencia, la población de linces a su vez se reduce, lo que permite que los conejos aumenten en número, lo cual es seguido por un incremento en el número de linces y así sucesivamente.
- La población de conejos sufre un ciclo regular de 10 años, causado por enfermedades relacionadas con el hacinamiento o por los efectos de sus propias actividades depredadoras sobre la vegetación que consumen. La población de linces sigue ese ciclo desfasado. Esta hipótesis está apoyada por dos hallazgos complementarios: 1) cuando hay ramoneo excesivo, ciertas plantas emiten nuevos tallos y hojas que contienen productos químicos tóxicos para los conejos y 2) en una isla donde no hay linces, la población de conejos sufre ciclos similares.
- La población de linces sufre un ciclo regular, independiente del de los conejos, asociado con algún otro factor, como los cambios en los hábitos de sus propios depredadores, los cazadores humanos. La población de linces disminuye y permite el crecimiento de la población de conejos o las dos pueden oscilar de manera independiente.

Aunque el caso del lince y el conejo es un modelo simple para estudiar las relaciones depredador-presa, al mismo tiempo resulta un ejemplo ilustrativo de las dificultades que se presentan cuando se manejan las complejas variables ecológicas.

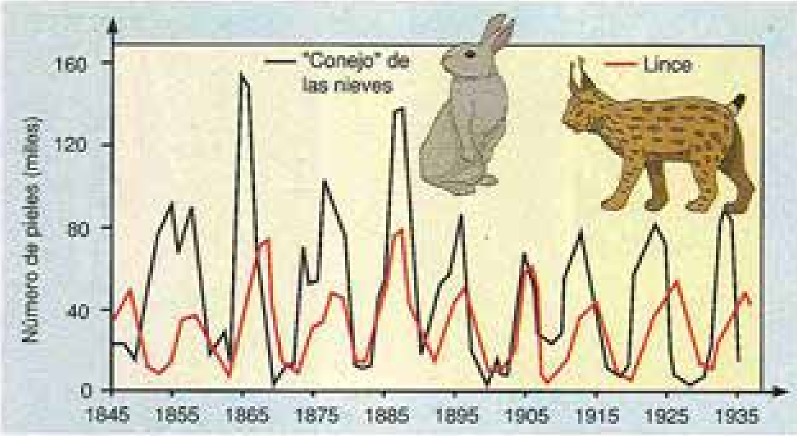


Fig. 47-16. OSCILACIONES EN LA DENSIDAD DE LAS POBLACIONES. *El número de pieles de linces y de "conejos" de la nieve recibidos anualmente por la Compañía de la Bahía de Hudson, en un período de casi 100 años, indican un patrón de oscilaciones de 10 años en la densidad de las poblaciones. El lince alcanza un pico de población cada 9 o 10 años y estos picos son seguidos en cada caso por varios años de marcada disminución. Los "conejos" de la nieve siguen un ciclo similar, con un pico de abundancia que generalmente precede al del lince en un año o más.*



Fig. 47-17. LOS CONEJOS SE APIÑAN ALREDEDOR DE UNA AGUADA EN AUSTRALIA. *Importados de Europa como herbívoros potencialmente valiosos, los conejos invadieron rápidamente el territorio. Se introdujo el virus de la mixomatosis para controlarlos, pero luego de un corto proceso de coevolución, los hospedadores y los parásitos coexisten en un equilibrio estable.*

Parasitismo

El parasitismo se puede considerar como una forma especial de depredación, en la que el depredador es considerablemente más pequeño que la presa. El parásito es un depredador que se alimenta de partes de sus presas, suele hacerlo sobre pocos individuos a lo largo de su vida y suele no matarlos a corto plazo. El depredador propiamente dicho, en cambio, se alimenta de muchos individuos y suele matarlos a corto plazo. Los herbívoros serían una variante algo diferente, ya que comen parte de sus presas y lo hacen sobre muchos individuos.

Más de la mitad de las especies de la Tierra son parásitos. Las plantas y los animales (incluida la población humana) mantienen centenares de especies parásitas, de hecho, millares y tal vez millones, si se contara a los nematodos y a los virus.

Es más probable que las enfermedades parasitarias eliminen a los individuos muy jóvenes y a los muy viejos –en forma directa o, más a menudo, indirectamente– al hacerlos más susceptibles a otros depredadores, a los efectos del clima o a la escasez de alimento. Las enfermedades causadas por los parásitos pueden no ser demasiado virulentas. Si un parásito matase a todos los hospedadores a los cuales se encuentra adaptado, también perecería. En este sentido, existe una coevolución similar a la descrita para el caso de los sistemas depredador-presa.

Este principio fue particularmente bien ilustrado por una serie de desventuras ocurridas en Nueva Gales del Sur, Australia, donde hasta 1859 no había conejos. Ese año, un inglés importó una docena de conejos de Europa para su hacienda; seis años después, eliminó 20.000 conejos en su propiedad y calculó que quedaban otros 10.000. Para 1887, la caza informada alcanzó 20 millones de conejos. En 1950, la vegetación de Australia estaba siendo aniquilada por las hordas de conejos. Ese año se decidió liberar conejos infectados por el virus de la mixomatosis para controlar la población. El virus es transmitido por un mosquito que actúa como vector y provoca sólo una enfermedad leve en los conejos de Sudamérica, sus hospedadores habituales, pero suele ser letal para el conejo europeo. En un comienzo, los efectos fueron espectaculares; la población de conejos declinó bruscamente y se recuperaron importantes zonas de pastura para los rebaños de ovejas. Pero luego comenzó a aumentar la proporción de conejos resistentes a la enfermedad en la población remanente. Había ocurrido un doble proceso de selección. El virus había resultado letal en forma tan súbita que había eliminado a los conejos antes de que algún mosquito tuviese tiempo de picarlos y adquirir el virus y, por lo tanto, antes de poder infectar a otro conejo. La cepa más letal del virus había muerto junto con los conejos que infectaba, mientras que las cepas más inocuas habían tenido la posibilidad de sobrevivir y dispersarse, dado que contaban con más tiempo para ser transmitidas a un nuevo hospedador. Además, un conejo que sobrevive a una infección inicial es inmune a la reinfección por ese virus. De esta manera, la selección respecto de los virus favoreció la dispersión de una cepa menos virulenta. Simultáneamente, los conejos resistentes al virus original comenzaron a proliferar. Ahora, como consecuencia de la coevolución, la relación hospedador-parásito parece haberse estabilizado (fig. 47-17).

La introducción de especies, sobre la base del conocimiento de las relaciones de parasitismo y depredación se aplica con éxito en sistemas de cultivo para lograr un control biológico de plagas cuando no se desea aplicar pesticidas químicos. Existen criaderos de insectos parásitos y depredadores y de hongos patógenos de plantas e insectos indeseados (ensayo 47-2, *Depredación y parasitismo: armas naturales para el control biológico de insectos*).

ENSAYO 47-2

Depredación y parasitismo: armas naturales para el control biológico de insectos

C/S

Hace unos 10.000 años, al mismo tiempo que se establecían asentamientos que concentraban un gran número de personas y se extendía la práctica de la agricultura y la ganadería, los seres humanos comenzamos a enfrentar un nuevo desafío: combatir las plagas. Se considera plaga a cualquier organismo que, una vez que supera cierto umbral de densidad poblacional, produce un daño significativo en algún recurso humano (la salud, el bienestar, los bienes y las plantas y los animales que son criados como fuente de alimento o con fines estéticos o recreativos).

A mediados del siglo pasado, el insecticida sintético DDT salvó millones de vidas humanas cuando comenzó a utilizarse para eliminar diversas especies de insectos que transmiten enfermedades como el tifus, el dengue y la malaria. También tuvo un éxito sorprendente en la protección de todo tipo de cultivos. Era un insecticida tan efectivo que se llegó a creer que pronto sería posible eliminar por completo a las principales plagas de insectos.

Sin embargo, el uso masivo e indiscriminado del DDT produjo serios problemas de contaminación, afectó diversas especies de organismos que no son plaga y promovió la aparición de nuevas variantes de plagas resistentes a su acción. Una obra que cambió la mirada sobre este insecticida fue *La primavera silenciosa*, en la que su autora, Rachel Carlson, denunciaba los efectos ambientales producidos por el uso del DDT. A fines de la década de 1960 empezó a caer en desuso. Ahora está prohibido en muchos países.

Los insecticidas fosforados, carbamatos y piretroides que reemplazaron al DDT también son muy efectivos. Se ha sugerido que si se aplican respetando las recomendaciones de uso representan un riesgo mínimo para el ambiente y las personas, en especial los piretroides, que son de muy baja toxicidad para homeotermos. Y si se ponen en práctica estrategias adecuadas, se puede minimizar el riesgo de que operen como una presión de selección que favorezca el aumento de la frecuencia de insectos resistentes. La mayoría de los efectos adversos producidos por estos insecticidas se debe al uso inadecuado, producto de la negligencia, la ignorancia o de una combinación de ambas.

Cuando en una población de insectos plaga comienza a aumentar la frecuencia de las formas resistentes a un insecticida, se debe suspender su uso y reemplazarlo por otro. Además, los insecticidas sintéticos suelen afectar por igual a los insectos plaga y a los que no lo son (entre ellos, los insectos beneficiosos). Por estas razones, la búsqueda de nuevas alternativas para el control de plagas es constante. La idea es encontrar sustancias y métodos que conserven las ventajas de los que están en uso y que no presenten o minimicen sus desventajas.

Con el tiempo se comprendió que la eliminación completa de una plaga es difícil e improbable (hasta ahora no se ha podido eliminar ninguna). Por ello ya no se habla de eliminar a las plagas, sino de controlarlas. Esto significa mantener la densidad de su población por debajo de cierto umbral, para que el daño producido sea aceptable. En la naturaleza existen diversos factores que controlan el tamaño de las poblaciones de insectos. Algunos son climáticos (temperatura, humedad, lluvias), otros tienen que ver con la disponibilidad de alimento y espacio. Un tercer tipo de control es el resultado de la acción de los enemigos naturales de las poblaciones de insectos: depredadores, parásitos y otros vectores patógenos.

Los depredadores son especies de organismos que atacan a los insectos para comerlos. Los parásitos viven sobre los insectos o en su interior y se alimentan de ellos. Los patógenos son muy pequeños y viven en los insectos, a veces sin llegar a matarlos (virus, bacterias, hongos, nematodos). Los seres humanos aprovechamos la existencia de estos enemigos naturales y los manipulamos con el objeto de controlar a los insectos plaga mediante una estrategia llamada control biológico. Los organismos usados con mayor frecuencia con este propósito son escarabajos predadores, microavispas parásitas y hongos.

Existen tres formas de control biológico: a) cuando una población migra a un nuevo territorio y se convierte en plaga, se identifica un enemigo natural en el lugar de origen de la plaga y se importa al nuevo emplazamiento (control biológico clásico), b) se favorecen las condiciones ambientales para que aumente la población del enemigo natural que ya existe en el lugar donde se encuentra la plaga y c) se libera el enemigo natural en forma periódica en la región afectada por la plaga. En este último caso, el enemigo natural es criado artificialmente en laboratorios, que producen millones de individuos por semana y los comercializan del mismo modo que lo hacen con otros productos para controlar plagas.

El control biológico de plagas no es una estrategia reciente, ya que a lo largo de la historia se pueden encontrar varios ejemplos. Uno de los más antiguos es el de los granjeros chinos que usaban hormigas depredadoras para combatir las plagas de los cítricos (2000 a. C.). El primer caso documentado de control biológico clásico se realizó en California en la década de 1880, cuando una cochinilla de origen australiano llegó a la costa sudoeste de los Estados Unidos y comenzó a destruir los cultivos de cítricos. Para enfrentar el problema, se importaron de Australia 500 escarabajos depredadores y una cantidad indeterminada de moscas parásitas. Estos insectos controlaron de inmediato a la población de cochinillas y aún siguen haciéndolo. Desde entonces se han llevado a cabo en todo el mundo más de 5.000 programas de control biológico clásico. En el 30% de los casos se obtuvieron buenos resultados.

Un ejemplo reciente es el que se realizó para proteger los cultivos de mandioca en el continente africano. La mandioca es originaria de América y fue introducida en África hace 500 años, donde se mantuvo libre de plagas hasta hace pocos años. En la década de 1970, dos especies de insectos americanos, el piojo harinoso *Phenococcus manihoti* y el ácaro verde *Mononychellus tanajoa*, ingresaron en la República del Zaire y comenzaron a destruir los cultivos de mandioca. En 1986, las dos plagas se habían extendido a 27 países africanos (se estima que se dispersaron a razón de 300 kilómetros por año).

En 1981 se identificó en América una microavispa parásita de *P. manihoti* y se exportó a Nigeria. Doce años más tarde, la microavispa se había extendido a 16 países y controlaba la plaga con éxito. En 1988 se encontraron en Brasil cinco especies de ácaros predadores de *M. tanajoa*. Entre 1989 y 1995 se liberaron más de 6 millones de estos predadores en once países africanos. Tres de las cinco especies se establecieron con éxito y controlaron la plaga.

La ventaja del control biológico, comparado con otros métodos de control de insectos, es su alta especificidad, ya que sólo afecta a una plaga y por lo tanto no produce efectos adversos sobre poblaciones de otras especies. Se usa solo o como parte de programas de manejo integrado de plagas, que combinan dos o más métodos de control. Por ejemplo, existen estrategias mixtas que consisten en disminuir el tamaño de la población plaga mediante la aplicación de un insecticida sintético y posteriormente mantenerlo bajo mediante la introducción de un enemigo natural. Asimismo, la utilización de esporas de hongos parásitos de insectos se está comenzando a utilizar con éxito en los Estados

Continúa

ENSAYO 47-2 (*Cont.*)

Depredación y parasitismo: armas naturales para el control biológico de insectos

Unidos. Un caso "mixto" de control biológico es el de la utilización de feromonas de una plaga determinada, en cebos tóxicos. Este tipo de estrategia reduce la cantidad de tóxicos esparcidos y resulta sumamente específica. También hay cebos "hormiguicidas" que en realidad son fungicidas, ya que contienen tóxicos que afectan a los hongos que sirven de alimento a las hormigas cortadoras de hojas y que entran en acción cuando los cebos son llevados al hormiguero.

Pese a su eficacia y bajo costo ambiental, el control biológico representa sólo el 0,5% del mercado de productos para controlar plagas. Este escaso éxito comercial se debe a varias razones. Una de ellas es la alta especificidad. Lo que es una ventaja desde el punto de vista ecológico, representa una desventaja desde el punto de vista comercial. A las empresas les interesa vender productos que controlan varias plagas porque abarcan un mercado mucho mayor que los productos que controlan una sola. Otra razón es que el control biológico se realiza con seres vivos. La variabilidad y la complejidad de los sistemas vivos a veces involucra problemas que afectan la eficacia y la calidad, que son mucho menos frecuentes en el caso de los insecticidas sintéticos. Además, la falta de información hace que a los agricultores les resulte atractivo ver cómo caen muertos los insectos apenas se aplica una medida de control. Los insecticidas sintéticos producen este efecto, el control biológico no lo hace.

Beneficio recíproco: mutualismo

Si, como se acepta en la actualidad, la hipótesis acerca del origen de las células eucariontes es correcta (véase cap. 1, El origen de algunas organelas clave), todos los eucariontes debemos nuestros orígenes al mutualismo. Se llama mutualismo a una relación entre dos especies que resulta beneficiosa para ambas. El mutualismo suele ser temporal y no obligatorio. Los ejemplos de asociaciones mutualistas son muy abundantes. Un caso particular de mutualismo es el de la simbiosis, en la que se establecen relaciones íntimas y estables entre las especies involucradas. Entre los ejemplos más significativos de simbiosis están aquellos que ocurren bajo tierra, entre las raíces de ciertas plantas y las bacterias fijadoras de nitrógeno y en las micorrizas (véanse cap. 27, Micorrizas, una próspera asociación y ensayo 27-2). Los hongos de las micorrizas pueden estar unidos a más de un individuo, de modo tal que el agua, los minerales y los materiales orgánicos se intercambian entre especies vegetales diferentes. En la figura 47-18 se ilustran otros ejemplos de mutualismo (fig. 47-18).

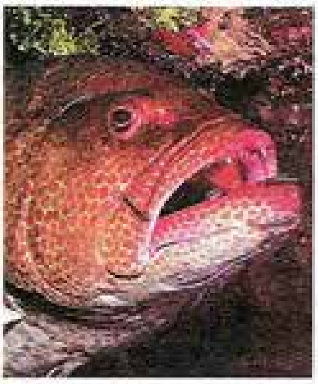
Comensalismo

Otro tipo de relaciones directas entre las poblaciones es el comensalismo, una relación beneficiosa para una especie pero que no beneficia ni daña a la otra. Un buen ejemplo de comensalismo es la relación entre el anélido marino *Chaetopterus* y los diminutos cangrejos del género *Pinnixa*, que moran en los bancos fangosos que se forman entre mareas en la costa del sudeste de los Estados Unidos. Cada *Chaetopterus* construye un tubo con forma de U en el cual vive. El tubo habitualmente también contiene dos cangrejos, un macho y una hembra (fig. 47-19). Tanto el gusano como los cangrejos se nutren de las partículas de alimento, que llevan las corrientes de agua que atraviesan el tubo, impulsadas por los apéndices en abanico del cuerpo del gusa-

(a)



(b)



(c)



Fig. 47-18. MUTUALISMO. ***(a)*** *Anémonas de mar en la parte posterior de una concha de caracol, ocupada por un cangrejo ermitaño. Las anémonas protegen al cangrejo y a su vez obtienen movilidad –y así una gama de alimentación más amplia– por su asociación con el cangrejo. Los cangrejos ermitaños, que periódicamente se mudan a conchas nuevas más grandes, logran que las anémonas se muden con ellos.* ***(b)*** *Pez limpiador (Labroides dimidiatus) quitándole parásitos a un mero atigrado. El mero mantiene quieta la boca mientras recibe "el tratamiento". Los peces limpiadores pueden aproximarse a peces de tamaño más grande sin correr riesgos mientras se alimentan de algas, hongos y otros microorganismos del cuerpo de los peces más grandes. Éstos reconocen a los limpiadores por sus marcas distintivas y colores brillantes. Otras especies de peces con características llamativas similares a las de los limpiadores logran así aproximarse a los peces grandes como para arrancarles de un gran mordisco un trozo de carne.* ***(c)*** *Los estorninos boyeros (especie de Buphagus) viven de las garrapatas que quitan de sus hospedadores. La mayor parte de las actividades de estos pájaros, incluidos el cortejo y el apareamiento, se llevan a cabo en el lomo de su hospedador.*

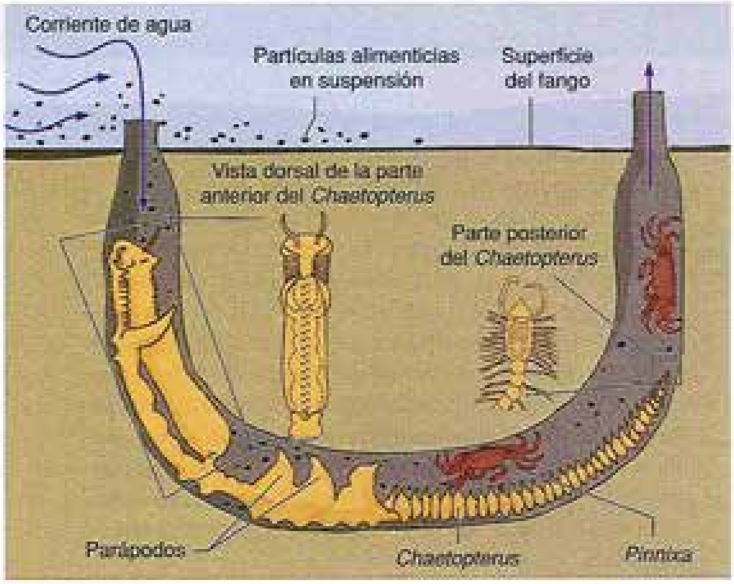


Fig. 47-19.* CHAETOPTERUS, *UN ANÉLIDO MARINO. *El anélido vive dentro de un tubo apergaminado, construido por el propio gusano, que comparte con una pareja de cangrejos del género Pinnixa. Los parápodos modificados del gusano, a modo de abanicos, hacen circular el agua por el tubo. Tanto el gusano como los cangrejos se alimentan de las partículas alimenticias presentes dentro el tubo, aportados por el fluir del agua.*

no. Los cangrejos obtienen protección y un aporte constante de alimento pero nadie ha podido determinar si su presencia beneficia o perjudica a los gusanos.

Hemos realizado un recorrido por las características más relevantes de las poblaciones y sus principales interacciones; en el próximo capítulo analizaremos las propiedades, los límites y la dinámica a través del tiempo y del espacio de las comunidades, un nuevo nivel de organización en el que emergen nuevas propiedades, diferentes de las de las poblaciones que las componen.

En síntesis

Propiedades de las poblaciones

1. La ecología es la rama de la biología que estudia las interacciones que establecen los organismos entre sí y con su ambiente físico. Se propone comprender la forma en que los seres vivos afectan y son afectados por los factores bióticos y abióticos. También tiene como objetivo definir de qué manera estas interacciones determinan los tipos y las cantidades de organismos presentes en un momento y un lugar determinados.
2. La población es un grupo de organismos de una misma especie que se reproducen entre sí y conviven en el espacio y en el tiempo. Entre las propiedades de las poblaciones se encuentran los patrones de crecimiento y de mortalidad, la estructura etaria, la densidad y la disposición espacial.
3. El tamaño de una población puede variar en forma notable a través de los años. Esta variación puede tener efectos profundos, tanto positivos como negativos, sobre las poblaciones de otras especies.
4. La tasa de crecimiento de una población es igual al producto de la tasa de reproducción *per capita*, multiplicada por el número de individuos presentes. Esta tasa indica el número de individuos que habrá en la población luego de transcurrido cierto tiempo. Si la tasa de reproducción *per capita* es mayor que 1, la población aumentará de tamaño; si es menor que 1, la población irá decreciendo hasta extinguirse. En ausencia de migración neta, el cambio en el tamaño poblacional es igual a la tasa de natalidad menos la tasa de mortalidad. Cuando el número de individuos aumenta a un ritmo constante, se dice que una población aumenta con un crecimiento exponencial.
5. El patrón de mortalidad afecta el tamaño, la composición y la estructura etaria de una población. En las especies cuya duración de vida excede la edad reproductiva, el conocimiento de la estructura etaria permite predecir cambios en el tamaño de la población. Una población que no está creciendo alcanza una estructura etaria estable.
6. La densidad de una población es el número de individuos por unidad de área o de volumen. La descripción de la disposición espacial proporciona información adicional sobre la población. Los tres patrones básicos de disposición espacial son las distribuciones al azar, agrupada y regular. Los patrones de disposición espacial pueden variar estacionalmente, en las diferentes etapas del ciclo vital o debido a fluctuaciones en los recursos más importantes.

Estrategias de vida

7. Las proporciones relativas entre las cantidades de tiempo y de energía que los organismos asignan a distintas actividades varían a lo largo de sus vidas. El balance en la distribución de la energía destinada al mantenimiento de las funciones vitales, al crecimien-

En síntesis (Cont.)

to y a la reproducción da por resultado un patrón llamado estrategia adaptativa o historia de vida, que hará a cierta población competitivamente exitosa en ciertas condiciones ambientales.

8. Se han descrito dos estrategias reproductivas básicas: las pródigas y las prudentes, luego denominadas r y K, respectivamente. La estrategia r consiste en la capacidad de producir un gran número de descendientes, aunque una proporción alta de ellos no logre sobrevivir. Esta estrategia resulta exitosa en especies que presentan ciclos de vida cortos y crecimiento rápido. La estrategia K se caracteriza por la producción de un número bajo de descendientes con una proporción alta de sobrevivientes. En general, esta estrategia se observa en poblaciones de organismos que presentan mayor longevidad y crecimiento lento. La reproducción temprana o tardía puede ejercer una gran influencia en la tasa de crecimiento de la población.

La población y su entorno

9. El conjunto de los rangos de factores ambientales, bióticos y abióticos con los que interactúa una población determinada, constituye su nicho ecológico. Las propias especies construyen su nicho al interactuar con ciertas variables ambientales y utilizar determinados recursos. El hábitat es un lugar físico que puede proveer nichos a varias poblaciones diferentes.
10. La capacidad de sostenimiento o capacidad de carga es el número total de individuos de una población que el ambiente puede sustentar en ciertas condiciones particulares. Esta capacidad depende de la cantidad de recursos, que a su vez puede variar en forma estacional debido a cambios en la demanda de la población o a fluctuaciones en su abundancia, causadas por las condiciones ambientales. En el modelo logístico de aumento de la población, el número de individuos tiende a estabilizarse y oscila alrededor de un máximo que el medio puede sostener.
11. Los individuos de una misma población tienen requerimientos similares. Esto da lugar a la competencia intraespecífica, la cual puede verse afectada por el patrón de disposición espacial.
12. En muchos casos los organismos se mueven desde su lugar de nacimiento hacia otros territorios, con lo que cambia su distribución geográfica y su disposición espacial. La dispersión puede ser activa (búsqueda de alimento o refugio) o pasiva (arrastre por el viento o el agua). La migración es el movimiento de un gran número de individuos de una misma especie de un lugar a otro. Este proceso puede ser el resultado de cambios ambientales, búsqueda de sitios con mejores condiciones o necesidad de disminuir la competencia intraespecífica.

Interacciones entre poblaciones

13. Las interacciones entre diferentes poblaciones son en extremo variadas y complejas. Una clasificación general las agrupa en competencia, depredación, parasitismo, comensalismo y mutualismo. En la competencia, ambas poblaciones se perjudican; en la depredación y el parasitismo, una se perjudica y la otra se beneficia. El mutualismo consiste en el beneficio recíproco. En el comensalismo, una población se beneficia y la otra no se beneficia ni se perjudica.
14. La competencia surge cuando distintos organismos utilizan un mismo recurso que se encuentra en cantidad limitada. Puede ocurrir entre individuos de una misma especie (competencia intraespecífica) o entre individuos de especies distintas (competencia interespecífica). Se puede expresar como una lucha abierta (competencia por interferencia) o puede ocurrir en ausencia de una interacción directa (competencia por explotación). La competencia puede reducir el éxito reproductivo de los individuos que interactúan. En ambos tipos de competencia, uno de los competidores obtiene más recursos que el otro, pero a largo plazo el perjuicio es para ambos. La población competitivamente más débil puede llegar a extinguirse.
15. Las interacciones entre los depredadores y sus presas son muy diversas. Incluyen la ingestión total o parcial de plantas por animales y de animales por animales, la digestión de pequeños animales por plantas carnívoras o por hongos y la reducción del crecimiento, la fecundidad o la supervivencia de la presa por parásitos y patógenos. En el caso de poblaciones de depredadores y presas, no siempre una mayor depredación será beneficiosa para la población de depredadores ni más perjudicial para la población de presas. El depredador y la presa coevolucionan.
16. Para muchas poblaciones, la predación es la principal causa de muerte, pero no siempre reduce el tamaño poblacional por debajo de la capacidad de carga del ambiente. Puede ser más intensa en ciertos grupos etarios o en ciertas etapas de la vida. En tales casos puede alterar la estructura poblacional y promover ajustes en las estrategias reproductivas. En algunos casos afecta diferencialmente a organismos físicamente disminuidos.
17. El parasitismo es una forma especial de depredación en la que el depredador es considerablemente más pequeño que la presa y se alimenta de partes de ésta sin matarla inmediatamente. El depredador propiamente dicho, en cambio, se alimenta de muchos individuos y suele matarlos a corto plazo. Los herbívoros representan otra variante, ya que comen parte de sus presas, afectando a muchos individuos. Si un parásito matara a todos los hospedadores a los cuales se encuentra adaptado, también perecería. En este sentido, en las relaciones de parasitismo existe una coevolución similar a la que ocurre en el caso de los depredadores y sus presas.

Cuestionario

1. En las películas "Depredador" (John McTiernan, 1987) y "Depredador 2" (Stephen Hopkins, 1990), Arnold Schwarzenegger y Danny Glover, respectivamente, deben enfrentar a unas espantosas criaturas extraterrestres que recorren la selva centroamericana y las azoteas de Nueva York. Estas criaturas van de planeta en planeta en busca de trofeos para su colección. En la Tierra se dedican a coleccionar las calaveras y las columnas vertebrales de seres humanos y otros animales. El título de la primera película iba a ser "Cazador", pero durante el rodaje se decidió cambiarlo por "Depredador". ¿El cambio del título refleja la naturaleza de la criatura extraterrestre o la describe mejor el título original?
2. Un antiguo acertijo francés dice: "Los nenúfares de cierto estanque crecen de tal manera que cada día cubren el doble de superficie que el día anterior. El tamaño del estanque es tal que los nenúfares lo cubren por completo al cabo de 30 días. ¿Qué día estará cubierta la mitad del estanque? ¿Qué día la décima parte? ¿Qué día la centésima?" ¿Qué enseñanza se puede extraer de este acertijo y su solución si se aplican a la ecología humana?
3. En una "granja" icticola se crían, se cosechan y se venden peces comestibles de agua dulce. El crecimiento de la población de peces es logístico (fig. 47-11).
   - **a.** Para asegurar la obtención de un rendimiento máximo durante años, ¿qué tamaño debería alcanzar la población antes de comenzar a cosechar?
   - **b.** Además del patrón de cosecha, existen otros factores que afectarán los rendimientos. Mencione algunos de esos factores y explique de qué manera podrían ser regulados para obtener una producción óptima.
4. Describa el diseño de un experimento de laboratorio que permita poner a prueba la hipótesis de que los roedores de campo que viven en una población de alta densidad se reproducen con una tasa menor que los que viven en una población de baja densidad.
5. Explique de qué manera podrían afectar la tasa de crecimiento de una población los siguientes factores:
   - **a.** La edad de la primera reproducción.
   - **b.** El tiempo entre generaciones.
   - **c.** La mortalidad prerreproductiva.
   - **d.** La mortalidad posreproductiva.
   - **e.** La longitud del período de cuidado parental.





Interacciones en las comunidades

La ecología ha demostrado que hay vastas redes de interacción, intrincadas cadenas de conexiones e historias y ecos remanentes de ambientes pasados. Estos nuevos planos del mundo, expuestos por la ciencia, pueden tener belleza por sí mismos. Por lo tanto, nos parece que hay una gran majestuosidad y poesía reflejadas en la comprensión del mundo natural dada por la ecología moderna.

STEWARD T. A. PICKETT

Las múltiples redes de interacciones que analizaremos en este capítulo se sitúan en un nivel de organización superior al de las poblaciones considerado en el capítulo anterior. En este capítulo nos situaremos en el nivel de las comunidades. En términos ecológicos, una comunidad comprende todas las poblaciones de organismos que habitan en un ambiente común, situado en un tiempo y un espacio geográfico particular. En cada comunidad, las poblaciones se encuentran representadas en ciertas proporciones características. Como vimos en el capítulo anterior, entre las poblaciones pueden establecerse diferentes tipos de interacciones: competencia, depredación, parasitismo y comensalismo. En las comunidades, estas diversas interacciones ocurren en forma simultánea. El reconocimiento de esta compleja y variada trama de relaciones y de sus resultados, pone en evidencia que la comunidad es un sistema integrado. Como tal, tiene propiedades emergentes características de ese nivel de organización y diferentes de la suma de las propiedades de las unidades poblacionales que lo integran, ya que resultan de la funcionalidad del sistema como un todo. Analizaremos estas propiedades en detalle a lo largo de este capítulo.

Estructura y límites de las comunidades

Las discontinuidades de los sistemas naturales no siempre resultan claras. Hemos visto que en el caso de las comunidades se trata de sistemas complejos integrados por múltiples poblaciones que se relacionan entre sí y que al mismo tiempo se encuentran en interacción con el ambiente. Por ello, en el análisis de comunidades, la delimitación del objeto de estudio es el primero de los múltiples desafíos que debe enfrentar el investigador. Con frecuencia, las unidades de análisis se definen de acuerdo con las necesidades del ecólogo quien, en función de los objetivos de la investigación, escoge las poblaciones o interacciones que se propone comprender. Así, por lo general realiza un recorte particular de las relaciones que se establecen en el seno de la comunidad. Es posible, por ejemplo, que un estudio se enfoque en el conjunto de las poblaciones de plantas o de animales de la comunidad, en las especies de microorganismos presentes en un tronco caído o en la unidad constituida por las poblaciones de insectos que habitan en ese tronco.



Fig. 48-1. COMUNIDAD DE UNA LAGUNA. *Esta comunidad representativa de una laguna salina del norte de Italia está conformada por vegetación costera como* Juncetalia maritimi *y* Limonietalia *sp. Entre las principales especies que constituyen la fauna se destacan las aves, como las avocetas y las gaviotas, y numerosas especies de peces.*

Todas las aproximaciones mencionadas involucran una simplificación, ya que para su estudio la realidad biológica necesariamente debe ser fragmentada o acotada a una cantidad limitada de variables representativas de las relaciones o procesos que se desea analizar. Sin embargo, no se debe perder de vista la integridad de estructura de la comunidad en la que se inscriben estos recortes parciales para poder interpretar los resultados de este tipo de estudios en un contexto sistémico. Imaginemos, por ejemplo, una laguna en la que conviven diferentes tipos de plantas, caracoles, algas, peces, aves, microorganismos; entre ellos se establecen múltiples interacciones: relaciones de depredación de peces por aves, de algas por peces, relaciones de competencia entre diferentes poblaciones de peces que se alimentan de la misma población de algas, relaciones de parasitismo que afectan a la mayoría de las poblaciones de animales y plantas. Todo ello en un escenario diverso y cambiante, en el que, por ejemplo, el tamaño de la laguna varía de acuerdo con el caudal de los arroyos afluentes que la alimentan y las sombras que proyectan los árboles costeros varía de estación en estación y modifican la temperatura del agua (fig. 48-1). Como puede apreciarse en este ejemplo, el nivel de complejidad que puede alcanzar una comunidad en cuanto a sus componentes y relaciones, hace necesaria la búsqueda de reglas y patrones que permitan describir su estructura en forma simple. Analizaremos a continuación algunos de los parámetros y propiedades que permiten describir, comprender y comparar comunidades.

Composición específica

La lista de especies que componen el elenco que conforma una comunidad es una de las propiedades básicas que permiten caracterizar su estructura. Cada especie, vegetal o animal, tiene una historia de vida particular y una batería de adaptaciones morfológicas y fisiológicas que reflejan las condiciones ambientales y los procesos contingentes a los cuales ha estado sometida en el curso de su historia evolutiva. Algunas especies pueden formar parte de diversas comunidades y tener un amplio rango de tolerancia (*especies euritópicas*) frente a ciertos factores ambientales, en tanto que otras, asociadas con condiciones más específicas y restringidas, presentan poca tolerancia a las variaciones y se encuentran en un rango ambiental estrecho (*especies estenotópicas*). En los ambientes costeros estuariales, por ejemplo, donde confluyen aguas continentales y marinas, suelen producirse grandes cambios en los tenores de salinidad como resultado de las variaciones del caudal de agua dulce o de las entradas del mar relacionadas con las mareas regulares o con fenómenos de tormentas y vientos. Las especies que habitan estos sitios suelen tener rangos de tolerancia amplios frente a este parámetro (eurihalinas) en contraste con aquellas con rangos estrechos de tolerancia (estenohalinas).

Riqueza y diversidad

El parámetro llamado *riqueza* nos informa sobre la complejidad estructural de una comunidad, se puede describir mediante la estimación del número de especies que la componen. Sin embargo, esta estimación no consiste en un simple inventario porque no siempre se conoce el nombre de todas las especies halladas o, en otros casos, no es posible determinar fácilmente si ciertos individuos corresponden a una u otra especie, de modo que es necesario realizar estudios taxonómicos que permitan identificar a las especies y asignar los individuos en forma inequívoca. Las comunidades suelen estudiarse mediante la toma de "muestras" o pequeñas porciones de la comunidad. El número de especies halladas y su representatividad respecto de la comunidad completa dependen del diseño del muestreo, así como del tamaño y la cantidad de las muestras tomadas. Mientras que con unas pocas muestras se identifican las especies comunes o más abundantes de la comunidad, para detectar las especies raras es necesario tomar un nú-

mero mayor de muestras. A medida que se incluyen nuevas muestras, se reconoce un número mayor de especies hasta que el número de especies halladas se estabiliza (fig. 48-2).

Sin embargo, la riqueza no indica qué especies son raras y cuáles son comunes en la comunidad. Dos comunidades en las que habitan las mismas cinco especies podrían diferir con notoriedad en sus abundancias relativas. Por ejemplo, una de ellas podría contener una especie muy abundante y cuatro escasamente representadas mientras que en la otra comunidad las cinco especies podrían estar presentes en abundancias similares. En un caso como el descrito se dice que la segunda comunidad es más *diversa*. Los índices de diversidad son estimadores sintéticos que incluyen, además del número de especies, el número de individuos que componen la población de cada una de ellas.



***Fig. 48-2.* RELACIÓN ENTRE LA RIQUEZA DE ESPECIES Y EL NÚMERO DE MUESTRAS OBTENIDAS EN EL ESTUDIO DE DOS COMUNIDADES HIPOTÉTICAS.** *A medida que aumenta el número de muestras estudiadas se detecta un número mayor de especies. Cuando la curva alcanza una meseta, el número de muestras es suficientemente amplio para sustentar un estudio representativo de la riqueza específica de la comunidad.*

Estructura vertical

En el caso de las comunidades vegetales, otra propiedad significativa, además de la riqueza y la diversidad, es la *estructura vertical*. Esta propiedad se refiere al número de estratos o capas en que se distribuye el total de especies a lo largo de un eje vertical. Por ejemplo, en un bosque puede haber un estrato superior formado por árboles altos, por debajo, uno de árboles medianos, otro más bajo formado por arbustos y a nivel del suelo uno o dos estratos de vegetación herbácea. Una pradera podría tener dos estratos, uno de pastos bajos y otro de altos. Los diferentes estratos condicionan la penetración de la luz y la composición de la atmósfera –en términos de las diferentes concentraciones de gases que se establecen en el interior de la comunidad– lo cual, a su vez, determina la oferta de hábitat para el establecimiento de nichos de las diferentes poblaciones animales presentes.

Los límites de la comunidad y los gradientes ambientales

Los primeros estudios de comunidades comenzaron con el intento de identificar asociaciones entre diferentes especies de plantas, describiéndolas y clasificándolas en forma rigurosa. Más tarde se desarrollaron diversas técnicas de campo para la toma de muestras que permitieran determinar la unidad representativa de especies de plantas que caracterizaría a cierta comunidad, a la que los ecólogos denominaron *asociación*. El concepto de asociación se vincula con la idea de que en las comunidades existe una "división del trabajo" en la que los distintos tipos de plantas que la integran aprovechan diferentes fragmentos del ambiente, de modo que resultan funcionalmente complementarias. Se establecerían así asociaciones estables que constituirían un importante factor estructurante de las comunidades. Sin embargo, las evidencias fueron mostrando el carácter arbitrario de esta visión "social" de las comunidades de plantas que cedió paso al concepto de ecosistema como una unidad de estudio más útil y abarcativa, ya que integra los factores ambientales y los biológicos. Nos extenderemos en este tipo de análisis en el próximo capítulo. En la reconsideración de los modelos vinculados al concepto de asociación tuvieron un papel fundamental los estudios del registro palinológico –registro fósil de polen y esporas–, que permiten reconstruir la evolución de los sistemas naturales en relación con los cambios ambientales, dado que ciertos tipos de polen se pueden utilizar como indicadores de climas y permiten conocer la diversidad vegetal de las comunidades del pasado. Por ejemplo, los actuales bosques deciduos de la costa este de América del Norte han sido considerados sistemas representativos de una asociación estable y perdurable de especies por los ecólogos que sostenían la visión "social" y el papel estructurante de las asociaciones de plantas en las comunidades. Sin embargo, la secuencia temporal de pólenes fósiles de esa región mostró el carácter efímero de los antiguos bosques deciduos que constituían comunidades similares a las de los bosques actuales, ya que desaparecieron durante períodos glaciares del Pleistoceno. De este modo, las comunidades actuales de esa región deben concebirse como resultados de un proceso histórico en el que intervienen factores deterministicos y azarosos, más que como la expresión de una asociación persistente y perdurable de especies.

Como vimos, uno de los problemas más complejos es reconocer los límites de una comunidad. Algunas comunidades están separadas de otras por límites bien definidos, como es el caso de la comunidad de plantas de las dunas costeras, que está confinada en ese ambiente muy particular; sin embargo, las comunidades adyacentes presentan límites que no suelen ser tan claros.

La escala utilizada en el estudio, es decir, el nivel de detalle con que se realice la investigación, permite reconocer con mayor o menor certeza si el límite es brusco o si existe una transición. En algunos casos, se observan transiciones que se manifiestan como un cambio gradual en la abundancia relativa de las diferentes especies, a lo largo de un ambiente en el que una o más variables significativas para las especies –temperatura, altitud, humedad– se modifican de manera direccional y continua, es decir, a través de un gradiente ambiental de cambio. En la búsqueda de un modelo para analizar este tipo de problemas, el ecólogo estadounidense Robert Whittaker (1956) midió la distribución de especies de árboles a lo largo de las laderas de montañas en los Estados Unidos (Great Smoky, Santa Catalina y Siskiyou) mediante la evaluación de la composición porcentual de las especies a intervalos regulares a lo largo de una transecta altitudinal, es decir, conforme a un muestreo que sigue un recorrido lineal en orden creciente de altura. Según el estudio de Whittaker, aunque la distribución de las diferentes especies de árboles se superpone, la densidad de cada una de ellas tiene su óptimo en un nivel particular de altitud, en el cual se registra un pico de abundancia de individuos (fig. 48-3).

Si se analiza una comunidad de bosque y una de pradera que se

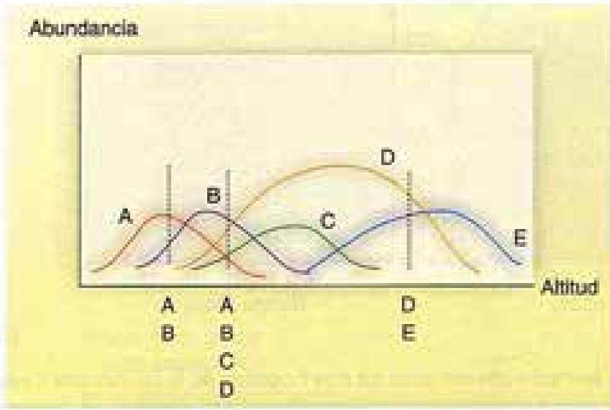


Fig. 48-3. CAMBIOS EN LA ABUNDANCIA RELATIVA DE LAS ESPECIES EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL. *El gráfico representa la abundancia relativa de cinco especies diferentes en un gradiente altitudinal. Este tipo de situaciones se observan en particular en zonas de montaña donde las condiciones ambientales varían gradual pero drásticamente en distancias cortas, tanto en cambios de altitud como de temperatura y en el régimen de precipitaciones.*

encuentren adyacentes, se puede reconocer una zona de transición denominada *ecotono* donde coexisten especies vegetales de ambas comunidades. Incluso la diferenciación entre la tierra y el agua en la costa de un lago puede resultar difusa: el nivel del agua puede cambiar estacionalmente por las lluvias y generar un límite indefinido entre el agua y la tierra. Para algunos organismos, ambos ambientes son parte de su cotidianidad: las ranas y los carpinchos *(Hydrochoerus)* usan ambos ambientes para su vida, muchos insectos viven como larvas en el agua y como adultos fuera de ella. Es frecuente que se realicen estudios de las comunidades presentes en interfases de este tipo. Para ilustrarlos, más adelante describiremos estudios realizados en zonas intermareales de la costa donde, con dependencia de la marea, la superficie rocosa está sumergida bajo el agua o no y analizaremos cómo las comunidades se estructuran en relación con este factor.

Efectos de la interacción entre poblaciones en la comunidad

Así como para analizar una población se estudian sus individuos, para comprender el funcionamiento y la estructura de una comunidad debemos estudiar las poblaciones que la componen y sus interacciones. Veremos a continuación cómo esas interacciones afectan la estructura de la comunidad y analizaremos cómo, al mismo tiempo, constituyen presiones selectivas importantes que operan sobre las poblaciones.

El principio de la exclusión competitiva

En 1934, el biólogo ruso Georgyi F. Gause (1910-1986) propuso que si dos especies compiten por un mismo recurso limitado, una de ellas será más eficiente en la utilización o el control del recurso y finalmente eliminará a la otra especie. Gause presentó así el *principio de la exclusión competitiva* y demostró su validez en experimentos efectuados en laboratorio con cultivos de dos especies de *Paramecium: Paramecium aurelia* y *Paramecium caudatum.*

Gause comparó el crecimiento de ambas especies en condiciones idénticas en recipientes separados y observó que *P. aurelia* se multiplicaba mucho más rápido que *P. caudatum*. Cuando colocó a las dos especies en un mismo recipiente y las dejó crecer, *P. aurelia*, nuevamente se multiplicó más rápido que su competidora, tanto que *P. caudatum* llegó a desaparecer (fig. 48-4).

Sin embargo, la especie que crece más rápido no siempre es el competidor más exitoso, como se pudo apreciar en un experimento con dos especies de lentejas de agua, *Lemna giba* y *Lemna polyrrhiza*, diminutas angiospermas que se encuentran en estanques y lagos. Cuando se encuentran separadas, *L. gibba* crece más lentamente que su especie hermana. Sin embargo, *L. gibba* siempre reemplaza a *L. polyrrhiza* cuando crecen juntas. La explicación es simple: *L. gibba* tiene bolsas llenas de aire que actúan como pequeños flotadores que crecen sobre la superficie. De esta manera, forman una película sobre la otra especie y le bloquean el acceso a la luz. En poco tiempo, la población de *L. polyrrhiza* desaparece (fig. 48-5).

El principio de exclusión competitiva de Gause parecería indicar que en las comunidades naturales sólo pueden coexistir especies disímiles. Sin embargo, es frecuente encontrar especies ecológicamente similares que conviven en una misma comunidad. ¿Cuál es el grado de similitud que puede existir entre dos o más especies que coexisten en una comunidad? Esta pregunta circuló por largo tiempo entre los ecólogos y su respuesta se vincula con el desarrollo del concepto de nicho ecológico que analizamos en el capítulo anterior.

Diferenciación de nichos

El concepto de nicho ecológico llevó a una conclusión importante: *cuando especies similares coexisten, sus nichos son diferentes*. Aunque parezca que los organismos se disputan los mismos recursos, no lo están haciendo. Los recursos en realidad a menudo se distribuyen entre miembros ecológicamente semejantes, pero no idénticos, de una comunidad. Puede ocurrir que la explotación del mismo recurso se reparta en el espacio, o el tiempo, pero no coincide totalmente. Como vimos en el capítulo anterior, en la actualidad se considera que cada especie construye un nicho ecológico particular al interactuar con un rango determinado de las variables bióticas y abióticas disponibles. En muchas ocasiones, variaciones sutiles permiten delimitar distintos nichos y atenuar la competencia.

En 1958, el ecólogo canadiense-estadounidense Robert H. MacArthur (1930-1972) condujo un estudio que se transformó en clásico. En un bosque de Nueva Inglaterra (en el NE de los Estados Unidos), donde coexistían cinco especies muy emparentadas de pájaros gorjeadores, todos del mismo tamaño y de hábitos insectívoros, MacArthur observó y registró pacientemente en qué sitios de los árboles se alimentaban las distintas especies. Encontró que cada especie se alimentaba en zonas ubicadas a alturas diferentes del árbol (fig. 48-6). Condujo entonces que estas especies podían coexistir porque explotaban recursos ligeramente diferentes. Estudios posteriores confirmaron sus resultados.

La historia evolutiva y los patrones de competencia

Muchos ecólogos interpretaron que la distribución de los recursos observada en casos como el de los gorjeadores es resultado de la com-

Figura Interactiva

WWW

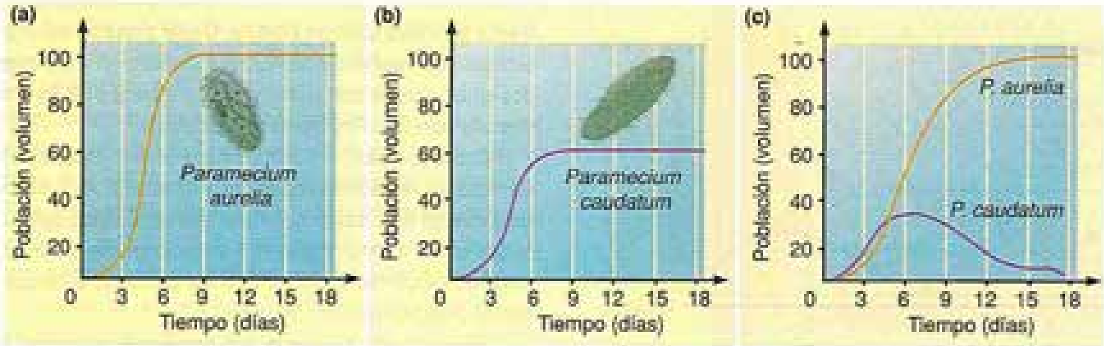


Fig. 48-4. LOS EXPERIMENTOS DE GAUSE CON DOS ESPECIES DE PARAMECIUM. *Si estas dos especies se encuentran en competencia directa por el mismo recurso limitado –en este caso, alimento– una elimina a la otra. Paramecium caudatum y Paramecium aurelia fueron cultivados primero separadamente en condiciones controladas y con un suministro constante de alimento. Como puede verse, la población de P. aurelia* ***(a)*** *creció mucho más rápido que la de P. caudatum* ***(b)****, lo cual indica que P. aurelia utiliza los alimentos disponibles de un modo más eficiente. Cuando los dos paramecios fueron cultivados juntos* ***(c)****, la especie que crecía más rápido superó en número y finalmente eliminó a la especie que crecía más lentamente.*

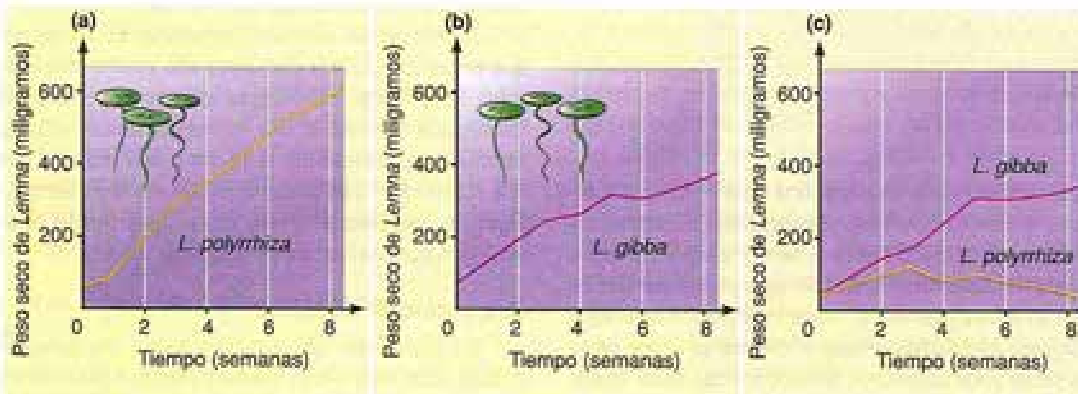


Fig. 48-5. UN EXPERIMENTO CON DOS ESPECIES DE LENTEJAS DE AGUA. *Una especie, Lemna polyrrhiza* ***(a)*** *crece más rápido en un cultivo puro que la otra especie, Lemna gibba* ***(b)****. Cuando se cultivan juntas* ***(c)****, Lemna gibba, que tiene pequeños sacos aéreos que la hacen flotar en la superficie, cubre a la otra especie y se impone en la competencia por la luz.*

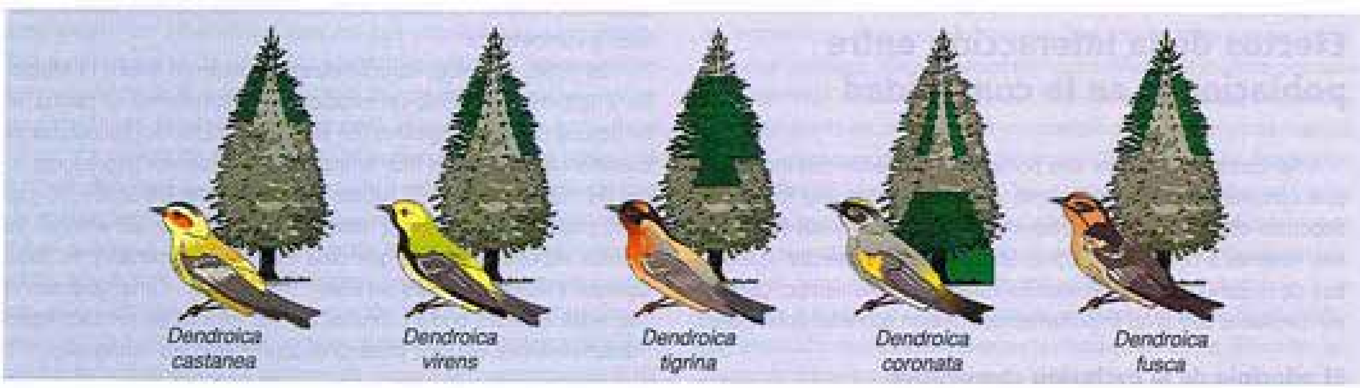


Fig. 48-6. LAS ZONAS DE ALIMENTACIÓN DE CINCO ESPECIES DE GORJEADORES NORTEAMERICANOS EN UN ABETO. *Las áreas coloreadas en el árbol indican en qué lugar cada especie pasa, al menos, la mitad de su tiempo de alimentación. Esta distribución de recursos permite que las cinco especies coexistan y se alimenten en los mismos árboles.*

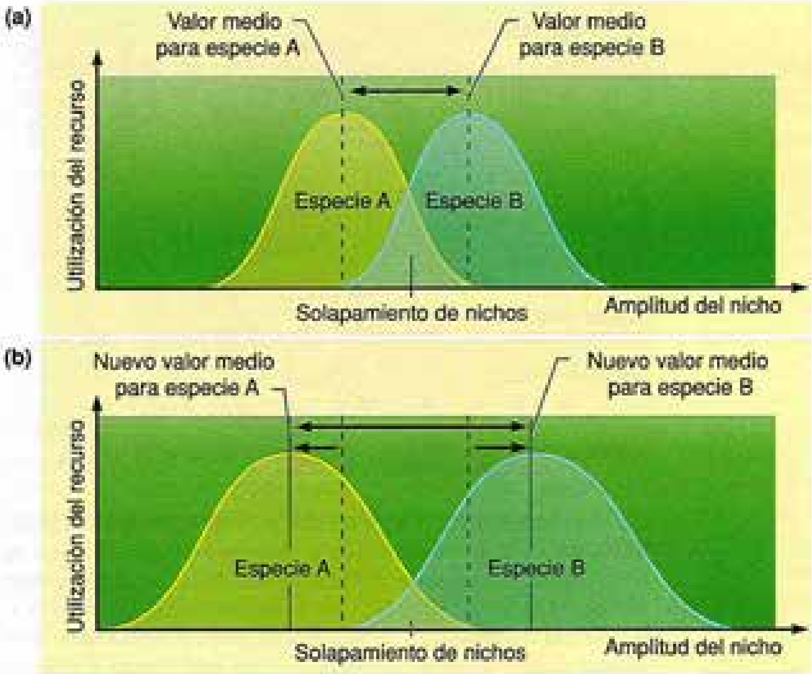


Fig. 48-7. SUPERPOSICIÓN UNIDIMENSIONAL EN UN NICHO ECOLÓGICO. **(a)** *Las dos curvas en forma de campana representan la utilización de un recurso por dos especies en una comunidad. La dimensión del nicho puede expresar el espacio que proporciona alimento, como en el ejemplo de los pájaros. La competencia entre dos especies es potencialmente más intensa en aquel espacio donde los nichos se superponen o solapan. En* **(b)** *la selección disruptiva ha operado ya durante cierto tiempo y, como resultado, eliminó parte de los individuos de características intermedias. Ambas especies divergen al modificar sus características en direcciones opuestas.*

petencia entre especies similares que ocurre en el presente. Sin embargo, otros autores, que se orientaron a explorar los procesos que dieron origen a los patrones observados actualmente, propusieron una explicación alternativa: que la competencia ocurrió en forma sostenida en el pasado evolutivo y que este proceso, operando como una fuerte presión selectiva, fue responsable de modelar las diferentes adaptaciones que permiten a los organismos coexistir. En este caso, una selección de tipo disruptivo (véase cap. 19, Selección disruptiva) operó durante cierto tiempo y parte de los individuos de características intermedias fueron eliminados. El fenómeno por el cual especies que coexisten divergen en aquellas características que se superponen se conoce como **desplazamiento de caracteres** (fig. 48-7). El problema de este tipo de hipótesis es que el efecto de la competencia en el pasado, aunque parezca un proceso plausible, es muy difícil de demostrar.

El nicho fundamental y el nicho real: los percebes de Escocia

Como vimos en el capítulo 47 (véase ¿Cómo comprobar si hay competencia?: la manipulación experimental), la manipulación experimental de poblaciones naturales con el objetivo de poner a prueba la existencia de relaciones de competencia requiere diseños cuidadosos y en muchos casos la interpretación de los resultados es compleja. Por ello, son pocos los estudios de este tipo que arrojan resultados concluyentes o no ambiguos. Una de las más claras demostraciones de competencia en una comunidad natural fue aportada en la década de 1960 por el ecólogo estadounidense Joseph Connell, considerado el fundador de la ecología experimental moderna.

Connell estudió una comunidad de percebes. Estos crustáceos cirripedios pasan por un período larval en el que son móviles y luego mudan a adultos de vida sésil, se adhieren a las rocas y secretan una serie de placas protectoras que contienen calcio (fig. 48-8). Una vez adheridos, los percebes permanecen fijos, de modo que, si se hacen observaciones y registros cuidadosos, se puede modelar la historia de una población determinada, dado que es posible identificar exactamente a los percebes que han muerto y a los que han llegado al sitio de estudio en los intervalos que transcurrieron entre las visitas de los investigadores.

Connell estudió dos especies de percebes en las costas de Escocia: *Chthamalus stellatus* y *Semibalanus balanoides*. *Chthamalus stellatus* se encuentra en la parte alta de la costa en la zona intermareal. A medida que las mareas avanzan y retroceden, estos percebes quedan expuestos a amplias fluctuaciones de temperatura, salinidad y al riesgo de la desecación. *Semibalanus balanoides* vive en una zona más baja, donde hay menos fluctuaciones ambientales y las condiciones son más benignas. Aunque las larvas de *Chthamalus*, después de su período de deriva en el plancton, con frecuencia se adhieren a las rocas de la zona inferior ocupada por *Semibalanus*, los adultos rara vez se encuentran en este sitio.

Connell demostró que en la zona más baja, *Semibalanus*, que crece más rápido, desplaza a *Chthamalus* empujándolo fuera de las rocas, creciendo encima de él o socavándolo. Cuando Connell eliminó experimentalmente a *Semibalanus* de la porción inferior de la zona entre mareas, *Chthamalus* invadió el área y prosperó allí. En las áreas testigo, donde no se efectuaron eliminaciones, cada especie se mantuvo en su propia zona. Este experimento demuestra que *Chthamalus* no está restringido a la zona superior entre mareas por límites de tolerancia fisiológica, sino debido a la competencia con *Semibalanus*. Sin embargo, no hay evidencia de que la competencia con *Chthamalus* mantenga a *Semibalanus* en la zona inferior. *Semibalanus* carece de las adaptaciones fisiológicas que se requieren para vivir en la zona superior y por esa razón no puede invadirla.

Este estudio y otros análogos han generado dos conceptos centrales en la ecología moderna: los de **nicho fundamental** y **nicho real**.



Fig. 48-8. LA ZONACIÓN DE LOS PERCEBES. *La fotografía fue tomada en Millport, en la isla de Cumbria, la localidad de Escocia donde Connell desarrolló sus primeros estudios experimentales de competencia. Los percebes Chthamalus, en la parte alta de la zona entre mareas, son blancos; los percebes Semibalanus, en la zona inferior, casi siempre tienen el mismo color de la roca a la cual están adheridos. La rejilla que se utilizó para contar los percebes mide 50 × 50 cm.*

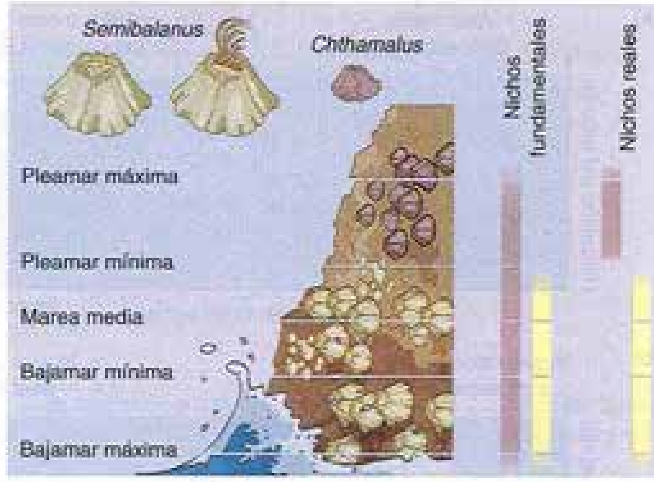


Fig. 48-9. COMPETENCIA INTERESPECÍFICA ENTRE SEMIBALANUS YCHTHAMALUS. *Las larvas de ambas especies se establecen en un área amplia, pero los adultos viven en áreas restringidas. Los límites superiores del área de Semibalanus están determinados por factores físicos, como la desecación. Los percebes Chthamalus no viven en el área de Semibalanus, no por razones físicas (el área es menos limitante desde ese punto de vista), sino porque Semibalanus crece más rápido y cuando se encuentra con Chthamalus dentro de su propia área, lo despega de las rocas o crece por encima de él.*

- El nicho fundamental describe los límites fisiológicos de tolerancia del organismo; es el nicho ocupado por un organismo en ausencia de interacciones con otros organismos competidores.
- El nicho real es aquella porción del nicho fundamental realmente ocupada; está determinada no sólo por los factores físicos, sino también por las interacciones con otras poblaciones de organismos similares.

En su nicho fundamental, *Chthamalus*, podría ocupar tanto las zonas altas como las bajas; pero como el nicho se superpone con *Semibalanus*, *Chthamalus* ocupa un área más restringida: su nicho real (fig. 48-9). El nicho fundamental de *Semibalanus* es más reducido que el de *Chthamalus* y se halla totalmente incluido en aquél. En esta situación, la especie que posee un nicho fundamental más estrecho, que se encuentra incluido en el de otra especie, tiene que ser mejor competidora o estará condenada a la extinción. *Semibalanus* puede sobrevivir en la misma comunidad entre mareas que *Chthamalus* porque es mejor competidor. *Chthamalus* puede sobrevivir, a pesar de su inferioridad competitiva, porque su nicho fundamental es más amplio y puede explotar un refugio al que *Semibalanus* no tiene acceso.

Los resultados de Connell demostraron que la competencia puede moldear la estructura de las comunidades. Sin embargo, cuando estudió una situación similar entre los percebes de la costa del Estado de Washington, Connell encontró que, en ese caso, para interpretar los patrones observados había que considerar otros factores significativos que entraban en juego, distintos de la competencia (ensayo 48-1, *Dinámica de parches. ¿Competencia y depredación conducen siempre a un mismo resultado?*)

Aunque muchos estudios de competencia han demostrado que las adaptaciones y las distribuciones de recursos posibilitan la coexistencia de especies similares dentro de una comunidad, muchos otros han puesto de manifiesto que la competencia entre especies puede llevar a la eliminación de una especie de la comunidad, por exclusión competitiva. Un ejemplo es la desaparición de los petirrojos azules en muchas localidades de los Estados Unidos, causada, en parte, por la usurpación de sus sitios de anidación por los estorninos. Los estorninos fueron introducidos en el Central Park de la ciudad de Nueva York en 1891 y en la actualidad se encuentran en todos los Estados Unidos, mientras que en las últimas décadas poca gente ha visto un petirrojo azul. En la Argentina, es conocido el caso de introducción del ciervo colorado europeo, que desplazó al huemul autóctono hacia hábitats marginales. El huemul hoy se considera una especie en vías de extinción.

Sin embargo, no todas las especies coexisten con otras que son fuertes competidoras. En 1984, el ecólogo estadounidense Donald R. Strong y sus colaboradores estudiaron comunidades de insectos fitófagos, grupo muy exitoso que reúne cerca de un cuarto de las especies vivientes. Estos investigadores encontraron que, si los recursos son abundantes, no sólo no habrá competencia intraespecífica, sino que tampoco se observará competencia interespecífica. Ello se explica porque cuando no hay competencia entre individuos de la misma especie, difícilmente se establezca competencia con organismos menos "parecidos" es decir, aquellos que pertenecen a otras especies. Sin embargo, dado que las poblaciones de fitófagos rara vez alcanzan densidades altas, cabe preguntarse cuál es el factor limitante. En este caso se considera que, en ausencia de competencia, la restricción del aumento del tamaño poblacional podría deberse a que el acceso al alimento suele estar limitado por adaptaciones que protegen a las plantas de una depredación excesiva, ya sean físicas –como espinas– o químicas –como

ENSAYO 48-1

Dinámica de parches. ¿Competencia y depredación conducen siempre a un mismo resultado?

Los individuos de una especie se establecen en ambientes que reúnen las condiciones y los recursos adecuados para su existencia, pero estos hábitats no siempre son uniformes o continuos a través del espacio o a lo largo del tiempo. Los recursos pueden ser dispares y las condiciones ambientales pueden estar distribuidas en forma heterogénea. Así, los hábitats suelen presentarse discontinuos, en forma de parches rodeados por una matriz menos favorable. Por ejemplo, las islas están rodeadas por agua, las altas cumbres dividen los bosques, afloramientos de rocas interrumpen los pastizales.

Al mismo tiempo, algunos elementos del paisaje representan barreras, mientras que otros constituyen corredores que inhiben o favorecen la movilidad de las poblaciones. Las barreras impiden la dispersión o migración entre parches: por ejemplo, las montañas son barreras para los animales, así como la distancia entre islas oceánicas lo es para algunos vegetales. Por el contrario, los corredores facilitan la dispersión o la migración: por ejemplo, los roedores se desplazan por los bordes de los campos donde crece vegetación alta (la cual los protege de los depredadores); del mismo modo que los ríos que conectan lagunas constituyen rutas de intercambio para animales acuáticos. Asimismo, según la especie, un mismo elemento del ambiente podrá constituir una barrera o un corredor; por ejemplo, un río es una barrera para un conejo y podría ser un corredor para un pez.

Pensar el ambiente como un sistema discontinuo constituido por parches permite entender mejor la pluralidad de situaciones presentes en las comunidades naturales. Incluso un ambiente continuo, sin barreras, podría presentar heterogeneidades espaciales debido a la producción de disturbios en diferentes sitios: la caída de un árbol en el bosque genera un claro donde podría iniciarse una sucesión ecológica; la ocurrencia de disturbios periódicos puede generar sucesiones ecológicas reiteradas a través del tiempo y todo ello puede constituir un entorno apto para el establecimiento de una cantidad mayor de formas de vida.

Por otra parte, la heterogeneidad del ambiente puede dar lugar a diversas resoluciones de las relaciones entre especies competidoras o entre depredadores y presas. De esta forma, mientras que en un parche una especie competidora fuerte puede extinguir localmente a una competidora débil, en otro parche un depredador puede mantener baja la densidad del competidor fuerte, lo cual permite el crecimiento de la especie competidora débil. Del mismo modo, si en un parche se agotan los recursos para un herbívoro, éste puede migrar a otro parche donde exista disponibilidad de este recurso, como resultado de lo cual es posible que la abundancia del recurso se recupere en el parche original. Así, en muchos casos, la existencia de un ambiente fragmentado produce un relajamiento de la competencia intraespecífica o interespecífica.

En 1978, la ecóloga estadounidense Jane Lubchenco estudió comunidades de la zona intermareal y encontró un importante efecto de las relaciones de depredación en la composición específica de distintos parches ambientales. En la zona estudiada, como resultado de los cambios del nivel del mar debido a las mareas, se forman piletones costeros que constituyen los parches o fragmentos del ambiente que la ecóloga analizó y comparó. En ellos coexisten, entre otras especies, algas verdes *Enteromorpha* y rojas *Chondrus*, el caracol *Littorina*, que es el herbívoro más abundante, y cangrejos del género *Carcinus*, que son depredadores de *Littorina*. A su vez, los cangrejos son depredados por gaviotas. En primer lugar, Lubchenco estudió las poblaciones de algas presentes en los distintos parches. Observó entonces que en los diversos piletones las algas rojas y verdes se encontraban representadas en distintas proporciones. Había piletones dominados por *Enteromorpha*, otros por *Chondrus* y algunos otros en los que ambos tipos de algas se presentaban en proporciones intermedias. Posteriormente, estudiando el comportamiento alimentario del principal herbívoro, observó que *Littorina*, presente en todos los piletones aunque con distintos grados de abundancia, se alimentaba de ambos tipos de algas pero prefería a *Enteromorpha*. Para estudiar si las diferencias en la representación de las dos poblaciones de algas en distintos piletones se debían a la depredación selectiva de *Littorina*, quitó todos los caracoles de una pileta donde dominaba *Chondrus*. Utilizó piletones similares no manipulados experimentalmente como control de su experimento. Al cabo de un tiempo, en los piletones control no se vieron cambios en las proporciones respecto de las condiciones iniciales, pero en el piletón que fue liberado de caracoles, las algas *Enteromorpha* que originalmente se encontraban en una proporción muy baja crecieron con rapidez y desplazaron a *Chondrus* hasta dominar por completo. Quedó claro entonces que el caracol era responsable de que existieran piletas dominadas por *Chondrus*. ¿Pero por qué había piletas en las que dominaba *Enteromorpha*? Para comprender estos casos había que incluir en el análisis a un tercer protagonista: el cangrejo *Carcinus*, cuya abundancia era alta en este tipo de piletones. La abundancia de *Carcinus* en piletones donde domina *Enteromorpha* se explica porque sólo este tipo de algas le permiten ocultarse de su principal depredador: las gaviotas. Debido a la falta de refugios, *Carcinus* no puede prosperar en aquellos piletones donde domina *Chondrus*. Por otra parte, estos cangrejos se alimentan de individuos juveniles de *Littorina*, lo cual no favorece que la población de caracoles se establezca y prospere en piletones donde abunda *Carcinus*. Debido a ello, si bien los caracoles prefieren las algas *Enteromorpha*, pueden establecerse y prosperar mejor en las piletas dominadas por algas *Chondrus* porque en ellas su principal depredador es escaso. La dominancia de *Enteromorpha* en algunas piletas se relaciona entonces con la baja abundancia de *Littorina*, su principal consumidor, el cual a su vez es mantenido en una frecuencia muy baja por su depredador, *Carcinus*. De esta forma, los piletones tienden a presentar dos patrones alternativos: abundancia de algas verdes *Enteromorpha* y de cangrejos o abundancia de algas rojas *Chondrus* y de caracoles. La fijación de uno u otro patrón en los distintos piletones depende de ligeras variaciones en las condiciones iniciales presentes en cada subsistema, las cuales es probable que se hayan establecido azarosamente durante su formación.

Existen además diversas situaciones intermedias, dado que los caracoles adultos pueden migrar desde las piletas con algas rojas hacia otras piletas con abundancia de algas verdes y también porque diversos disturbios pueden generar cambios que den lugar a situaciones transicionales.

Este ejemplo muestra la multiplicidad de interacciones que pueden ocurrir en una comunidad que se desarrolla en un ambiente heterogéneo, en cuyos parches se manifiestan diversos estados de esas interacciones.

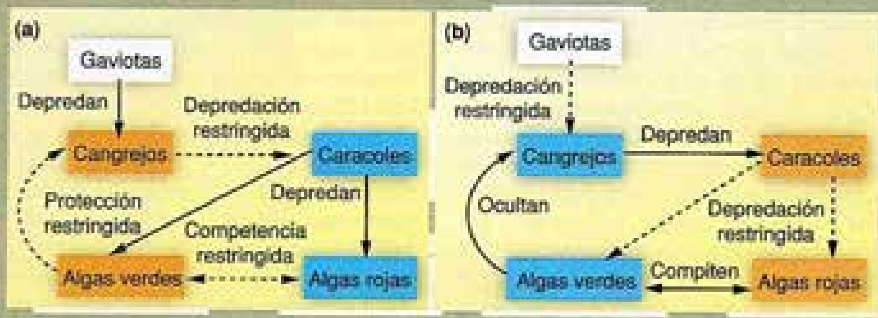
La teoría de metapoblaciones que analizamos en el capítulo anterior está fundada sobre la idea de que el ambiente es discontinuo y está integrado por parches (véase recuadro 47-2, *Metapoblaciones*). En este capítulo, sin embargo, hemos expuesto modelos alternativos en los que el ambiente es considerado como un gradiente de

Continúa

ENSAYO 48-1 *(Cont.)*

Dinámica de parches. ¿Competencia y depredación conducen siempre a un mismo resultado?

cambio continuo. Estas dos aproximaciones no son mutuamente excluyentes ni excluyen la necesidad de construir nuevos modelos interpretativos ya que no es posible encontrar un modelo universal que explique todo tipo de situaciones; cada uno de ellos es útil para una comprensión adecuada de determinados patrones o procesos representativos de la diversidad de los sistemas naturales.



Los esquemas representan las dos condiciones extremas observadas en la naturaleza. En azul las poblaciones que aumentan su tamaño, en naranja las que disminuyen. Las flechas continuas indican efectos negativos sobre otra población y las punteadas los efectos coartados por otras interacciones. En el primer caso ***(a)*** *predominan las algas rojas y los caracoles; en el segundo* ***(b)****, las algas verdes y los cangrejos.*

Figura animada

sustancias tóxicas, no palatables o repelentes–, y porque los depredadores y los parásitos de los insectos son abundantes.

Depredación y diversidad de especies

La depredación influye en el número y el tipo de especies de una comunidad. Aunque la depredación ocasionalmente puede eliminar especies presa, muchos estudios experimentales han demostrado que, por el contrario, en general suele contribuir a mantener la diversidad de especies en una comunidad. El ecólogo estadounidense Robert T. Paine estudió una comunidad costera en la cual el depredador principal era la estrella de mar *Pisaster* (fig. 48-10). Al comienzo del experimento había 15 especies presa, que incluían percebes y varios tipos de moluscos como mejillones, lapas y quitones. Paine eliminó sistemáticamente a las estrellas de mar en un área de la comunidad de 8 por 2 metros. Al final de experimento, el número de especies presa en el área de la que se había eliminado a las estrellas de mar había disminuido a 8 y la comunidad estaba dominada por una especie de mejillón. La interpretación de este resultado fue que en la comunidad inalterada, la depredación por la estrella de mar mantenía bajas las densidades de las poblaciones presa, lo cual reducía la competencia entre ellas y permitía que todas sobrevivieran. En ausencia del depredador, los mejillones fueron los triunfadores netos en la competencia por el espacio vital. Las especies como *Pisaster*, que contribuyen a mantener una alta diversidad en la comunidad, se denominan *especies clave*.

Los mamíferos herbívoros también mantienen la diversidad florística en bosques tropicales mexicanos al impedir la exclusión competitiva por parte de especies de plantas dominantes. Sitios sin mamíferos presentaron una monotonía florística que permite niveles altos de herbivoría por parte de insectos fitófagos, pero que también promueve la proliferación de enemigos naturales de esos insectos.

Es importante considerar este tipo de interacciones en la comunidad y sus posibles consecuencias cuando se altera la densidad de una especie o población, ya sea en vistas de su utilización para consumo humano o debido a acciones relacionadas con la conservación o la recuperación de una especie que se encuentra amenazada de extinción. Por ejemplo, si se aumenta mucho la densidad de una especie depredadora puede ocurrir que la presa se extinga. En esta nueva situación, si el depredador no obtiene un alimento sustituto (otra especie de presa), también se extinguirá por falta de alimento.

La comunidad en el tiempo

¿El equilibrio es el estado natural de las comunidades?

Desde una perspectiva global, las comunidades ecológicas parecerían estar en equilibrio, ya que por lo general las asociaciones de especies pueden subsistir durante varias generaciones en grandes extensiones. Sin embargo, cuando las comunidades se examinan a escala local, en muchos casos se verifica que no están en un estado estable. ¿Qué variables determinan la cantidad de especies de una comunidad? ¿Qué factores sustentan los cambios en la composición de la comunidad con el paso del tiempo?

Los disturbios y las catástrofes

Diferentes tipos de comunidades varían ampliamente en riqueza y diversidad de especies. Las selvas tropicales lluviosas y los arrecifes de coral son las comunidades más diversas. Durante bastante tiempo se



Fig. 48-10. ESTRELLA DE MAR DEL GÉNERO PISASTER ABRIENDO UN MEJILLÓN, UNO DE SUS ALIMENTOS FAVORITOS. *Los estudios han mostrado que la depredación por Pisaster, en particular de mejillones y percebes, es un factor importante en el mantenimiento de la diversidad de especies en las comunidades de las costas rocosas en los cuales viven.*

pensó que la composición específica de estas comunidades era relativamente constante y se consideraban buenos ejemplos de un estado de equilibrio. Se pensaba que su alta diversidad de especies era resultado de un patrón de estabilidad sostenido durante largos períodos. Sin embargo, en la actualidad, numerosos ecólogos consideran que esta diversidad es función de la frecuencia y de la magnitud de los disturbios a los cuales las comunidades están sujetas.

Los *disturbios* son eventos que interrumpen la estabilidad de una comunidad. Según la comunidad que se analice y la escala en que se considere el sistema estudiado, el disturbio podrá consistir en la caída de un árbol, un terremoto, un incendio, una inundación, la tala, el vulcanismo, tormentas fuertes y deslizamientos o depósito de sedimentos o barro (fig. 48-11). Un episodio de intensificación de la depredación puede considerarse un disturbio, desencadenado, por ejemplo, por un gran aumento de la población de depredadores, ya sean éstos herbívoros, carnívoros o parásitos. Una forma de cuantificar un disturbio, desde el punto de vista de su impacto sobre la biota, es a través de la pérdida de la **biomasa**, parámetro que se calcula como el peso seco total de todos los organismos presentes en un momento dado y en una superficie definida. En la selva tropical, los árboles mueren o son gravemente dañados por tormentas, rayos, aluviones o invasiones masivas de insectos. Los corales que forman la base de la comunidad del arrecife pueden ser destruidos por depredadores, por las enormes olas que acompañan a las tormentas tropicales o por flujos de agua dulce. Poco después de una perturbación, las áreas abiertas –de la selva o del arrecife– son invadidas por formas inmaduras, como semillas, esporas y larvas.

Como ya se mencionó, en los ensayos experimentales que se realizan para poner a prueba la existencia de ciertas interacciones entre diferentes poblaciones de la comunidad, el investigador muchas veces se vale del disturbio como una herramienta metodológica: quita o agrega una especie para analizar los efectos de la competencia, introduce un depredador, entre otros procedimientos. Sin embargo, es importante distinguir los disturbios de las catástrofes. Los disturbios son un componente del ecosistema, se miden a través de su intensidad, frecuencia, tiempo de duración y son factores significativos que modelan la estructura de la comunidad. Las *catástrofes* son eventos que afectan a las comunidades o poblaciones de forma muy drástica y, debido a su carácter episódico y a la baja frecuencia con que ocurren, no favorecen la evolución de adaptaciones relacionadas con los requerimientos que se establecen en tales situaciones. Por ejemplo, luego de una erupción volcánica que afecta una isla entera, el área tarda en reponerse; y si ocurriese otra erupción, es muy improbable que la población haya incorporado características adaptativas que le permitan enfrentar esa situación similar, dado que las presiones selectivas que operan en los largos períodos de "normalidad" no contribuyen a modelar este tipo de adaptaciones. Un caso diferente es el de los huracanes caribeños que, a pesar de su fuerza y probablemente debido a su recurrencia y periodicidad, han favorecido la evolución de ciertas características de la vegetación, que contribuyen a tolerarlos. Otro caso significativo es el del Palmar de Colón, un Parque Nacional situado en la costa entrerriana del río Uruguay (Argentina), donde predominan pastos y palmeras. Esta comunidad está expuesta a incendios naturales desde hace mucho tiempo. Cuando ocurre un incendio, los pastos se queman pero las palmeras adultas resisten el fuego; luego del incendio, que constituye un disturbio, perturbación o desastre y no una catástrofe, las palmeras se reponen y los pastos recolonizan la región desde zonas no incendiadas. Luego de un disturbio, la comunidad se ve desplazada de su estado de estabilidad, pero se mantiene dentro de los límites de tolerancia que le permiten volver a su estado anterior. En cambio, luego de las catástrofes, la comunidad que se regenera puede ser completamente diferente de la inicial.

La hipótesis del disturbio intermedio

De acuerdo con la *hipótesis del disturbio intermedio*, cuanto más frecuentes son las perturbaciones, mayor es la diversidad de especies que alcanza la comunidad. Sin embargo, si el intervalo entre perturbaciones se incrementa más allá de cierto límite, la diversidad comienza a declinar (fig. 48-12). Si los disturbios o las perturbaciones son demasiado frecuentes, la comunidad terminará por incluir sólo aquellas especies que pueden invadir, madurar y reproducirse antes de que ocurra la próxima perturbación. El factor primordial en esta declinación en el número de especies podría ser la competencia interespecífica pero, aunque todas las especies fueran competitivamente equivalentes, finalmente la comunidad terminaría dominada sólo por aquellas que resulten más resistentes a los efectos físicos desfavorables, a la depredación o a las enfermedades.

Entre las comunidades más pequeñas están las que se encuentran en las rocas costeras. Estas comunidades, dominadas por las algas que crecen en la superficie rocosa, sufren frecuentes perturbaciones masivas como consecuencia de olas fuertes que pueden arrancar las algas o dar vuelta las rocas. Como resultado de estos embates, la roca queda desnuda y puede ser colonizada nuevamente, ya sea por los individuos sobrevivientes o por la germinación de esporas. En una serie de observaciones realizadas en este tipo de zonas al sur de California, el ecólogo estadounidense Wayne P. Sousa, de la Universidad de Berkeley, Estados Unidos, encontró que, a diferencia de las rocas grandes, las



Fig. 48-11. AMBIENTE MODIFICADO POR UN DISTURBIO. *Este incendio, fotografiado en el parque nacional Kadaku en Australia, es un disturbio que interrumpe la estabilidad de la comunidad.*

rocas más pequeñas se dan vuelta con frecuencia y por lo general están dominadas por una o pocas especies de algas. Lo mismo ocurría en las rocas de gran tamaño que no sufrían perturbaciones. Las rocas de tamaño intermedio, sometidas a un número intermedio de perturbaciones, fueron las que presentaron una diversidad mayor de especies. Sousa realizó también experimentos estabilizando las rocas de tamaño intermedio, reduciendo así el número de perturbaciones que sufrían, y encontró que las comunidades de algas en las rocas estabilizadas eran menos diversas que las de las rocas no estabilizadas. Estos resultados apoyan la hipótesis de la perturbación intermedia.

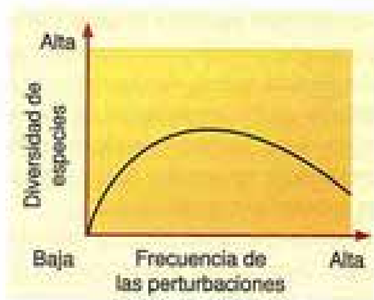


Fig. 48-12. HIPÓTESIS DE LA PERTURBACIÓN INTERMEDIA. *De acuerdo con esta hipótesis, la diversidad de especies en una comunidad está determinada por la frecuencia de las perturbaciones ambientales. Cuando las perturbaciones son demasiado frecuentes o muy poco frecuentes, la diversidad de especies es baja. Por el contrario, cuando la frecuencia de las perturbaciones es intermedia, la diversidad de especies es alta. Cuando la diversidad de especies se grafica en función del tiempo transcurrido desde la última perturbación o en función de la magnitud de la perturbación, se obtienen curvas semejantes.*

Cambios en la composición de la comunidad: sucesión ecológica

Como vimos, la composición de la comunidad cambia como consecuencia de disturbios o de cambios aún más drásticos, como las catástrofes. La recolonización comienza, en general, a partir de especies vegetales de vida corta y crecimiento rápido que luego son reemplazadas por otras especies con ciclos de vida más largos. A medida que los componentes fotosintéticos del ecosistema cambian, la vida animal por encima y por debajo del suelo también cambia (fig. 48-13). Estos cambios constituyen lo que se denomina **sucesión ecológica**. La sucesión consiste en cambios direccionales, los cuales no deben confundirse con cambios cíclicos como son los que se producen como resultado de una variación estacional, como la pérdida de follaje en las épocas desfavorables, los cambios asociados con la floración o la fructificación.

En muchas comunidades, la secuencia de organismos fotosintéticos es tan regular y predecible durante la sucesión ecológica que inicialmente este proceso se consideró análogo al proceso de desarrollo de un solo organismo. Según esta interpretación, la regularidad del proceso está dada porque los cambios producidos en cada etapa "preparan el camino para la siguiente", al alterar las condiciones locales de temperatura, luz, humedad y contenidos del suelo. Sobre la base de este tipo de análisis, en 1916, el ecólogo estadounidense Frederic E. Clements (1874-1945) definió a la sucesión ecológica como una secuencia de reemplazo de comunidades de plantas dada por un proceso unidireccional y determinístico. Propuso además que al cabo de este recorrido lineal, la comunidad como un todo finalmente termina por alcanzar un estado estable "maduro" y denominó a este estado **clímax**. Para Clements, el proceso de sucesión ecológica es orientado exclusiva-



Fig. 48-15. **SUCESIÓN ECOLÓGICA.** *Etapa intermedia de la sucesión posagrícola en el oeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina.*

mente por el clima regional. Otros investigadores agregaron que ese estado de equilibrio podía ser influido también por el tipo de suelo o la posición topográfica de la comunidad.

En contraste con la posición de Clements, el botánico estadounidense Henry Allan Gleason planteó en 1927 que, además de los cambios direccionales, todo cambio en la composición de especies de una comunidad constituía una sucesión, aunque el proceso involucrara fluctuaciones no direccionales. Este autor, con una concepción menos sistémica que la de Clements, no concebía a la comunidad como un sistema integrado, sino como un resultado fortuito, producto de la yuxtaposición espacial y temporal de un conjunto de poblaciones que presentan rangos de tolerancia ambiental similares. En este caso, la composición específica en cada comunidad depende en parte de las condiciones ambientales, pero también de otros factores, como la posibilidad de llegada de propágulos y semillas, la similitud de requerimientos, la tolerancia de las especies y, en buena parte, del azar. Un aspecto central en la concepción de sucesión propuesta por Gleason es la noción de que tanto los factores bióticos como los abióticos son heterogéneos en el espacio y el tiempo. Ello contrasta notablemente con la visión de Clements, que enfatiza la idea de cambios regulares, direccionales y predecibles, orientados por las presiones de un ambiente básicamente uniforme.

Acerca del equilibrio y los modelos de sucesión: estado actual del problema

Como resultado de la maduración de las discusiones expuestas, a partir de la década de 1970 comenzaron a predominar dos tendencias principales en el estudio de la dinámica de las comunidades. Por un lado, las teorías basadas en la idea de equilibrio fueron reemplazadas por aquellas que suponen el estado de "no equilibrio" como condición frecuente, que incorporan la idea de los disturbios como factores constitutivos de la historia y determinantes de la estructura de las comunidades. Por el otro, en cuanto al estudio de las sucesiones ecológicas, los enfoques holísticos como el de Clements que apuntaban a comprender la dinámica de la comunidad como un todo, fueron desplazados en general por explicaciones reduccionistas y mecanicistas, más vinculadas con la concepción de Gleason, que sirvió de marco para el desarrollo de un gran número de investigaciones centradas en las interacciones entre pares de poblaciones. Al mismo tiempo, la noción de heterogeneidad espacial y temporal de los factores bióticos y abióticos, característica del modelo de Gleason, constituye un enfoque fuertemente representado en la ecología moderna. En ese sentido, aun si se adopta un enfoque holístico similar al de Clements, resulta claro que las interacciones en las comunidades dependen de diversas características de las especies en estudio (su capacidad de colonización, de competencia, su plasticidad), de modo que su dinámica es de carácter local y particular que depende de las condiciones ambientales abióticas y bióticas del sistema en estudio (recuadro 48-1, *Reemplazos de especies*).

En la búsqueda de modelos que permitan reconocer las peculiaridades de distintos procesos de sucesión ecológica, los científicos australianos Joseph Connell y Ralph Slatyer propusieron en 1974, tres diferentes mecanismos que podrían promover el reemplazo de especies. Las principal diferencia entre estos mecanismos se centra en el modo en que una nueva especie se establece en la comunidad:

- El *modelo de facilitación*. La o las especies presentes modifican el hábitat de modo que éste es menos adecuado para ellas y más conveniente para las sucesoras.
- El *modelo de inhibición*. La o las especies presentes en el sitio no permiten el establecimiento de otras y sólo se produce un reemplazo cuando las primeras se extinguen localmente.
- El *modelo de tolerancia*. La o las especies de crecimiento más lento, competitivamente superiores, excluyen a las primeras que poseen un crecimiento más rápido pero son menos tolerantes a las nuevas condiciones ambientales.

Se considera que estos distintos mecanismos no son excluyentes sino que pueden operar en forma simultánea entre distintos pares de especies dentro de la comunidad y que uno u otro pueden adquirir mayor importancia alternativamente en distintos estadios de la sucesión.

El modelo biogeográfico de islas

Dado su tamaño y su aislamiento relativo, las islas pequeñas suelen ser excelentes laboratorios naturales para el estudio de los procesos evolutivos y ecológicos. En un estudio clásico publicado en 1963, el ecólogo estadounidense Robert H. MacArthur (1930-1972) y el zoólogo estadounidense Edward O. Wilson exploraron problemas de composición y estabilidad de la comunidad en islas pequeñas. Partieron de la hipótesis de que aunque la cantidad de especies en una isla permanece relativamente constante en el tiempo, la variedad de especies se encuentra en cambio continuo. Su propuesta, la *hipótesis del equilibrio de la biogeografía de las islas*, es que existe un equilibrio entre la tasa a la cual inmigran nuevas especies y la tasa a la cual una especie ya presente se extingue localmente. De ello resulta que, aunque la cantidad de especies esté en equilibrio, la composición de la comunidad no lo está, ya que cuando una especie se extingue habitualmente es reemplazada por otra distinta.

El modelo de la biogeografía de islas fue puesto a prueba por Wilson y por el ecólogo estadounidense Daniel Simberloff, quienes estudiaron una serie de pequeñas islas de manglares en los cayos de Florida. Allí contaron el número de especies de artrópodos en cada una de ellas y luego destruyeron toda la vida animal cubriendo las pequeñas islas con láminas de plástico luego de fumigarlas. La vida vegetal quedó intacta. Las islas fueron recolonizadas rápidamente desde el continente y, según había predicho el modelo, la cantidad total de especies presentes en una isla dada después de la recolonización fue igual a la cantidad total existente antes de que la isla fuera perturbada. Sin embargo,

Recuadro 48-1

Reemplazos de especies

Un campo de cultivo abandonado proporciona un clásico ejemplo de sucesión ecológica. El área es colonizada rápidamente por aquellas especies capaces de resistir la luz solar y los vientos desecantes que estén presentes en ese momento en el suelo o que puedan llegar desde los alrededores. Un grupo de investigadores argentinos liderado por Rolando J. C. León, de la Universidad de Buenos Aires, describió los reemplazos de especies en un paisaje agrícola de la pampa argentina. León observó que durante los primeros 15 años de sucesión ecológica, la comunidad se mantiene dominada por especies exóticas, en su mayoría malezas o especies forrajeras naturalizadas en la zona. La recolonización por parte de especies nativas estaría limitada por su ausencia en el banco de semillas del suelo y por la escasa disponibilidad de relictos de pastizal natural próximos al sitio en estudio, capaces de actuar como fuentes de propágulos.

y éste es un punto importante, la composición de especies a menudo fue bastante distinta de lo que había sido originalmente. Además, una vez alcanzado el número de especies característico del equilibrio, la composición específica siguió cambiando y la extinción y la inmigración se equilibraron (fig. 48-14).

Estos investigadores propusieron que en la diversidad de especies presente en estos sistemas influyen dos variables principales:

- El tamaño de la isla: las islas más pequeñas tienen un número de especies relativamente estable en el tiempo, pero menor que el de las islas más grandes, por tener tasas de extinción más altas. Las poblaciones tienden a ser más pequeñas en islas pequeñas y, por lo tanto, más susceptibles a los efectos de la depredación y de las alteraciones ambientales (ensayo 48-2, *La conservación y el modelo de la biogeografía de islas*).
- La distancia entre la isla y la fuente de colonizadores, por lo habitual el continente: las islas distantes tienden a tener menos especies que las islas más cercanas al continente. Se piensa que esto se debe a la existencia de menores tasas de inmigración, ya que los potenciales colonizadores deben recorrer distancias mayores.



Fig. 48-14. MODELO DE EQUILIBRIO DE LA DIVERSIDAD DE ESPECIES EN UNA ISLA. *La tasa de inmigración disminuye a medida que llegan más especies, porque existe un límite en la cantidad de especies que puede admitir el sistema. La tasa de extinción se incrementa más rápido cuando hay un gran número de especies debido al aumento de la competencia interespecífica; por lo general las especies existentes estarán mejor establecidas y, por lo tanto, más capacitadas para competir con los recién llegados. El número de especies en el punto de equilibrio está determinado por la intersección de las curvas de inmigración y de extinción.*

Si bien los modelos y experimentos expuestos en este capítulo permiten comprender patrones y predecir algunos aspectos de la estructura y la dinámica de las comunidades, resulta claro que no hay respuestas simples aplicables a todas las situaciones que estudia la ecología. Cada comunidad es un conjunto único de organismos, el producto de una historia única y siempre cambiante que involucra factores físicos y biológicos. El mundo de los organismos vivos es tan vasto y diverso que puede llevar muchos años obtener información que permita una comprensión profunda de la ecología de las comunidades. Paradójicamente, los procesos que ocurren en el siguiente nivel de complejidad ecológica –el ecosistema– en muchos aspectos se comprenden con más claridad que los que ocurren dentro de cada población o comunidad. Estos procesos, que incluyen el flujo de energía y el reciclado de minerales, serán el tema del próximo capítulo.

Galería de imágenes

Ensayo 48-2

La conservación y el modelo de la biogeografía de islas

A medida que aumenta la demanda de recursos naturales por la expansión de las poblaciones humanas, las comunidades ecológicas se fragmentan más aceleradamente y se reducen a "islas", áreas rodeadas por zonas inadecuadas para la mayoría de las especies que viven en ellas. El ejemplo más dramático de esta fragmentación de comunidades naturales son las selvas tropicales que se están talando a una velocidad sin precedentes. Sin embargo, la destrucción de hábitats silvestres no se limita a las selvas tropicales. Allí donde una marisma es cruzada por una nueva carretera, donde una selva es desmontada para usos agrícolas o para el desarrollo urbano, o donde un río es interrumpido por una represa, el resultado es una subdivisión de comunidades ecológicas en hábitats pequeños y aislados.

En este contexto, la hipótesis de equilibrio de la biogeografía de islas tiene claras implicaciones para la biología de la conservación. Como vimos, este modelo predice que, en islas pequeñas y aisladas, las tasas de extinción serán más elevadas y las tasas de inmigración serán más bajas. A medida que las comunidades naturales se van reduciendo a fragmentos más pequeños y aislados, cada vez contendrán menos especies.

Esta predicción ha sido sustentada por numerosas investigaciones. Uno de los estudios más amplios es el realizado en la selva pluvial tropical cercana al lago Gatún, en Panamá. Este lago fue creado a principios del siglo XX, después de la construcción del Canal de Panamá, que aisló lo que ahora es la isla de Barro Colorado de la selva con la que antes estuvo conectada. Desde entonces han desaparecido más de 50 especies de aves de la isla que, sin embargo, siguen siendo abundantes en el continente a sólo medio kilómetro de distancia. ¿Cómo evitar los efectos de la fragmentación del hábitat? Una manera de reducir el aislamiento de las comunidades ecológicas y aumentar las tasas de dispersión es mantener corredores naturales entre las comunidades aisladas. Estudios realizados en Holanda sobre el papel de los setos vivos (o "senderos de la naturaleza") en el aumento de las tasas de recolonización entre fragmentos disyuntos de antiguas superficies boscosas están arrojando resultados prometedores. Los setos, de sólo 1 a 10 metros de ancho, enmarcados por árboles y arbustos, parecen favorecer la dispersión de la mayor parte de las especies forestales y podrían desempeñar un papel importante en el mantenimiento de la diversidad animal en pequeñas manchas de bosque. Sin embargo, los resultados no presentan un panorama simple. Estos senderos parecen aumentar las tasas de dispersión de las aves, pero reducen, a la vez, las tasas de dispersión de algunos mamíferos del bosque. Los estudios confirman que no todas las especies se pueden manejar de la misma manera y que estamos lejos de comprender los efectos de la estructura del paisaje sobre los movimientos de los animales. Con el mismo objetivo de favorecer la comunicación entre fragmentos de hábitat, organizaciones conservacionistas han establecido convenios de manejo con dueños de campos que albergan remanentes boscosos en la Mata Atlántica del Noreste de la Argentina, para formar corredores boscosos continuos.

El llamado "Proyecto del tamaño crítico mínimo de los ecosistemas" es una investigación cooperativa entre científicos brasileños y estadounidenses que tuvo lugar en las selvas tropicales del Amazonas, en Brasil, y fue inspirado en la hipótesis del equilibrio de la biogeografía de islas. Los resultados revelaron que la fragmentación de la selva puede tener efectos sustanciales sobre el ambiente físico remanente. Por ejemplo, los vientos cálidos y secos que soplan a través de las áreas desmontadas reducen hasta un 20% la humedad relativa en los bordes de los fragmentos de selva. Además, la mayor penetración de luz en los bordes de los fragmentos de selva ha elevado las temperaturas hasta en 4,5 °C por encima de la temperatura del interior de la selva. Estos cambios físicos pueden ser responsables de parte de los cambios biológicos iniciales en los fragmentos de selva: se produce la muerte de más árboles, mayor pérdida de hojas de los árboles remanentes y una disminución del número y de la densidad poblacional de varias especies de aves. También aumenta el riesgo de incendios. Evidentemente, el aumento relativo de los bordes por la fragmentación tiene una importancia crucial en el mantenimiento de las unidades remanentes.

Aunque la hipótesis de equilibrio de la biogeografía de islas comenzó como un ejercicio puramente teórico para explicar el mantenimiento de la diversidad de especies en islas verdaderas, ha inspirado investigaciones que están brindando información vital para la biología de la conservación, para el diseño y el manejo de las reservas naturales y para la planificación sustentable del uso de la tierra. Parte de los resultados de esta investigación no fue anticipada por el modelo original, pero una de las predicciones más importantes se ha mantenido: la reducción de la diversidad de especies dentro de las reservas naturales. La cantidad de especies perdidas dependerá del tamaño de las reservas y de su grado de aislamiento.



Selva pluvial tropical de la isla de Barro Colorado, en Panamá. Vista desde una torre de observación, por encima del dosel de copas (la isla está en la parte delantera de la tierra firme, al fondo de la fotografía). Biólogos del Instituto Smithsoniano de Investigaciones Tropicales, asistidos por voluntarios de la organización Earthwatch, realizaron estudios detallados de la selva y de sus ocupantes.

En síntesis

ESTRUCTURA Y LÍMITES DE LAS COMUNIDADES

1. Una comunidad comprende todas las poblaciones de organismos que habitan en un ambiente común, situado en un tiempo y un espacio geográfico particulares. Su composición específica (lista de especies que la constituyen) es una de las propiedades básicas que permiten caracterizar su estructura. La riqueza es el número de especies que componen una comunidad. El número de individuos que componen cada población es un estimador de diversidad que indica cuáles especies son raras y cuáles comunes. En el caso de las comunidades vegetales, también es importante la estructura vertical, es decir, el número de capas en que se distribuye el total de especies a lo largo de un eje vertical.
2. Algunas comunidades están separadas de otras por límites bien definidos, otras presentan límites poco claros. En algunos casos, la abundancia relativa de las diferentes especies cambia en forma gradual a lo largo de un gradiente de una o más variables ambientales. El ecotono es una zona en la que coexisten especies pertenecientes a dos comunidades adyacentes.

Efectos de la interacción entre poblaciones en la comunidad

3. El principio de exclusión competitiva sostiene que si dos especies compiten por un recurso limitado, una de ellas será más eficiente en la utilización o el control del recurso y finalmente eliminará a la otra. Sin embargo, es frecuente encontrar especies ecológicamente similares que conviven en una misma comunidad. Del concepto de nicho ecológico se deduce que cuando coexisten poblaciones de especies similares, sus nichos son diferentes.
4. La competencia puede moldear la estructura de las comunidades. El estudio de los percebes de Escocia condujo al desarrollo de los conceptos de nicho fundamental y nicho real. El nicho fundamental es el que ocupa un organismo en ausencia de interacciones con competidores. El nicho real es la porción del nicho fundamental efectivamente ocupada. Esa porción está determinada tanto por factores físicos como por las interacciones con organismos de otras poblaciones similares.
5. La depredación influye en el número y el tipo de especies de una comunidad. Aunque en forma ocasional puede eliminar especies presa, en general favorece el mantenimiento de la diversidad. Las especies clave son aquellas que contribuyen a mantener niveles altos de diversidad en una comunidad.

La comunidad en el tiempo

6. Los disturbios son factores constitutivos de los ecosistemas que interrumpen la estabilidad de la comunidad y modelan su estructura. Se miden por su intensidad, frecuencia y tiempo de duración. Se cuantifican a través de la pérdida de biomasa, parámetro que se calcula como el peso seco total de todos los organismos presentes en un momento dado y en una superficie definida. Luego de un disturbio, la comunidad se ve desplazada de su estado previo, pero se mantiene dentro de los límites de tolerancia que le permiten volver al estado anterior.
7. Las catástrofes son eventos que afectan a las comunidades o poblaciones en forma drástica. Debido a su carácter episódico y a su baja frecuencia no favorecen la evolución de adaptaciones relacionadas con los requerimientos que se establecen en tales situaciones. Luego de una catástrofe, la comunidad que se regenera puede ser completamente diferente de la inicial.
8. Según la hipótesis del disturbio intermedio, el aumento de la frecuencia de las perturbaciones, incrementa la diversidad de especies que alcanza la comunidad. Sin embargo, si el intervalo entre perturbaciones se incrementa más allá de cierto límite, la diversidad comienza a declinar.
9. Se ha observado que en muchas comunidades, la secuencia temporal de establecimiento de diferentes tipos de organismos fotosintéticos es regular y predecible. La regularidad del proceso se debería a que los cambios producidos en cada etapa "preparan el camino para la siguiente". Este análisis llevó a definir la sucesión ecológica como una secuencia de reemplazo de comunidades de plantas, dada por un proceso unidireccional y determinístico. En estas circunstancias, la comunidad como un todo terminaría alcanzando un estado estable o clímax. Una interpretación alternativa considera a la comunidad un resultado fortuito, producto de cambios direccionales y no direccionales, debido a que los factores bióticos y abióticos son heterogéneos en el espacio y en el tiempo.
10. Se han propuesto tres modelos para explicar la forma en que ocurre el reemplazo de especies en una sucesión ecológica: el modelo de facilitación, el de inhibición y el de tolerancia. En el modelo de facilitación, la o las especies presentes modifican el hábitat y lo vuelven menos adecuado para ellas y más conveniente para las especies sucesoras. En el modelo de inhibición, la o las especies presentes en el sitio no permiten el establecimiento de otras especies y sólo se produce un reemplazo cuando aquéllas se extinguen localmente. En el modelo de tolerancia, la o las especies de crecimiento más lento, competitivamente superiores, excluyen a las que poseen un crecimiento más rápido pero son menos tolerantes a las nuevas condiciones ambientales. Estos mecanismos no son mutuamente excluyentes.
11. La hipótesis del equilibrio de la biogeografía de las islas sostiene que existe un equilibrio entre la tasa de inmigración de nuevas especies a una isla y la tasa de extinción local de una especie ya presente. Aunque la cantidad de especies esté en equilibrio, la composición de la comunidad no lo está, porque cuando una especie se extingue por lo habitual es reemplazada por otra.
12. En la diversidad de especies presente en los sistemas de islas influyen dos variables principales: el tamaño de la isla y la distancia entre la isla y la fuente de colonizadores (habitualmente, el continente). Las islas más pequeñas tienen un número de especies relativamente estable en el tiempo, pero menor que el de las islas más grandes. Las poblaciones tienden a ser más pequeñas en islas pequeñas y entonces más susceptibles a los efectos de la depredación y de las alteraciones ambientales. Las islas distantes tienden a tener menos especies que las islas más cercanas al continente.

Cuestionario

1. Compare los resultados del estudio de los gorjeadores, realizado por MacArthur, con el experimento de Connell con los percebes *Semibalanus* y *Chthamalus*.
   - **a.** ¿Qué paso realizó Connell que MacArthur omitió?
   - **b.** ¿Es importante ese paso? ¿Por qué?

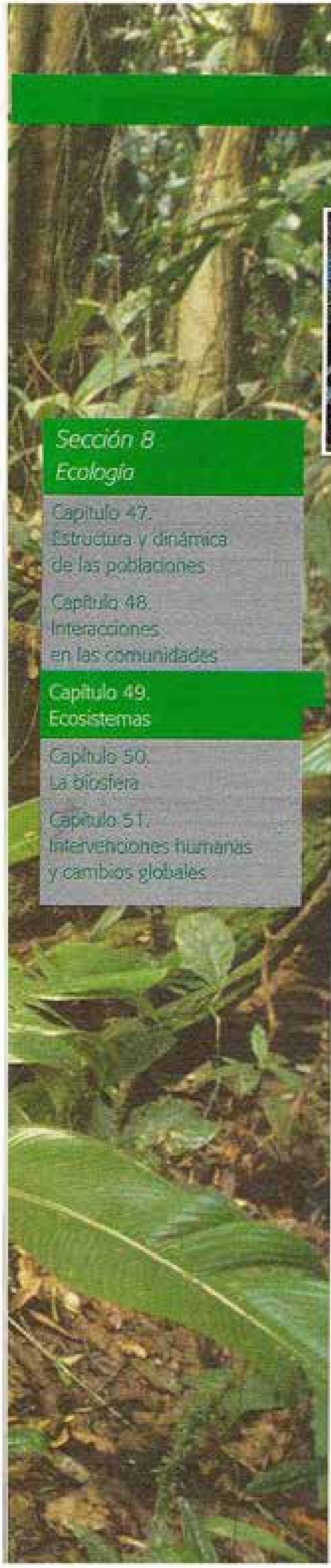
2. En la larga y cruenta guerra entre los coyotes y los pastores de ovejas, los estudios han mostrado que los coyotes matan a las ovejas. Sin embargo, el porcentaje de ovejas perdidas de los rebaños en las áreas donde los coyotes han sido exterminados es aproximadamente el mismo que el porcentaje que se pierde en áreas donde los coyotes aún están presentes. ¿Cómo se podría explicar este fenómeno?

3. La introducción de una nueva especie en una comunidad puede tener varios efectos.
   - **a.** Enumere algunos que tengan que ver con la comunidad y otros que tengan que ver con la nueva especie.
   - **b.** ¿Qué clase de estudios se deberían hacer antes de importar un organismo "exótico"?

4. Existen tres modelos propuestos para explicar el reemplazo de especies a lo largo de una sucesión ecológica: los modelos de facilitación, de inhibición y de tolerancia. En los experimentos de eliminación o de adición de especies para identificar los mecanismos que operan en una determinada serie, ¿qué tipos de resultados constituirían evidencia en apoyo de cada uno de estos modelos?

5. En su novela *El nombre del mundo es Bosque* (1972), Ursula K. Le Guin describe el planeta Athshe, habitado por los crichis, una especie de humanoides. Los crichis tienen un pelaje verde y miden un metro de altura. Repentinamente, *Homo sapiens* invade el planeta y genera disturbios catastróficos: tala de árboles, caza indiscriminada de animales autóctonos, esclavización de los crichis. El invasor compite con la especie autóctona y amenaza con sustituirla. A pesar de que los invasores son más agresivos, más grandes y poseen una cultura aparentemente superior, los crichis se rebelan y logran que *Homo sapiens* regrese a su planeta.
   - **a.** ¿Cómo explicaría un ecólogo la competencia entre los crichis y *Homo sapiens*?
   - **b.** Desde el punto de vista de un análisis ecológico de este escenario virtual, ¿qué tipo de especie es *Homo sapiens*?

Sección 8 / Situación problemática 1
Nicho fundamental y nicho real



Capítulo 49



Ecosistemas

Así como todo se teje en un todo.
Obra y vive lo uno en lo otro.

JOHANN WOLFGANG VON GOETHE

Así como las células son las unidades estructurales y funcionales de los seres vivos, los ecosistemas son las unidades del mundo natural. El estudio de la ecología involucra un amplio espectro de niveles de integración: individuos, poblaciones, grupos de poblaciones que interactúan en comunidades, ecosistemas, paisajes, regiones naturales. Los ecosistemas son el punto de unión e intersección de lo vivo con lo no vivo; ambos constituyentes son partes mutuamente dependientes y cambiantes de un entramado indisociable. No se puede concebir la existencia de los seres vivos sin su medio físico (o abiótico); a la vez, el medio abiótico sería muy diferente sin la presencia de seres vivos. En ecología, el concepto de ecosistema es central y fue acuñado por primera vez en 1935 por el ecólogo inglés Alfred G. Tansley (1871-1955).

Los complejos sistemas ecológicos

Un ecosistema, o sistema ecológico, es una unidad organizada en el espacio y el tiempo, formada por componentes bióticos y abióticos interrelacionados, a través de los cuales fluye la energía y circula la materia. Cuando se estudian los ciclos de las moléculas de circulación global, como el CO_2, el O_2 o el agua, toda la Tierra puede concebirse como un ecosistema único, la **ecosfera** (fig. 49-1). Los científicos establecen los límites de los ecosistemas, tarea nada trivial si se entiende que se trata de sistemas abiertos que intercambian materia y energía con su entorno y están sujetos en forma permanente a cambios. En algunos casos, los límites están naturalmente asociados con cambios bruscos en la fisonomía de la vegetación o del paisaje, pero en otras ocasiones los límites son relativamente arbitrarios.

Una laguna, una isla en el medio del mar o de un río o un bosque son ejemplos de ecosistemas. No obstante, un acuario o un terrario provisto adecuadamente también constituyen modelos de ecosistemas que pueden utilizarse para el estudio de ciertos problemas ecológicos como, por ejemplo, la circulación de algún mineral o el crecimiento de una especie determinada de algas bajo ciertas condiciones. En términos generales, los ecosistemas se pueden estudiar desde dos enfoques complementarios. Uno de ellos se centra en los procesos ecológicos, es decir, en las relaciones interpoblacionales y en los cambios cuantitativos que afectan a los individuos, las poblaciones y las comunidades que los integran, tanto de animales y plantas como de microorganismos. Este punto de vista fue abordado en los dos capítulos anteriores. El otro enfoque, que desarrollaremos en este capítu-



Fig. 49-1. **FOTOGRAFÍA DE LA TIERRA TOMADA DESDE LA NAVE ESPACIAL APOLO 17.** *Esta fotografía fue tomada durante la misión final de alunizaje. Virtualmente se ve todo el continente africano con la península arábiga. El Mar Mediterráneo está en la parte superior izquierda de la fotografía. En la parte inferior se encuentra la Antártida, cubierta por una capa densa de nubes. Diferentes sectores de la superficie de la Tierra reciben diferentes cantidades de energía solar. Estas diferencias determinan los patrones mundiales de clima, viento y condiciones meteorológicas que, a su vez, son factores importantes que afectan la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas.*

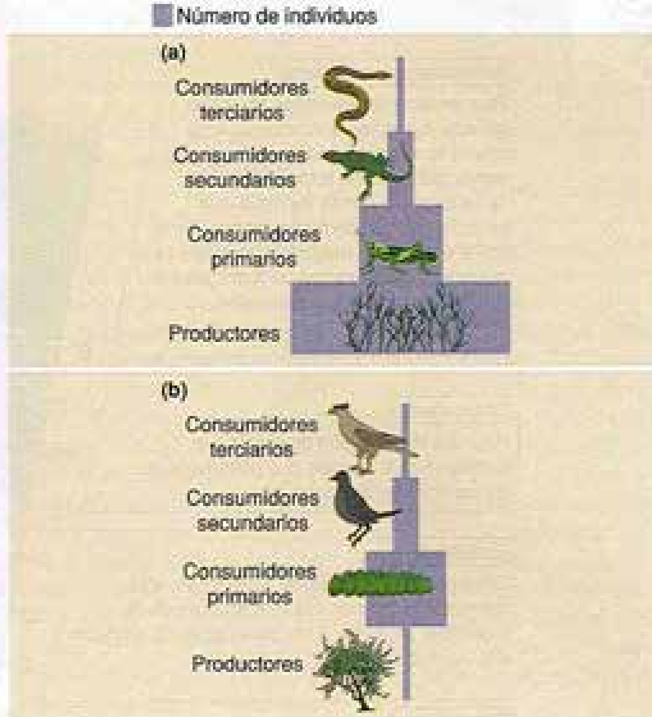


Fig. 49-2. **PIRÁMIDES NUMÉRICAS. (a)** *Ecosistema de una pradera graminosa. En este tipo de ecosistema, los productores primarios (las plantas de gramíneas) son pequeños y, por lo tanto, se requiere un gran número de ellos para mantener a los consumidores primarios, los herbívoros.* **(b)** *Ecosistema en el cual los productores primarios son grandes, por ejemplo, árboles. Ese productor primario puede mantener a muchos herbívoros.*

lo, presume que estas interacciones existen y que tienen dos consecuencias fundamentales que pueden ser comprendidas y analizadas:

- El flujo unidireccional de energía a través de organismos autótrofos (habitualmente fotosintéticos) hacia organismos heterótrofos que se alimentan de autótrofos o de otros heterótrofos.
- El proceso de reciclado de materiales que se mueven desde el medio abiótico, pasan a través de los cuerpos de los organismos vivos y regresan al medio abiótico. Este reciclado depende fuertemente de los descomponedores, organismos que degradan la materia orgánica y generan compuestos inorgánicos.

La energía y su flujo en los ecosistemas

El modelo del flujo de energía en los ecosistemas se desarrolló en el intento de responder preguntas muy simples que surgían de las observaciones de los primeros naturalistas: ¿por qué los animales depredadores son en general pocos y grandes mientras que los herbívoros, en particular los más pequeños, suelen ser muy abundantes? Más aún, ¿por qué son tan abundantes las plantas, incluso los árboles? Estos fenómenos fueron descritos en 1927 por el ecólogo inglés Charles Elton (1900-1991), a través de las pirámides de números (fig. 49-2). Estas pirámides se construyen representando la cantidad de individuos por unidad de área en cada nivel. Los conjuntos de organismos que comen y son comidos (consumidores depredadores, herbívoros y descomponedores y plantas) ocupan cada uno un piso de la pirámide, las plantas siempre en la base, los herbívoros sobre éstas y los carnívoros en el tope.

Una primera aproximación a la comprensión de este tipo de interrogantes se produjo varios años después, de la mano de la segunda ley de la termodinámica. Esta ley considera –en términos físicos– que en un sistema en el que ocurren procesos de transformación de la energía, una parte de la energía útil se disipa, de modo que sólo una fracción de la energía disponible puede ser usada al mismo tiempo que se produce un incremento de la entropía dentro del sistema (véase cap. 4). En los ecosistemas, las plantas aprovechan la energía lumínica que proporciona el Sol y, mediante el proceso de fotosíntesis, la transforman en energía química, que queda almacenada en los carbohidratos sintetizados durante ese proceso. La energía necesaria para que los herbívoros de un ecosistema se desarrollen no puede ser mayor que la fijada por las plantas a través de la fotosíntesis. Al mismo tiempo, los herbívoros sólo pueden disponer de esa energía si transforman los carbohidratos vegetales en carbohidratos animales. Esta nueva transformación, tal como predice la segunda ley de la termodinámica, no tiene una eficiencia del ciento por ciento, ya que parte de la energía útil se disipa, de modo que los animales disponen de una cantidad menor de energía que las plan-

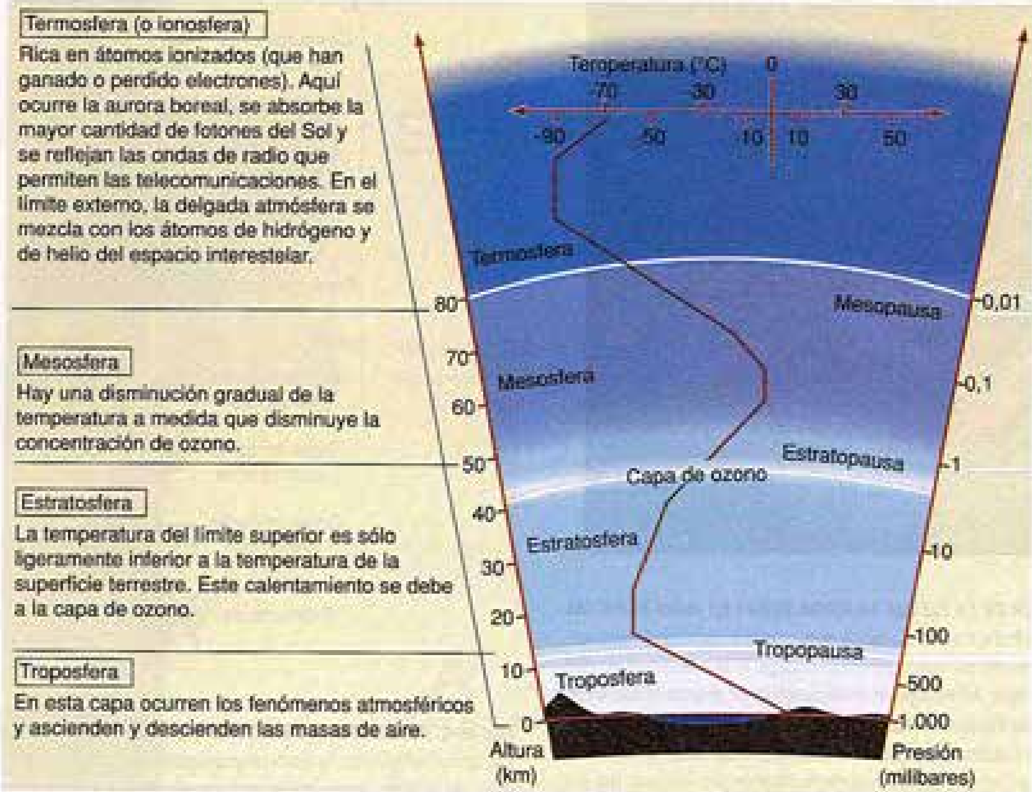


Fig. 49-3. CAPAS DE LA ATMÓSFERA. *La atmósfera se divide en capas caracterizadas por diferentes temperaturas: troposfera, estratosfera, mesosfera y termosfera. Entre cada una de estas capas se establecen zonas de separación en las que la temperatura es casi constante: tropopausa, estratopausa y mesopausa.*

tas. Esto explica por qué los animales usualmente son menos abundantes que las plantas, como describió Elton en sus pirámides de números. A continuación desarrollaremos estos conceptos, comenzando con el análisis de la principal fuente que aporta energía a los ecosistemas: el Sol, básicamente una gran caldera de átomos de hidrógeno y helio.

La energía solar y la atmósfera

La vida en la Tierra depende de la energía del Sol. Sin embargo, en su paso por la atmósfera, la energía solar se disipa debido a diferentes procesos físicos, de modo que sólo una fracción alcanza la superficie terrestre y queda a disposición de los organismos vivos.

La atmósfera puede dividirse en cuatro capas concéntricas que se distinguen por cambios en los patrones de temperatura (fig. 49-3). La capa más cercana a la Tierra se llama **troposfera**. Alrededor del 75% de todas las moléculas de la atmósfera están contenidas en esta capa, que es esencial para el desarrollo de la vida en la Tierra. Casi todos los fenómenos incluidos bajo el término general de "condiciones atmosféricas y climáticas" ocurren dentro de la troposfera. Por encima de la troposfera se encuentran la **estratosfera**, la **mesosfera** y la **termosfera** o **ionosfera**.

Debido a las características de las diferentes capas de la atmósfera, la proporción de la radiación solar que llega en cada punto de la superficie terrestre a lo largo de un ciclo anual es muy variable en comparación con la insolación que recibe la capa más externa de la atmósfera. En promedio, del 100% de la energía solar que penetra en la atmósfera, alrededor del 50% no llega a la superficie terrestre. Por una parte, cerca del 30% se refleja hacia el espacio por la presencia de las nubes y el polvo de la troposfera. Esto hace que la Tierra, observada desde el espacio exterior, se vea como un planeta brillante. Otro 20% de la energía no alcanza la superficie terrestre porque es absorbido: el 17% es capturado en las capas inferiores, principalmente por el vapor de agua, el polvo y las gotitas de agua que se encuentran en suspensión y el 3% restante –constituido por rayos X y rayos gamma, como también por rayos cósmicos– se absorbe en la ionosfera y provoca la ionización de átomos de oxígeno y nitrógeno. En la capa de ozono, en cambio, se produce la absorción de las radiaciones ultravioletas (véase fig. 49-3). Todas estas radiaciones dañan a las moléculas orgánicas y si alcanzaran la superficie terrestre en grandes cantidades (como lo hicieron en un pasado remoto, antes de que la fotosíntesis produjera la capa protectora de oxígeno-ozono), serían letales para la mayoría de las formas de vida terrestre (ensayo 49-1, *La capa de ozono amenazada*; véase también cap. 1, Comienza la vida).

De la radiación que alcanza la superficie terrestre, una parte es reflejada y otra es absorbida. La proporción entre ambas magnitudes se representa mediante un estimador denominado *albedo*. El albedo es la cantidad, expresada en porcentaje, de la radiación reflejada en relación con

ENSAYO 49-1

La capa de ozono amenazada

Cuando la radiación ultravioleta impacta en una molécula de ozono (O_3), la escinde en átomos de oxígeno altamente reactivos que, casi de inmediato, se recombinan para formar de nuevo O_3 y liberar energía en forma de calor. En estudios realizados a lo largo de un corto lapso de medición –menor de 50 años– se registraron amplias variaciones interanuales y estacionales en la densidad del O_3 estratosférico en todas las regiones del planeta. Por ejemplo, se verificó que en el hemisferio austral la concentración pasa por un valor mínimo en primavera y luego se regenera.

Investigaciones posteriores acerca de las variaciones en la densidad del ozono y sus causas generaron temores sobre el futuro de la capa de ozono ya que, entre otras cosas, se reveló la presencia de agujeros en la capa situados sobre los dos polos del planeta y un adelgazamiento de la capa alrededor de todo el globo. Por otra parte, se descubrió un impacto negativo de los compuestos clorofluorocarbonados (CFC), dado que disminuyen la densidad del O_3. Los CFC son sustancias químicas sintéticas que tuvieron un uso muy amplio como propelentes de aerosoles. Si bien los propelentes actuales no contienen CFC, aún hoy se usan compuestos CFC –aunque menos activos con relación al ozono– en compresores para refrigeración y en la fabricación de espumas químicas. Cuando los CFC entran en contacto con la radiación ultravioleta, desprenden cloro. El proceso es especialmente activo en la estratosfera, donde cada átomo de cloro reacciona con una molécula de ozono y la separa en una reacción que aparentemente no es seguida por la resíntesis inmediata de esa molécula. Un solo átomo de cloro puede reaccionar con –y destruir– cien mil moléculas de O_3.

Sin embargo, otros estudios sostienen que la influencia de las 7.500 toneladas de cloro provenientes de CFC que ascienden anualmente a la estratosfera es mínima frente a los 600 millones de toneladas anuales de cloro y flúor –otro gas agresivo– en forma de sales que escapan de los océanos como aerosoles. A estas cantidades de compuestos químicos de origen natural habría que sumarles los aportes de metilcloro por incendios de bosques y de ácido clorhídrico proveniente de erupciones volcánicas.

Un factor natural que influye en la velocidad de reconstitución de la capa de ozono es la variación de la actividad solar, ya que cuando hay mayor irradiación ultravioleta se genera más O_3, pero también se producen más óxidos de nitrógeno que deprimen el tenor de O_3. Los orígenes de la incertidumbre acerca de los factores que afectan la capa de ozono son, como se ve, muy diversos.

La disminución de la capa de ozono lleva directa e inevitablemente a un incremento en la cantidad de radiación ultravioleta que alcanza la superficie terrestre. Para los sistemas vivos, las consecuencias son muchas y graves. La radiación ultravioleta puede desencadenar la disociación de moléculas biológicamente importantes y producir átomos y grupos de átomos que contienen electrones no apareados y son, por lo tanto, altamente reactivos. Estudios experimentales demostraron que el fitoplancton, que forma la base de las cadenas tróficas acuáticas y presenta una densidad máxima en los centímetros superficiales, es especialmente sensible a la radiación ultravioleta, aun en niveles moderados.

Los organismos fotosintéticos terrestres también resultan afectados por la radiación UV. Sin embargo, algunos componentes de la biota antártica poseen sustancias, como melanina, carotenos y ciertos aminoácidos, capaces de minimizar los efectos mutagénicos de la radiación ultravioleta B, una adaptación que indica que los valores bajos de ozono que se han registrado podrían ser un fenómeno históricamente frecuente en la región.

Para los seres humanos, una de las consecuencias más inmediatas del aumento en la radiación ultravioleta mayor es el incremento en la incidencia de cáncer de piel. Las proyecciones hechas por la Academia Nacional de Ciencias de los Estados Unidos indican que la reducción en un 1% de los niveles de ozono daría por resultado 10.000 casos más de cáncer de piel por año sólo en los Estados Unidos. En países australes como la Argentina y Australia, la población blanca tiene una incidencia mayor de melanomas en comparación con poblaciones aborígenes. Investigaciones recientes sugieren que la radicación UV también puede dañar el sistema inmunitario, es decir, las defensas del cuerpo contra enfermedades infecciosas, lo que es una preocupación aún mayor.

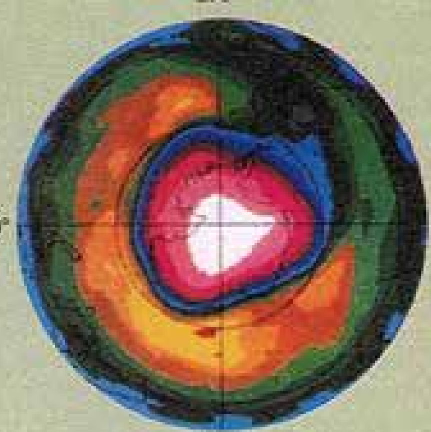
Ninguna de las causas naturales o artificiales conocidas es suficiente por sí sola para explicar las variaciones observadas en la capa de ozono. Es preciso tener en cuenta que el lapso de medición es obviamente demasiado breve para poder sacar conclusiones definitivas y que aún se sabe poco sobre el modo de acción de los diversos factores intervinientes.

Aún se ignora el peso relativo de la actividad humana sobre el problema. Sin embargo, el descubrimiento del modo de acción de los CFC y las dramáticas proyecciones a futuro logradas mediante modelos matemáticos (que predecían una reducción del 60% de la capa hacia el año 2050 en caso de continuar el nivel de emisiones de la década de 1980) provocaron justa alarma en todos los ambientes científicos y lograron movilizar a las máximas instancias de decisión. Se han hecho esfuerzos exitosos por disminuir las emisiones más riesgosas y evitables: en 1987 se suscribió el Protocolo de Montreal donde 42 naciones se comprometieron a eliminar por completo el uso de CFC como propelentes en aerosoles –salvo en usos médicos– y en forma progresiva hasta el año 2000 en los sistemas de refrigeración, que son los que utilizan los mayores volúmenes y son menos controlables en caso de accidente o de descarte de equipos obsoletos. En Londres, en 1990, 84 países acordaron dejar de fabricar totalmente CFC para el año 2000. Es importante destacar que han ratificado y cumplido el tratado tanto los Estados Unidos como los países europeos, que son los responsables de la mayor producción de CFC. Éste es uno de los pocos casos en que los acuerdos internacionales están produciendo resultados positivos efectivos. De todas maneras, aún no se ha cumplido el conjunto de los objetivos planteados, ya que el programa concluye en el año 2030 porque los CFC son una familia de compuestos cuyo reemplazo será gradual.

Continúa

ENSAYO 49-1 *(Cont.)*

La capa de ozono amenazada



Mapa de la concentración estratosférica de ozono en las regiones que rodean el Polo Sur. Este mapa fue generado por computadora sobre la base de las mediciones hechas el 6 de octubre de 1993 por el satélite ruso Meteor 3. Las áreas azul, blanca y rosa definen el agujero de la capa de ozono. La concentración de ozono en el centro del agujero (blanco) es un 60% más baja de lo que era antes de 1975. Este adelgazamiento de la capa de ozono es el mayor que se registra desde que empezaron las observaciones. En este mapa, las siluetas de los continentes aparecen en negro y las áreas concéntricas coloreadas que rodean al agujero indican, del centro a la periferia, concentraciones crecientes de ozono.

la radiación incidente sobre cualquier superficie. Las superficies claras reflejan mayor cantidad de radiación, por lo cual tienen valores de albedo superiores a las oscuras, del mismo modo que las brillantes tienen mayores valores de albedo que las mates. El albedo medio de la Tierra es del 30-32% de la radiación solar que alcanza su superficie. Por su parte, la energía solar absorbida por la Tierra posteriormente es irradiada desde la superficie como ondas de longitud más larga (infrarroja), o sea, como calor.

La energía que llega a los océanos calienta su superficie y produce la evaporación de una gran masa de agua. Anualmente se evapora el equivalente de una capa líquida de 1 metro de espesor y cuya superficie es la de la suma de las superficies de todos los cuerpos de agua de la Tierra. El vapor de agua se incorpora al ciclo del agua que analizaremos más adelante en este capítulo.

El vapor de agua junto con las moléculas de CO_2, y también ciertos compuestos nitrogenados, absorben en forma directa la radiación infrarroja que llega a la Tierra. Como consecuencia de ello, el calor queda retenido en la atmósfera y la superficie terrestre se calienta.

La pérdida y la ganancia de calor se encuentran en un delicado equilibrio. Un incremento en la reflexión de la luz desde la Tierra, un espesamiento de su cubierta de nubes, un aumento o una disminución del contenido de CO_2 o una disminución en el grosor de la capa de ozono pueden producir cambios en todo el sistema. La naturaleza y el resultado de estos cambios, en particular los aumentos en la concentración de CO_2 atmosférico y el adelgazamiento de la capa de ozono, son temas actuales de intensa investigación y preocupación.

Otros factores relacionados con características propias del planeta afectan la circulación atmosférica. Por ejemplo, los diferentes ángulos de incidencia de la luz solar sobre la superficie terrestre a causa de su curvatura y de la inclinación de su eje de rotación, el movimiento de rotación que marca el día y la noche, así como las relaciones entre las masas terrestres y oceánicas, configuran complejos patrones verticales y horizontales de temperatura y presión que determinan la circulación atmosférica global, los mosaicos de climas regionales y las irregularidades espaciales y temporales de las condiciones ambientales (fig. 49-4).

La fijación de la energía y los niveles tróficos

De la energía solar que alcanza la superficie de la Tierra, una fracción muy pequeña –alrededor del 0,1%– es aprovechada por los sistemas vivos. Incluso cuando la luz incide en una zona con vegetación abundante, como una selva, un maizal o un pantano, sólo entre el 1% y el 3% de esa luz interviene en la fotosíntesis. Aun así, una fracción tan pequeña como ésta resulta en la producción –a partir de CO_2, agua y unos pocos minerales– de varios miles de gramos (en peso seco) de materia orgánica por año en un solo metro cuadrado de campo o de bosque, lo cual representa un total de más de cien mil millones de toneladas métricas de materia orgánica por año en todo el mundo. El ecólogo Eugene P. Odum, uno de los investigadores estadounidenses que más aportes realizó para la comprensión del funcionamiento de los ecosistemas, utilizó una serie de diagramas de flujo para representar esta dinámica. En el ejemplo simplificado de la figura 49-5, los flujos de energía y los ciclos de nutrientes, que veremos más adelante, se superponen (fig. 49-5).

Una vez fijada la energía solar por las plantas, su paso de un organismo a otro ocurre a través de la alimentación. Un organismo es comido por otro, éste por un tercero y así sucesivamente en una serie de **niveles alimentarios** o **niveles tróficos** que forman cadenas. Estas cadenas suelen tener pocos eslabones. En los ecosistemas habitualmente hay cinco eslabones como máximo debido a que, como ya se mencionó, sólo una pequeña fracción de la energía que llega a la Tie-

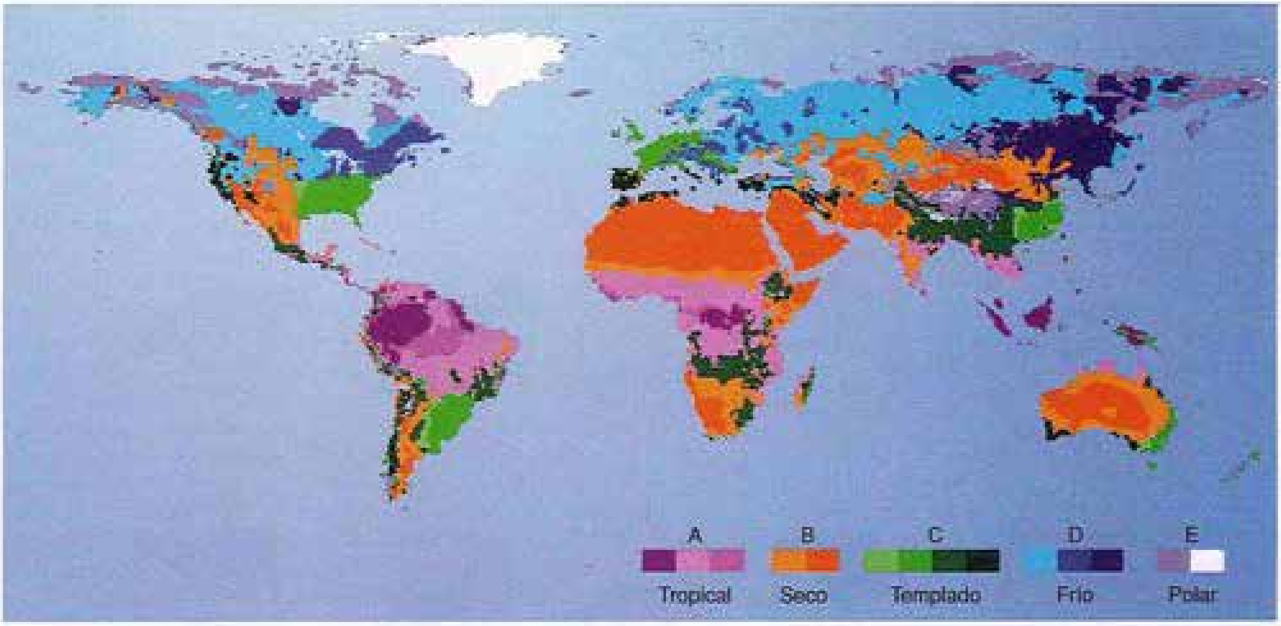


Fig. 49-4. ZONAS CLIMÁTICAS DEL GLOBO. *La mayoría de los sistemas de clasificación de climas de la Tierra se basan en el desarrollado por el climatólogo ruso-germano Wladimir Köppen alrededor del año 1900. Este científico dividió la Tierra en regiones climáticas que generalmente coinciden con los patrones naturales de vegetación y suelos.*

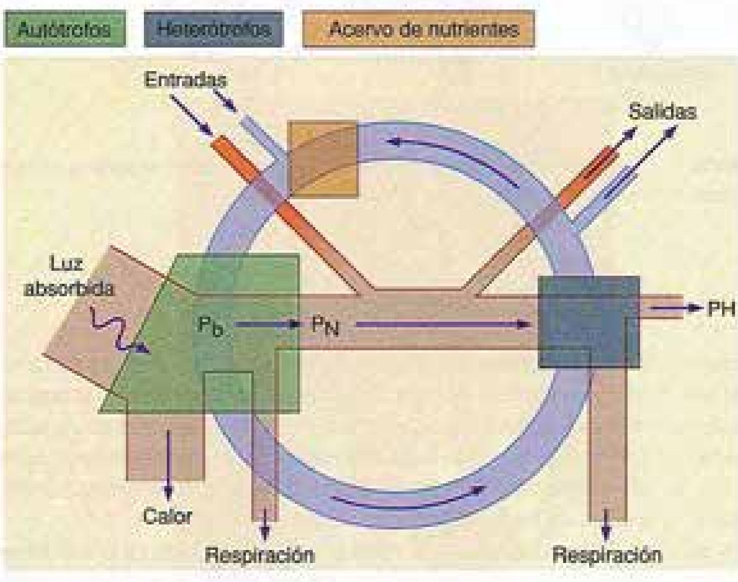


Fig. 49-5. DIAGRAMA DE FLUJO DE UN ECOSISTEMA. *En este diagrama se muestra de manera simplificada la relación entre el flujo unidireccional de energía y el reciclado de materiales en un ecosistema que esa energía impulsa. Las entradas y las salidas indican que el sistema no es necesariamente cerrado. En el ejemplo de un agroecosistema, la energía solar se complementa con energía que proviene principalmente de los combustibles fósiles. El agricultor aporta esa energía para producir alimento y fibras que luego extrae del campo o lote (salidas de materia y energía). El depósito de nutrientes en un ecosistema se representa por medio del cuadrado denominado "acervo de nutrientes", mientras que la materia en rápida circulación se representa por medio del círculo que pasa por heterótrofos y autótrofos. En un cultivo, la cantidad de nitrógeno y fósforo disponible para las plantas a menudo es pequeña, por lo que es necesario agregar fertilizantes para obtener altos rendimientos. PB = productividad bruta; PN = productividad neta; PH = productividad heterótrofa.*

Galería de imágenes

ra está disponible para el eslabón siguiente. A medida que la energía acumulada en cierto nivel trófico es utilizada y transformada en un nivel trófico superior, una parte de ella se disipa, y, por lo tanto, la energía que se encuentra a disposición de consumidores de niveles crecientemente más altos va disminuyendo.

Si bien la idea de cadena trófica sugiere interacciones sucesivas y un flujo lineal de la energía almacenada, en la mayoría de los ecosistemas, las **cadenas tróficas** o **alimentarias** están entrelazadas en tramas complejas con muchas interconexiones (fig. 49-6). Una trama de este tipo puede involucrar a más de cien especies diferentes. En ella, los depredadores tienen más de un tipo de presa y cada tipo de presa es explotado por varias especies diferentes de depredadores.

Primer nivel trófico: los productores

El primer nivel trófico de una trama alimentaria siempre está ocupado por un **productor primario**. En el medio terrestre, los produc-

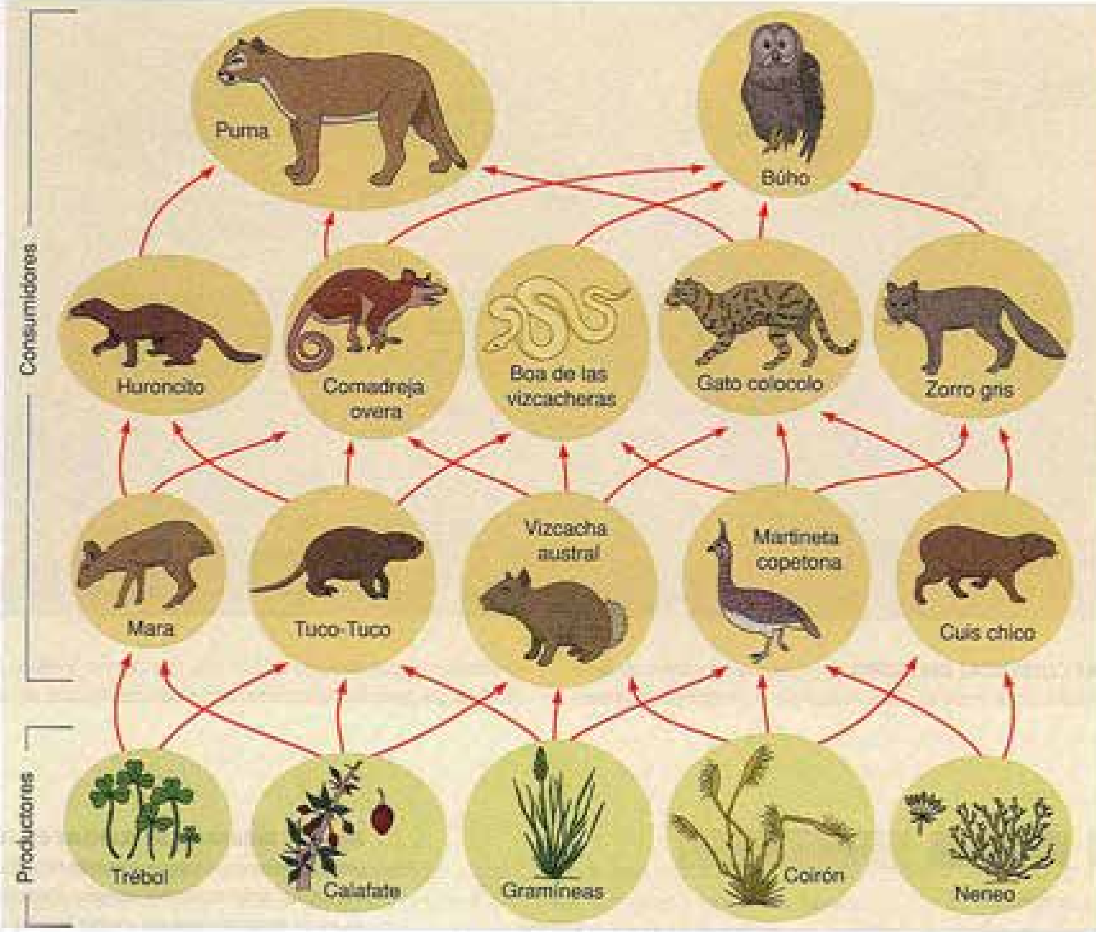


Fig. 49-6. DIAGRAMA DE UNA RED TRÓFICA DE LA ESTEPA PATAGÓNICA. *Las flechas indican la dirección del flujo de energía. Esta red alimentaria está muy simplificada. En realidad, forman parte de ella un número de especies de plantas y animales mucho mayor que el que aquí se representa.*

tores primarios son las plantas; en los ecosistemas acuáticos habitualmente son algas (fig. 49-7). Los productores primarios, también llamados autótrofos, en general son fotosintéticos (véase cap. 6, Visión general de la fotosíntesis: sus etapas). Sin embargo, también pueden ser quimiosintéticos (ensayo 49-2, *Vida sin sol*).

El 99% de toda la materia orgánica del mundo vivo está constituido por plantas y algas. Esta materia orgánica se expresa en términos de biomasa, parámetro que expresa el peso seco total de todos los organismos en un momento dado y en una superficie definida. La suma de todos los heterótrofos constituye aproximadamente sólo el 1% de la materia orgánica total de la biota. Ese pequeño porcentaje incluye al conjunto de todos los animales y casi todas las bacterias, hongos y otros eucariontes unicelulares y multicelulares que pueblan el planeta.

La productividad de un nivel trófico, de una comunidad o de un ecosistema es una medida que los ecólogos utilizan con frecuencia. Por ejemplo, en una pradera, la productividad podría expresarse como gramos o calorías/año efectivamente fotosintetizados por todos los vegetales que la componen. La **productividad bruta** es una medida de la tasa a la cual los organismos asimilan energía en un nivel trófico determinado. Una cantidad más útil –y más fácil de medir– es la **productividad neta**, que es la productividad bruta menos la materia orgánica consumida para todas las actividades metabólicas de los organismos de ese nivel trófico. En la figura 49-8 se esquematiza esta relación (fig. 49-8). La productividad neta también suele expresarse como el incremento en la biomasa (medida en gramos o en toneladas métricas) en un área y un período determinados.

La productividad neta es así una medida de la tasa a la cual los organismos almacenan energía, que luego podrá ser capturada por los organismos del siguiente nivel trófico. En los ecosistemas agrícolas, el peso seco del total de plantas al final de la estación de crecimiento representa la producción primaria neta de esa estación y constituye una buena base de comparación entre distintos ambientes. Habitualmente, de ese valor se excluyen las raíces porque es difícil extraerlas de la mayoría de los suelos. Esto puede conducir a subestimaciones considerables, especialmente en ciertos casos como el de la vegetación natural de los ecosistemas de desierto donde las raíces representan una buena porción de la biomasa total de las plantas.

Como se describe en el cuadro 49-1, la productividad primaria neta varía enormemente de un tipo de ecosistema a otro. En los ecosistemas terrestres, los factores clave que influyen en la productividad son

Ensayo 49-2

Vida sin sol

Hasta hace relativamente poco tiempo, muchas bacterias quimioautótrofas se consideraban curiosidades naturales, pero hay evidencias crecientes de que pueden haber sido los sistemas vivos más primitivos de este planeta (véase cap. 1, Las primeras células: algunas evidencias). Estas bacterias del grupo de las Archaea no dependen de la energía de la luz solar para accionar sus reacciones fijadoras de carbono y la gran mayoría son anaerobias estrictas (véase cap. 24, Energía y nutrición). Entre ellas se encuentran las bacterias del ciclo del nitrógeno, sin las cuales las demás formas de vida no serían posibles.

Los geólogos están revalorizando la acción de las bacterias quimioautótrofas al reconocer que los procesos biogénicos en los que participan podrían ser responsables de la formación de la mayoría de los minerales integrantes de la corteza terrestre, ya que desde su aparición oxidaron grandes cantidades de nitrógeno, azufre y hierro. Se considera que las que subsisten en capas profundas de la corteza terrestre tienen potencialmente nichos enormes, casi inexplorados.

Por otra parte, una serie de descubrimientos que comenzaron en 1977 revelaron la existencia de ecosistemas enteros en los que los productores primarios son bacterias quimioautótrofas. Estos ecosistemas no dependen de la energía radiante del Sol sino de la energía geotérmica, energía calórica que proviene del interior de la tierra. El primer ecosistema quimioautótrofo fue descubierto por un pequeño submarino de la Institución Oceanográfica de Woods Hole. El lugar fue la Grieta de las Galápagos, un límite entre placas tectónicas contiguas (véase cap. 20, ensayo 20-2). El agua de mar se infiltra por las fisuras de las rocas volcánicas que hacen erupción a lo largo de este límite, se calienta y asciende nuevamente. En consecuencia, se crean oasis de agua tibia en aguas que están cerca del punto de congelación. Más importante aún, el agua reacciona con las rocas que se encuentran a gran profundidad en la corteza terrestre y, en condiciones extremas de calor y presión, ocurren reacciones químicas espontáneas. La reacción crucial es la reducción del sulfato que se encuentra en el agua del mar a sulfuro de hidrógeno; el calor suministra la energía necesaria para esta reacción. Las bacterias quimioautótrofas oxidan el sulfuro y así se obtiene la energía necesaria para extraer el carbono presente en el CO_2 del agua de mar y fijarlo en moléculas orgánicas.

Hasta ahora se han localizado en el Pacífico más de una docena de estos oasis abisales y, en todos ellos, las bacterias quimioautótrofas son los productores primarios en una trama alimentaria compleja. Entre los habitantes más espectaculares se encuentran ciertas almejas, que miden hasta 20 centímetros de diámetro y cubren el piso de lava. Mejillones, cangrejos y pulpos son otros habitantes permanentes. Los bivalvos se alimentan de las bacterias y los crustáceos y pulpos, de los bivalvos. Un oasis, conocido como el Jardín del Edén, está dominado por enormes gusanos tubícolas que carecen de boca y de tubo digestivo y aparentemente obtienen energía de moléculas orgánicas sintetizadas por las bacterias quimioautótrofas que viven dentro de sus tejidos.

Está claro que, aunque la mayor parte de la vida sobre la Tierra está basada en la energía radiante del Sol, hay alternativas altamente viables, no sólo en éste, sino también en otros planetas.



Gusanos tubícolas gigantes, de 1,5 metros de longitud, que crecen en las profundidades del océano Pacífico en el oasis conocido como Jardín del Edén. Estos gusanos dependen de bacterias quimioautótrofas como fuente de energía. También se ven almejas de concha amarilla y un cangrejo incoloro sin ojos, otros participantes de la red trófica en la cual las bacterias son los productores primarios. A diferencia de las temperaturas cercanas a la congelación que normalmente se encuentran en estas profundidades, esta área se encontraba a 17 °C.

(a) (b)

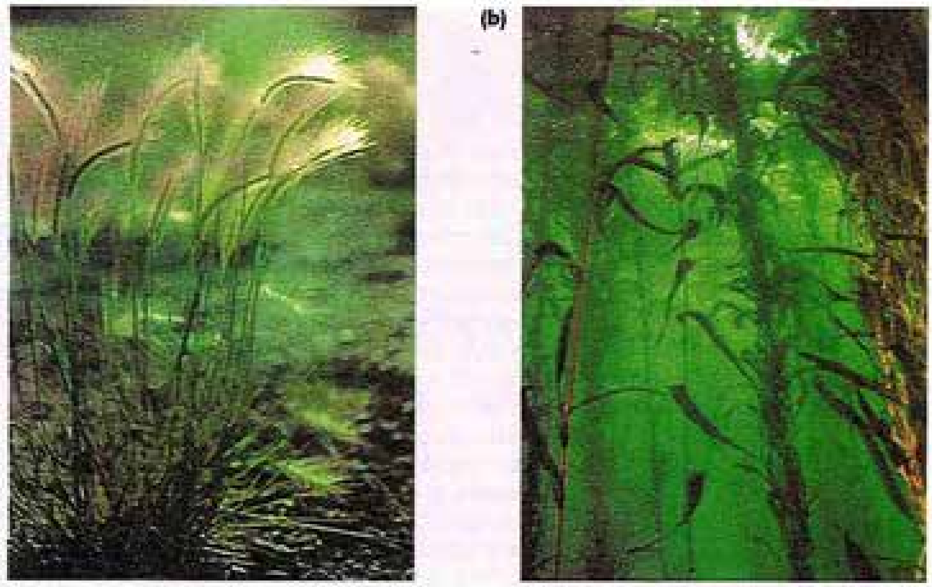


Fig. 49-7. ORGANISMOS FOTOSINTÉTICOS. *La energía de la cual depende la vida penetra en el mundo vivo en forma de luz y es convertida en energía química por los organismos fotosintéticos, como la cebada silvestre* ***(a)***, *una planta terrestre, o por organismos acuáticos como el alga Macrocystis* ***(b)***. *Estos organismos fotosintéticos son, a su vez, la fuente de energía para todos los heterótrofos, entre los que se incluye el ser humano.*

Galería de imágenes

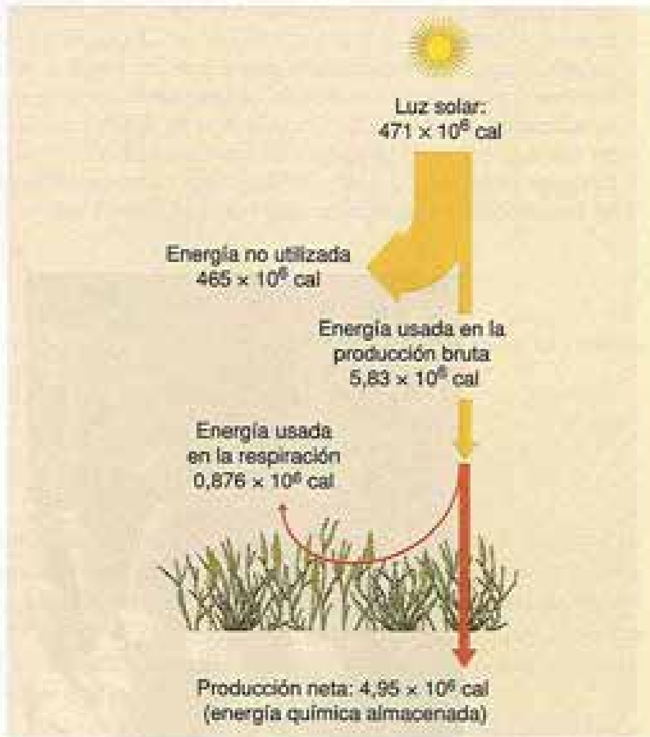


Fig. 49-8. PRODUCTIVIDAD BRUTA VERSUS PRODUCTIVIDAD NETA. *Cálculo de la productividad de un campo en Michigan, Estados Unidos, en el que la vegetación estaba constituida principalmente por gramíneas y otras hierbas perennes. Las mediciones están expresadas en términos de calorías por m^2 por año. En este campo, la producción primaria neta –cantidad de energía química almacenada en el material vegetal– fue de 4.950.000 cal/m^2/año. Así, poco más del 1% de las 471.000.000 cal/m^2 /año de luz solar que llegaban al campo eran convertidas en energía química y almacenadas en los tejidos vegetales. La respiración consume el 20% de la producción bruta, lo cual indica una eficiencia particularmente alta. Nótese que los flujos de las entradas y las salidas del nivel trófico de los consumidores no podrían ser representados aquí por significar una fracción demasiado pequeña.*

la intensidad y la duración de la luz solar, la temperatura y los niveles de precipitación. En los ecosistemas acuáticos, la disponibilidad de elementos minerales esenciales es, a menudo, el principal factor limitante de la productividad al punto de convertir al mar abierto, distante de las costas y del fondo, en un verdadero desierto con una productividad comparable a la de los desiertos terrestres (recuadro 49-1, *Retención de minerales*).

Niveles de consumidores

La energía ingresa en el mundo animal a través de los herbívoros, animales que comen plantas o algas, llamados **consumidores primarios**. Cada tipo de ecosistema tiene su dotación característica de herbívoros. Una proporción alta de la energía química del alimento digerido por este grupo de animales participa en el mantenimiento de sus procesos metabólicos e impulsa sus actividades cotidianas: la búsqueda de alimento, su ingestión y digestión, el apareamiento y el cuidado de la progenie, la huida de depredadores, etc. Aunque esta energía en general se describe como "pérdida" por respiración, es importante comprender que, para el individuo, ésta es la energía esencial de la cual depende su vida. Al mismo tiempo, gran parte de la materia orgánica que consumen estos animales se elimina sin digerir, es decir se egesta. Así, sólo una pequeña fracción de la energía química consumida por los herbívoros se convierte en nueva biomasa animal.

A nivel del ecosistema, el incremento en la biomasa animal –que es la suma del incremento en peso de cada animal más el peso de la nueva progenie– representa la energía disponible para el siguiente nivel trófico. Este nivel, el de los **consumidores secundarios**, está constituido por los carnívoros, animales que comen a otros animales (fig. 49-9). Sólo una pequeña parte de la sustancia orgánica del cuerpo de los herbívoros se incorpora al cuerpo de los carnívoros.

Recuadro 49-1

Retención de minerales

Estudios llevados a cabo en las selvas tropicales de América Central y del Sur subrayaron la importancia de la vegetación en la retención de minerales. En particular en la selva lluviosa tropical, virtualmente todos los nutrientes minerales son retenidos por los componentes vivos del ecosistema y muy escasamente por el suelo. Cuando los nutrientes inorgánicos son liberados por la acción de los descomponedores, de inmediato son reabsorbidos por las raíces de las plantas. Esto tiene el efecto de evitar la lixiviación de nutrientes del suelo por las lluvias frecuentes, a menudo torrenciales. Cuando se desmonta la selva para implantar cultivos, muchas veces es imposible realizar un segundo cultivo después de que se ha cosechado el primero, dado que en ausencia del ecosistema nativo el suelo pierde sus nutrientes y se empobrece hasta resultar estéril.

(a) (b)



Fig. 49-9. ALGUNOS CONSUMIDORES REPRESENTATIVOS. ***(a)*** *El ciervo porcino (*Axis porcinus*), herbívoro del subcontinente Índico.* ***(b)*** *Lobo marino, carnívoro, representativo de un ecosistema acuático.*

Cuadro 49-1. *Productividad primaria promedio de ecosistemas seleccionados*

Ecosistema	Producción primaria neta (g/m²/año)	Biomasa (kg/m²)
Océano abierto	125	0,003
Lechos de algas y arrecifes	2.500	2
Estuarios	1.500	1
Lagos y arroyos	250	0,02
Ciénagas y marismas	2.000	15
Selva tropical	2.000	12
Bosque templado	1.250	32
Taiga	800	20
Bosquecillos y matorral	700	6
Pradera graminosa tropical	900	4
Pradera graminosa templada	600	1,6
Tundra y región alpina	140	0,6
Desierto y semidesierto	90	0,7
Tierra agrícola	650	1

Adaptado de R. H. Whittaker y G. E. Likens. Cuadro 5.2. En: H. Lieth y R. H. Whittaker, editors. *Primary Productivity of the Biosphere*. New York: Springer-Verlag, Inc; 1975. Las estimaciones de biomasa están basadas en el trabajo de Sandra Brown y Ariel E. Lugo, *Biomass of Tropical Forests: A new estimate based on forest volume*. Science 1984;223:1290-93.

Los saprófagos

La descomposición de la materia orgánica incluye dos procesos, la **humificación** y la **mineralización**. El primero lleva a la formación de humus, tierra fértil y oscura que proviene del proceso de descomposición de restos animales y vegetales, la cual da un típico color al suelo y tiene la capacidad de retener los nutrientes que las plantas luego van a utilizar. El proceso de mineralización conduce a la descomposición total de la materia orgánica en elementos inorgánicos esenciales para las plantas.

En el desarrollo de este proceso interviene un tipo particular de heterótrofos, los **saprófagos**. Este grupo comprende una diversidad de organismos entre los que se encuentran hongos, lombrices, moscas, cucarachas, bacterias y también vertebrados carroñeros como las hienas y los buitres (fig. 49-10), cuyo sustento son los desechos o detritos de una comunidad. Entre estos detritos se incluyen hojas, ramas y troncos de árboles muertos, las raíces de plantas anuales, heces, esqueletos y exoesqueletos abandonados por los insectos después de la muda o vertebrados muertos. Los saprófagos pueden clasificarse a su vez en **detritívoros** y **descomponedores**.

- Los detritívoros son animales que procesan la materia orgánica y la reducen a fragmentos menores a través de métodos físicos (al desgarrar y fraccionar las presas) y rompen sus moléculas mediante transformaciones químicas (durante el proceso digestivo).

(a) (b) (c)

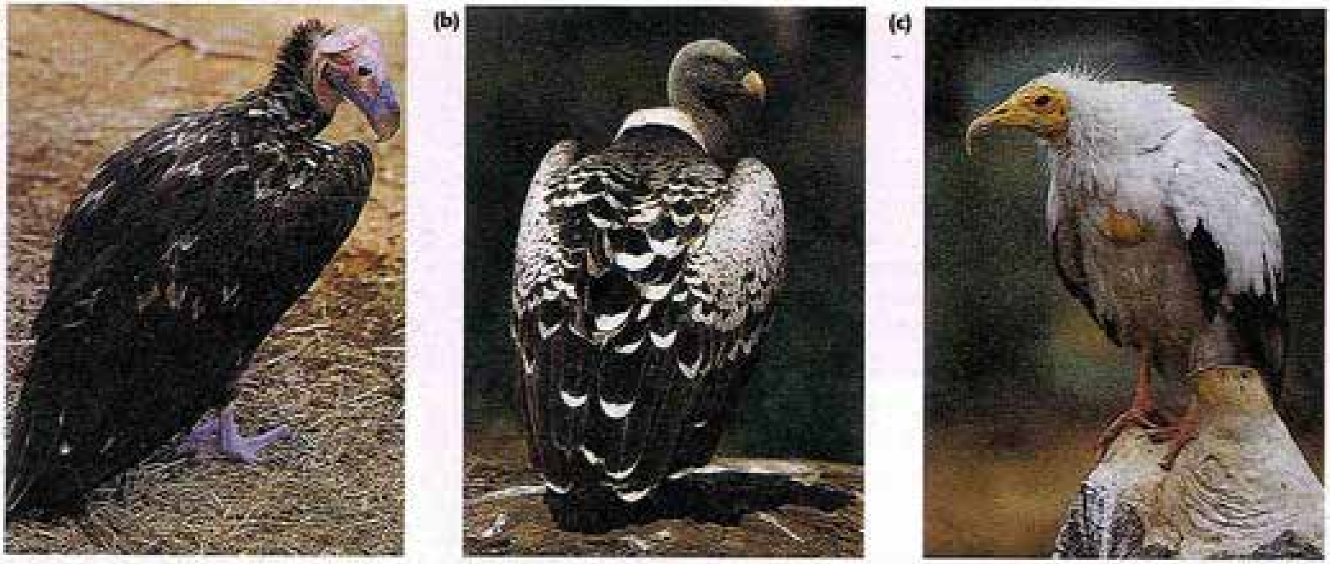


Fig. 49-10. BUITRES CARROÑEROS. *En el África oriental, varias especies de buitres frecuentemente comparten los mismos restos de animales muertos.* ***(a)*** *El buitre común –el más grande y más poderoso– con un pico enorme y pesado, es el único que puede comenzar a desgarrar un cadáver. A menudo se ven otros buitres cerca de un animal muerto a la espera de su llegada.* ***(b)*** *El grifón de Ruppell, otro buitre, se especializa en alcanzar con su cuello largo, serpenteante y sin plumas las partes más internas del cadáver para alimentarse de los intestinos y otros órganos.* ***(c)*** *El alimoche común, de menor tamaño, con su delgado pico, puede arrancar ciertos trozos de carne, como los del cráneo, que los picos más gruesos no pueden apresar.*

- Los descomponedores son bacterias y hongos que, al igual que los detritívoros, actúan sobre los desechos, pero en este caso su intervención produce la transformación de la materia orgánica en inorgánica mediante procesos químicos.

La función de los descomponedores dentro del ecosistema es crítica dado que, como veremos más adelante, son los principales artífices, con la ayuda de los detritívoros, de poner nuevamente a disposición de las plantas los nutrientes esenciales para su desarrollo. La eficiencia de estos procesos está fuertemente condicionada por factores ambientales como el patrón de lluvias y temperaturas, en un delicado equilibrio que en ciertos casos, si se rompe, puede alterar la fertilidad del suelo y llevar, por ejemplo, a la desertificación del ambiente.

Eficiencia ecológica

El aprovechamiento de la energía en los distintos niveles tróficos del ecosistema se puede analizar a la luz del concepto de **eficiencia ecológica**. Este concepto alude a la capacidad relativa de los componentes bióticos de un ecosistema determinado para explotar sus recursos alimentarios y convertirlos en biomasa. El valor de este parámetro resulta de la suma de las eficiencias de todos los organismos que integran el ecosistema. La eficiencia ecológica depende principalmente de la *eficiencia de asimilación* –que es la proporción de energía consumida que se asimila– y de la *eficiencia de producción neta*, que es la proporción de energía asimilada que se destina al crecimiento, el almacenamiento y a la reproducción, a la que se ha sustraído la energía utilizada en la respiración.

En ecología vegetal, el concepto de eficiencia de producción se refiere a la capacidad de la comunidad vegetal del ecosistema para aprovechar la energía del sol y se calcula como la relación entre la energía fijada por las plantas como producción primaria y la energía de la luz solar fotosintéticamente activa que llega a ese ecosistema. Este índice varía entre el 30% y el 85%. Las plantas de crecimiento rápido en zonas templadas tienen, por ejemplo, eficiencias de producción neta más elevadas que en los trópicos. Esto se atribuye a que la mayor temperatura incrementa las pérdidas por respiración. Este fenómeno contribuye a explicar en parte por qué las regiones templadas tienen, en general, mayor productividad agrícola que las regiones cálidas, en situaciones comparables.

El valor energético de las plantas para sus consumidores varía según la composición química de la planta y de las características de los sistemas digestivos de los herbívoros, entre otros factores. Así, se puede calcular la proporción de celulosa, lignina y otros materiales no digeribles que contengan las plantas. Los herbívoros asimilan hasta el 80% de la energía de las semillas y entre el 60% y el 70% de la vegetación joven. La mayoría de los animales que pastan y los ramoneadores extraen entre el 30% y el 40% de la energía de sus alimentos. Las algas unicelulares son casi íntegramente digeribles por los herbívoros que las depredan. Los rumiantes, por su parte, cuentan en su tracto digestivo con microorganismos simbiontes que digieren la celulosa, lo cual aumenta la eficiencia de asimilación. El alimento de origen animal se digiere más fácilmente que el de origen vegetal.

Eficiencia de la transferencia energética

Como ya se mencionó, sólo una parte de la energía disponible para cierto nivel trófico es aprovechada por el siguiente nivel, ya que gran parte de ella se pierde en el proceso de transformación. En general, sólo un 10% de la energía almacenada en una planta se convierte en bio-

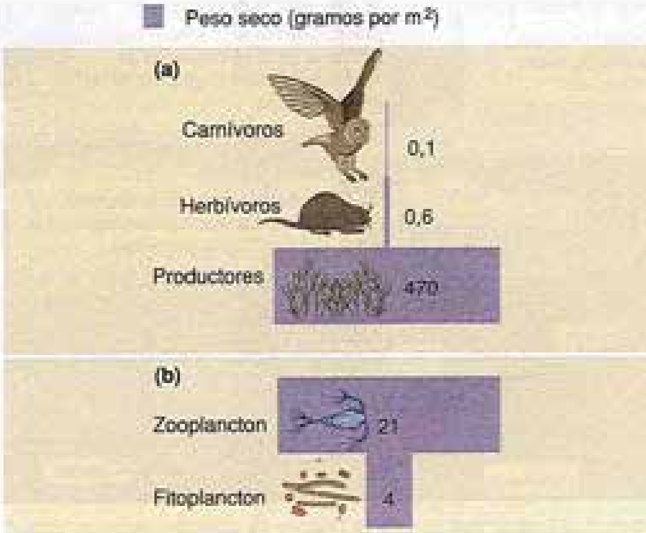


Fig. 49-11. PIRÁMIDES DE BIOMASA. *Generalmente adoptan la forma de una pirámide estrecha, tanto cuando los productores son grandes como cuando son pequeños. Las pirámides de biomasa se invierten sólo cuando los productores tienen tasas de reproducción muy elevadas.* ***(a)*** *Plantas y animales de un campo.* ***(b)*** *En el océano, la masa observable de fitoplancton en cada momento puede ser menor que la biomasa del zooplancton que se alimenta de ella. Dado que la tasa de crecimiento de la población de fitoplancton es mucho más alta que la de la población de zooplancton, una pequeña biomasa de fitoplancton puede suministrar alimento para una biomasa mayor de zooplancton. Estas pirámides reflejan la masa presente en un momento dado, de aquí, la relación aparentemente paradójica entre el fitoplancton y el zooplancton.*



Fig. 49-12. PIRÁMIDE DEL FLUJO DE ENERGÍA PARA UN ECOSISTEMA DE RÍO. *Una proporción relativamente pequeña de la energía del sistema es transferida en cada nivel trófico. Gran parte de la energía se invierte en el metabolismo y se mide como calorías perdidas en la respiración.*

masa animal en el herbívoro que se alimenta de esa planta. En cada nivel sucesivo se encuentra una relación semejante.

Así, si incide un promedio diario de 1.500 kilocalorías de energía lumínica por m² en la superficie de un terreno cubierto de plantas, alrededor de 15 kilocalorías se convertirán en material vegetal (como ya se indicó, sólo entre el 1% y el 3% de la energía radiante incidente en sistemas terrestres se utiliza en la fotosíntesis). De estas 15 kilocalorías, aproximadamente 1,5 kilocalorías se incorporan a los organismos herbívoros que comen plantas y alrededor de 0,15 kilocalorías se incorporan a los cuerpos de los carnívoros que depredan a los herbívoros. Aunque la carne es una fuente más concentrada de calorías y de nutrientes que el material vegetal, los carnívoros habitualmente deben gastar más energía en la búsqueda de su alimento que los herbívoros. Así, la productividad neta de los carnívoros y los herbívoros se puede considerar globalmente equivalente. Estos cálculos suponen una eficiencia de transferencia promedio del 10%, pero ésta es sólo una estimación promedio aproximada. Las mediciones reales muestran amplias variaciones en las eficiencias de transferencia, que van desde menos del 1% a más del 20%, según la especie.

Como vimos, una forma de expresar el flujo de energía y sus pérdidas entre los niveles tróficos es a través de las pirámides de números (véase fig. 49-2) y en forma más ajustada, a través de pirámides de biomasa (que expresan la biomasa en peso por unidad de área) (fig. 49-11). También es posible construir pirámides de flujo de energía que expresan el comportamiento de este parámetro en unidades de energía por unidad de área y de tiempo (fig. 49-12).

Al igual que las pirámides de números, las pirámides de biomasa indican sólo la cantidad de materia orgánica presente en un momento determinado y no la cantidad total de material producido o, como presentan las pirámides de energía, la tasa a la cual se produce.

El estudio del flujo de energía en ecosistemas confirma que, conforme a las predicciones de la segunda ley de la termodinámica, la cantidad de niveles tróficos está limitada por la pérdida de energía que se produce en eslabones sucesivos. Sin embargo, no es posible hacer un modelo predictivo de los componentes de un ecosistema sólo sobre la base de este principio físico debido a que resultaría extremadamente simplista frente a la complejidad y multiplicidad de los procesos que ocurren en los ecosistemas. Los organismos gastan mucha más energía en capturar su alimento en comparación con lo esperado por una simple transformación física. Más aún, la selección natural contribuye a modelar una batería de adaptaciones que permiten a los animales evitar ser atrapados fácilmente por depredadores, tales como la velocidad en la huida o el mimetismo, o aquellas que protegen a las plantas de ser depredadas en exceso por los herbívoros (presencia de espinas, sustancias químicas tóxicas). Estas adaptaciones involucran gastos energéticos adicionales.

Los movimientos de sustancias inorgánicas: los ciclos biogeoquímicos

La abundancia relativa de elementos en los organismos vivos difiere sustancialmente de la existente en el Universo. Los organismos vivientes "seleccionan" los elementos que usan y su acción combinada tiene consecuencias profundas en las propiedades del ecosistema. El si-

Figura interactiva



Fig. 49-13. El ciclo del agua vincula la atmósfera, la hidrosfera y la corteza de la Tierra. *El agua de la atmósfera se encuentra principalmente en forma de vapor. En tierra, circula tanto por la superficie (arroyos, ríos y lagos) como por los estratos subterráneos (acuíferos). Las pendientes de los continentes hacen que gran parte del agua de ríos y acuíferos se descargue en el mar. También por procesos de transpiración y evaporación vuelve como vapor a la atmósfera.*

lice –que corresponde al 30% de la corteza terrestre– sólo es usado efectivamente por algas diatomeas, al igual que el aluminio, el magnesio o el hierro, que son minerales muy abundantes en la corteza terrestre pero no lo son en los organismos vivos. En cambio, algunos elementos relativamente más raros en el ambiente abiótico, como el fósforo o el potasio, se encuentran en concentraciones mayores en los seres vivos.

El carbono entra en el ecosistema como gas en el proceso de fotosíntesis y es transformado a lo largo de las cadenas tróficas en compuestos sólidos de carbono reducido. El oxígeno es incorporado en forma gaseosa por medio de la respiración de todos los organismos y liberado de nuevo durante la fotólisis del agua en la fotosíntesis. La mayor parte de los elementos se encuentran disueltos en agua. Tal es el caso del fósforo que se presenta como fosfato (PO_4^-), del ion calcio (Ca^{++}) o el ion potasio (K^+). Por ello, los seres vivos deben obtenerlos aislándolos de estas soluciones acuosas mediante procesos químicos y físicos que forman parte del metabolismo.

El nitrógeno, a diferencia de los ejemplos anteriores, puede ingresar en el ecosistema como un gas gracias a la actividad metabólica de las bacterias fijadoras (véase cap. 24, Procariontes fotótrofos). Posteriormente regresa a la atmósfera, también en estado gaseoso durante el proceso de desnitrificación, pero su movimiento dentro del ecosistema se produce en solución como ion amonio (NH_4^+). La circulación de estos iones en el ecosistema involucra un gasto de energía.

Como ya vimos, a consecuencia de la actividad metabólica de los descomponedores, los compuestos orgánicos son degradados a sustancias inorgánicas que quedan disponibles en el suelo o el agua. Desde allí, estas sustancias se vuelven a incorporar a los tejidos de los productores primarios, pasan a los consumidores y a los detritívoros y luego a los descomponedores, desde los cuales entran nuevamente en las plantas y así se repite el ciclo. Estos ciclos de la materia se denominan **biogeoquímicos** debido a que en ellos intervienen tanto componentes bióticos (animales y plantas) como abióticos: atmósfera, litosfera (la corteza sólida de la Tierra) e hidrosfera (océanos, lagos y ríos que cubren las tres cuartas partes de la superficie terrestre).

El ciclo del agua

El agua, además de ser el principal vehículo de transporte de elementos minerales disueltos y de partículas más complejas, condiciona la velocidad y las características de procesos clave en el ciclo del carbono y del nitrógeno, ya que el porcentaje de humedad en el aire influye en la regulación de las tasas de descomposición de la materia orgánica. De igual modo, la cantidad de agua en el suelo regula indirectamente sus características oxidorreductoras y así modifica el balance de las poblaciones de microorganismos y el tipo de procesos ecológicos que predominan: descomposición, mineralización, humificación o desnitrificación.

Como puede observarse en la figura 49-13, el agua ingresa en los ecosistemas (acuáticos y terrestres) desde la atmósfera por precipitaciones (lluvia, nieve, granizo) y vuelve por evaporación de las superficies o por evapotranspiración desde los componentes bióticos de los ecosistemas terrestres (fig. 49-13). En estos ecosistemas, parte del agua que ingresa se *infiltra* en el suelo y el excedente se *escurre* por la superficie en forma de manto hacia los cuerpos de agua donde es contenida temporalmente (lagos, lagunas) o hacia ríos y lagos que la encauzan hacia otros lugares. Una parte del agua que se infiltra es retenida por las partículas del suelo y el exceso penetra hacia las capas más profundas de la litosfera, alimentando los acuíferos constituidos por las aguas subterráneas. Las características de la cobertura vegetal de los ecosistemas –bosques, pastizales densos, arbustales–, las propiedades de los suelos –entre otros, cantidad de materia orgánica, de arena, arcilla o limo– y la pendiente –área de llanura o sierras– producen variaciones en el balance hídrico de los ecosistemas. Por ejemplo, una pérdida de la cobertura vegetal por tala en lugares con cierta pendiente

Recuadro 49-2

Ecosistemas subsidiados

Un caso particular, pero relativamente frecuente, son los ecosistemas cuyos ciclos biogeoquímicos no cierran en ellos, ya que reciben un aporte adicional de energía química producida en otro ecosistema. Por esta razón se llaman *ecosistemas subsidiados*. Se trata, por ejemplo, de estuarios ricos en materia orgánica recibida de los tramos superiores de un río. Otro ejemplo son los ecosistemas artificiales como los agroganaderos que reciben subsidios energéticos externos, como combustibles para la maquinaria, agroquímicos, fertilizantes derivados del petróleo y la aplicación de mano de obra o de tracción a sangre. Este tipo de situaciones son particularmente significativas en los ecosistemas urbanos.

puede provocar procesos de erosión graves ya que debido al impacto directo de las gotas de lluvia y al arrastre de las partículas superficiales en el agua de escurrimiento, el suelo tiende a compactarse e incluso provocar la desertificación del paisaje.

Ciclos gaseosos y ciclos sedimentarios

Los ecólogos distinguen dos tipos de ciclos de la materia: los gaseosos y los sedimentarios. En los ciclos gaseosos, la mayor reserva y fuente de elementos se encuentra en forma de gas en la atmósfera. Es el caso del carbono, el nitrógeno, el hidrógeno y el oxígeno, los cuales son capturados directamente en la capa inferior de la troposfera por los integrantes de la biosfera. En los ciclos sedimentarios, los elementos son extraídos a partir de las rocas por acción de factores ambientales (gotas de agua, hielo, viento, rayos solares o la acción mecánica de las raíces de las plantas) y transportados por el agua en solución. Los elementos en solución pueden ser captados luego por las raíces o bien seguir su curso hasta ser transportados hacia el mar. Eventualmente, estos elementos (fósforo, calcio, potasio, manganeso, entre otros), luego de miles o millones de años, vuelven a formar rocas por precipitación o sedimentación y cuando éstas son expuestas a la acción del medio ambiente se repite el ciclo una vez más. En algunos casos se ha observado que ciertos ecosistemas no disponen de los componentes de un ciclo completo; en esos casos puede ocurrir que otro ecosistema sea el proveedor de algún recurso energético adicional (recuadro 49-2, *Ecosistemas subsidiados*). A continuación desarrollaremos la secuencia de acontecimientos que ocurren durante el ciclo del nitrógeno (como ejemplo de ciclo gaseoso) y los pasos que se suceden en el ciclo del fósforo (como ejemplo de ciclo sedimentario) (ensayo 49-3, *El ciclo del carbono y el efecto invernadero*).

El ciclo del nitrógeno

El nitrógeno constituye hasta el 78% de los gases del aire, pero la mayor parte de los seres vivos no pueden utilizar el nitrógeno atmosférico y dependen del nitrógeno presente en los minerales del suelo para elaborar compuestos orgánicos nitrogenados como los aminoácidos. Sólo algunas especies de bacterias y algas azules (autótrofos) y hongos actinomicetos (heterótrofos simbiontes de plantas superiores) usan moléculas sencillas de gas nitrógeno (N_2) para construir sus propias proteínas y liberan el exceso de nitrógeno en forma de amoníaco (NH_3) o ion amonio (NH_4^+). Este proceso se conoce como **amonificación**.

A su vez, otras bacterias del suelo convierten el amoníaco o el ion amonio en nitrito (NO_2^-), proceso que se denomina **nitrificación** (véase cap. 24, Procariontes quimiolitotróficos). El nitrito es tóxico para muchas plantas, pero es raro que se acumule, ya que otro género de bacterias oxida el nitrito a nitrato (NO_3^-). Aunque las plantas pueden utilizar el amonio directamente, el nitrato es la forma en la cual la mayor parte del nitrógeno entra en las raíces. Estos procesos liberan energía.

Una vez que el nitrato se incorpora a las células vegetales, se reduce de nuevo a amonio. En contraste con la nitrificación, este proceso de **asimilación** requiere energía. Los iones amonio que se forman de esta manera se transfieren a sustancias que contienen carbono y se producen aminoácidos y otros compuestos orgánicos nitrogenados.

Los compuestos nitrogenados habitualmente son degradados con rapidez a compuestos simples por hongos y bacterias del suelo. Así, la mayor parte del nitrógeno que se encuentra en el suelo es el resultado de la descomposición de materiales orgánicos complejos como proteínas, aminoácidos, ácidos nucleicos y nucleótidos (véase Apéndice 2).

Aunque el ciclo del nitrógeno parece cerrado y autoperpetuado, el suelo pierde nitratos continuamente por diversos procesos: las cosechas, la erosión, el fuego o el agua que se infiltra. Ciertas bacterias del suelo contribuyen a esta pérdida: en ausencia de oxígeno, reducen nitratos, liberan nitrógeno a la atmósfera y utilizan los átomos de oxígeno para su propio metabolismo. Este proceso, conocido como **desnitrificación**, ocurre en suelos mal drenados (por esa razón, pobremente aireados). A pesar de estas pérdidas, el ciclo se mantiene fundamentalmente por la actividad de las bacterias fijadoras de nitrógeno, y así como todos los organismos dependen en última instancia de la fotosíntesis para obtener energía, también todos ellos dependen de la fijación de nitrógeno para obtener este elemento indispensable para la síntesis de diversas moléculas orgánicas (fig. 49-14).

El ciclo del fósforo

El fósforo es un elemento fundamental en los organismos vivos, ya que interviene tanto en la síntesis bioquímica como en la transferencia de energía (véanse caps. 4 y 5). Este elemento, que en general se encuentra en concentraciones bajas en los ecosistemas, proviene de rocas fosfatadas que se desintegran y desgastan lentamente por acción de factores ambientales y liberan el mineral que se convierte en una sal en solución en el agua o el suelo. Las plantas terrestres lo absorben como ion fosfato a través de las raíces. Luego de circular por la cadena trófica, vuelve al suelo por el trabajo de los descomponedores (fig. 49-15). Una gran

Ensayo 49-3

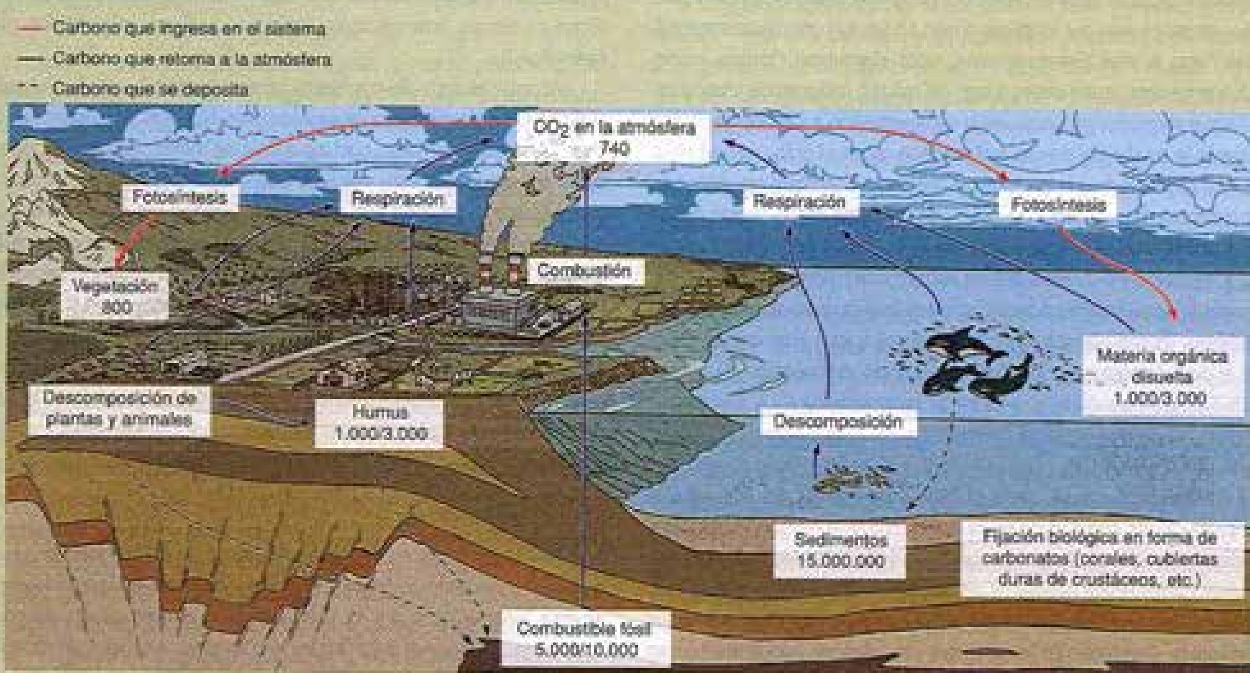
El ciclo del carbono y el efecto invernadero

Por medio de la fotosíntesis (véase cap. 6, Visión general de la fotosíntesis: sus etapas), unos 100 mil millones de toneladas métricas de carbono son fijadas anualmente en los compuestos de carbono, o carbohidratos. Parte de los carbohidratos es usada por los propios organismos fotosintetizadores. Las plantas consumen carbohidratos en el proceso respiratorio y liberan CO_2 desde sus raíces al suelo y desde sus hojas a la atmósfera. Las algas marinas lo liberan en el agua, donde el CO_2 disuelto se mantiene en equilibrio con el CO_2 del aire. Otra parte de los carbohidratos es utilizada por los animales que se alimentan de plantas vivas, de algas y de otros animales y también liberan CO_2. Una cantidad enorme de carbono se encuentra contenida en los cuerpos muertos de las plantas y de otros organismos, así como en las hojas caídas, las conchas, las heces y otras sustancias de desecho que se depositan en el suelo o se hunden hasta los fondos oceánicos, donde son consumidos por pequeños invertebrados, bacterias y hongos. La actividad de los organismos descomponedores contribuye notoriamente a la liberación de CO_2 en el aire y los océanos. Otro depósito de carbono, aún más grande, yace debajo de la superficie terrestre, en forma de carbón y de petróleo, depositados allí hace unos 300 millones de años.

Durante el extenso lapso de tiempo geológico, la concentración de CO_2 de la atmósfera ha variado en forma notoria, si bien durante los últimos 10.000 años permaneció relativamente constante. El CO_2 se encuentra en la atmósfera en una proporción muy baja, sólo cerca del 0,03% del total de gases del aire. Sin embargo, tiene una función importante porque es uno de los gases que absorben el calor emitido por la Tierra, lo que provoca un aumento de la temperatura. Sin ese efecto amortiguador, la Tierra tendría unos −20 °C de temperatura promedio y toda el agua estaría congelada, impidiendo el desarrollo de la vida. Después de un largo período de estabilidad, desde 1850, la concentración de CO_2 en la atmósfera se ha incrementado alrededor de un 40%. Diversos especialistas consideran que este aumento se debe al uso en gran escala de combustibles fósiles, la roturación del suelo y la destrucción de las áreas boscosas y selváticas debido al avance de la agricultura.

Cuando se tala una selva, la oxidación de su biomasa –ya sea porque se quema o por los procesos metabólicos de los descomponedores– libera grandes cantidades de CO_2. Además, la absorción de este gas por los vegetales que integraban esa selva se interrumpe. Por otra parte, se está verificando que, con la elevación de la temperatura, la eficiencia en la producción absoluta de biomasa disminuye en muchas regiones. Entre las consecuencias de este posible aumento de la temperatura del planeta se teme una elevación del nivel de los océanos –por la fusión de hielos polares–, capaz de inundar muchas islas de escasa altitud y aun grandes ciudades ubicadas en costas marinas bajas.

En la Conferencia de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente de 1992 se firmó la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático para poner en marcha, como medida precautoria, la restricción de la emisión de gases que contribuyen al efecto invernadero. La última reunión tuvo lugar en Nairobi, Kenya, donde se decidió continuar con el proceso iniciado con el protocolo de Kyoto, para limitar las emisiones de gases relacionados con el efecto invernadero. Los avances en el control de este problema son escasos porque algunos de los países que son los emisores principales, como Australia y los Estados Unidos, son renuentes a acepta res-

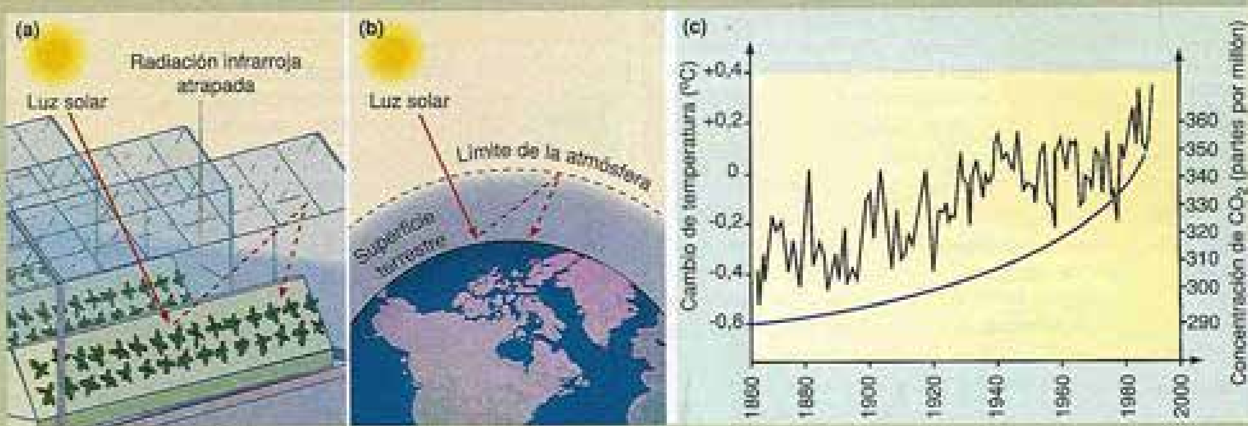


El ciclo del carbono. Las flechas indican el movimiento de los átomos de carbono. Los números son estimaciones de la cantidad de carbono almacenado, expresados en miles de millones de toneladas métricas. En este caso, la cantidad de carbono liberado por la respiración y la combustión han comenzado a exceder la cantidad del carbono fijado por fotosíntesis.

ENSAYO 49-3 *(Cont.)*

El ciclo del carbono y el efecto invernadero

tricciones que serían impopulares en sus territorios, ya que afectarían sus economías. Como resultado de esta negativa, esos países experimentaron aumentos significativos en las emisiones de "gases invernadero" en la década 1990-2000. Varios países cuyas tasas de emisión son muy altas, preferirían pagar a otros países los llamados "bonos verdes" para que éstos implementen formas de absorber y fijar CO_2, consistentes, sobre todo en incrementar las masas forestales para que actúen como sumideros de CO_2. La efectividad de esta tecnología es dudosa, porque en muchas regiones tropicales y templadas la vida media de un árbol es demasiado breve para garantizar la permanencia del carbono en el suelo por largo tiempo. Se prevé que los principales países emisores producirán un incremento del 10% en sus emisiones durante la primera década de este siglo, con lo cual habrán aportado un aumento del 19% a los valores globales de 1990. Dado que la Tierra es un sistema único e integrado, la irresponsabilidad de los poderosos, quienes tienen mayor responsabilidad en las emisiones pasadas y presentes y también mayor poder económico, será pagada por toda la población del planeta, que se concentra mayoritariamente en los países subdesarrollados con niveles bajos de emisión.



El efecto invernadero. **(a)** *En un invernadero, los rayos de luz, que consisten en la suma de todas las longitudes de onda, penetran a través de los vidrios del invernadero; ciertas longitudes de onda, o colores, son absorbidos por las plantas y el suelo, y parte son irradiados de nuevo, principalmente como radiación infrarroja (calor). El vidrio no permite que los rayos infrarrojos escapen y, en consecuencia, el calor permanece dentro del invernadero y aumenta la temperatura.* **(b)** *En la atmósfera, el CO2, al igual que el vidrio, permite pasar la luz, pero absorbe los rayos infrarrojos con lo que impide que escapen hacia el espacio.* **(c)** *Existe una clara correlación entre los cambios de temperatura respecto de la media global (fluctuaciones representadas en la línea negra) y la concentración de CO_2 en la atmósfera (en celeste) observadas durante los últimos 140 años. Puesto que el CO_2 atmosférico continuará aumentando mientras se sigan quemando combustibles fósiles y prosiga la destrucción de los bosques, se pueden pronosticar nuevos aumentos de la temperatura de nuestro planeta.*

proporción de este mineral es transportada por el agua hacia el mar y eventualmente se deposita en el fondo. Así, luego de miles o millones de años, volverá a participar en la formación de nuevas rocas sedimentarias. Las corrientes marinas que ascienden desde las profundidades del océano llevan a la superficie cierta cantidad de fósforo que es absorbido con rapidez por el fitoplancton y se desplaza a lo largo de las cadenas tróficas marinas. Una parte vuelve al continente a través de la actividad pesquera y otra lo hace a través del guano (deyecciones) de las aves que se alimentan de peces, el cual es rico no sólo en fósforo, sino también en nitrógeno. En Perú, el guano se acumula en grandes cantidades en islas y constituye un recurso muy valioso para fertilizar el suelo. A nivel mundial, sin embargo, la mayor parte del fósforo utilizado en los fertilizantes se extrae de las rocas fosfatadas.

La concentración de elementos

Como ya fue mencionado, los organismos vivos presentan en sus tejidos elementos en concentraciones más elevadas que en el aire, el suelo y el agua circundantes. En particular, los animales suelen necesitar mayor cantidad de minerales que las plantas y esta demanda se enfrenta con la dificultad de que gran parte de la biomasa vegetal es celulosa, molécula que, como vimos, en general no se digiere. Este requerimiento es compensado por el llamado efecto de concentración –o **bioacumulación**–, cuya eficiencia varía en distintos tipos de organismos. En algunos casos especiales, el efecto de la acumulación de sustancias puede ser espectacular. Por ejemplo, los miles de kilómetros de arrecifes de coral en las aguas cálidas del mundo se componen de calcio extraído del agua de mar durante milenios por la acción de los diminutos pólipos que forman los corales.

En los ciclos biogeoquímicos también pueden captarse sustancias extrañas que, al pasar de un organismo a otro, alcanzan concentraciones elevadas cuando se aproximan a la cima de la cadena alimentaria. El DDT es probablemente la sustancia tóxica más conocida cuyos efectos negativos fueron amplificados de esa manera (fig. 49-16). Este mismo proceso ocurre con fertilizantes y herbicidas que se utilizan en grandes cantidades en la agricultura industrial actual y que podrían estar vinculados con el aumento de la frecuencia de ciertas enfermedades humanas (ensayo 49-4, *Ecología y agricultura: estrategias alternativas para el manejo de agroecosistemas*).

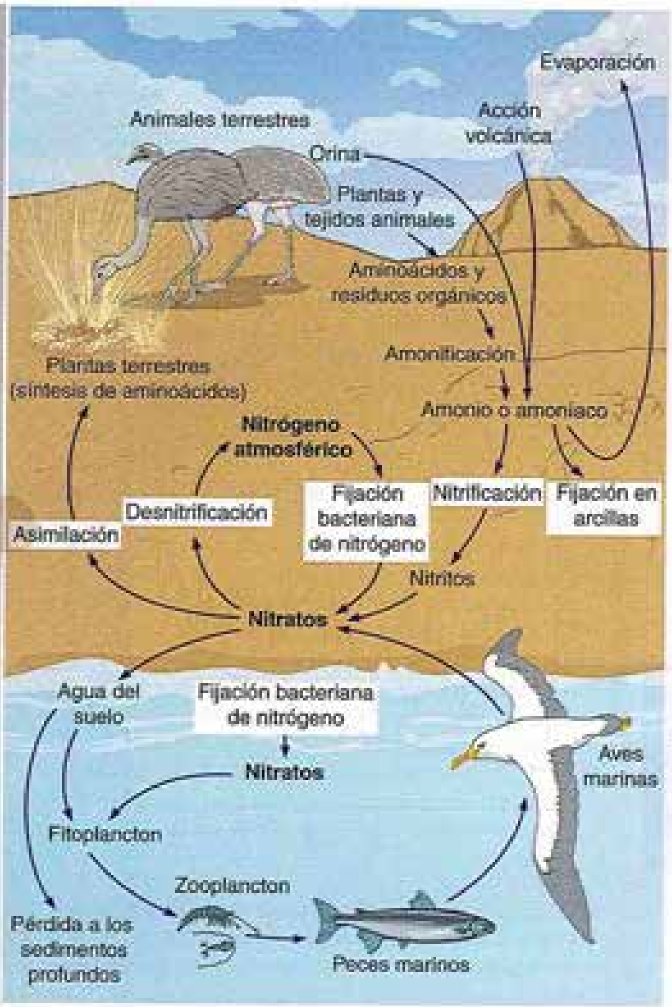


Fig. 49-14. EL CICLO DEL NITRÓGENO. *Aunque el reservorio de nitrógeno se encuentra en la atmósfera, donde constituye hasta el 78% del aire seco, el movimiento de nitrógeno en el ecosistema es más semejante al de un mineral que al de un gas. Sólo algunos microorganismos son capaces de fijar nitrógeno atmosférico.*

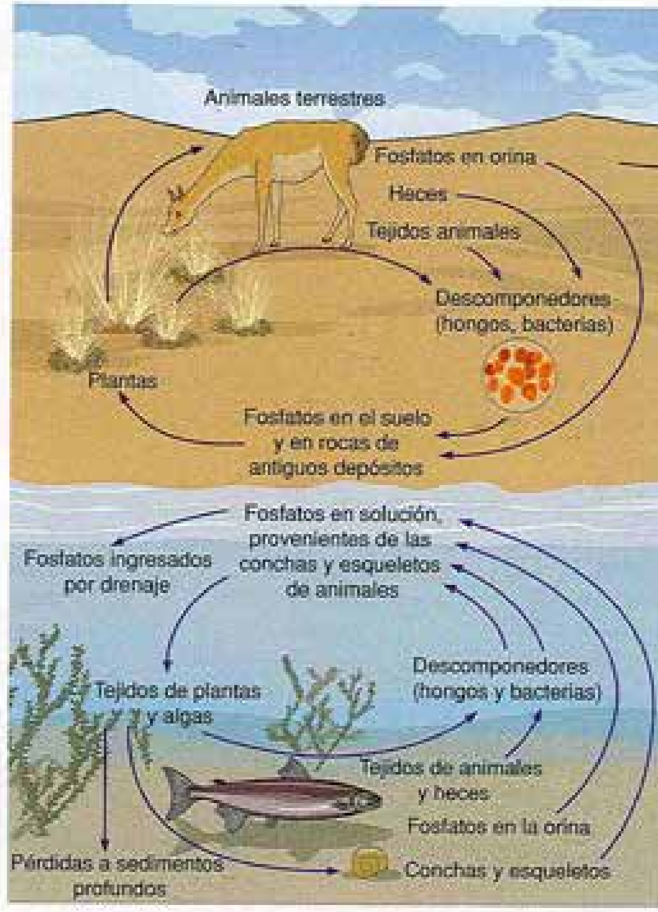


Fig. 49-15. EL CICLO DEL FÓSFORO. *El fósforo es esencial para todos los sistemas vivos, ya que es un componente de las moléculas portadoras de energía –como el ATP– y también de los nucleótidos de DNA y RNA. Al igual que otros minerales, es liberado de los tejidos muertos por las actividades de los descomponedores y absorbido del suelo y del agua por las plantas y las algas. Así, circula por el ecosistema.*

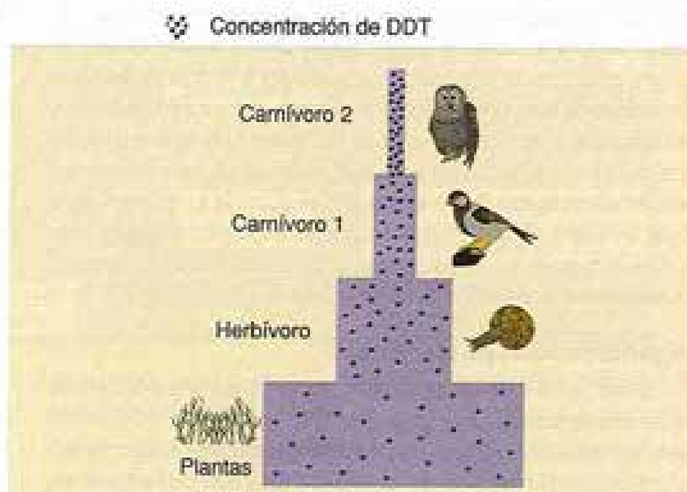


Fig. 49-16. LA CONCENTRACIÓN DE DDT A LO LARGO DE UNA CADENA TRÓFICA. *Cuando la materia orgánica se transfiere de un nivel al siguiente en la cadena trófica, cerca del 90% se consume en la respiración o la excreción; sólo el 10% restante constituye la nueva biomasa. Como la pérdida de DDT es proporcionalmente menor que la pérdida del conjunto de la materia orgánica consumida, la concentración de DDT aumenta a medida que el material recorre la cadena y alcanza una concentración particularmente alta en los carnívoros que se encuentran en los niveles más altos.*

Ensayo 49-4

Ecología y agricultura: estrategias alternativas para el manejo de agroecosistemas

C/S

Durante mucho tiempo, la ecología y la agronomía se han percibido como ciencias diametralmente opuestas: la primera dedicada al estudio de la relación entre los seres vivos y el ambiente, la segunda interesada en maximizar la producción de alimentos, fibras y combustibles. Los campos agrícolas son ecosistemas complejos y dinámicos, compuestos por partes interdependientes. Al igual que en los ecosistemas más complejos del planeta, en los campos agrícolas, las plantas y los animales interactúan entre sí y con el medio físico y químico. Sin embargo, al ser un emprendimiento humano, las modalidades y ritmos de la agricultura también están condicionadas por las fuerzas del mercado, los valores sociales y las políticas económicas.

Durante el siglo XX, en muchas partes del planeta la agricultura experimentó un proceso de industrialización basado sobre la premisa de maximizar la producción mediante el establecimiento de monocultivos y el incremento en el uso de pesticidas y combustibles de origen fósil. En esencia, la agricultura industrial se cimienta en el reemplazo de procesos ecológicos, como el ciclo de nutrientes y la relación depredador-presa, por controles externos tales como el uso de fertilizantes y pesticidas sintéticos. Más recientemente se incorporó el uso de semillas modificadas genéticamente. Sin duda, esta forma de manejar el ambiente ha sido exitosa en términos de producción. Sin embargo, también ha sido muy criticada por sus efectos ambientales y sociales. La erosión del suelo, la aparición de organismos resistentes a pesticidas y la contaminación de las aguas son algunos de los efectos ambientales indeseables asociados a las prácticas de la agricultura industrial. A su vez, se ha sugerido que el uso excesivo de pesticidas es uno de los factores responsables del incremento de diferentes enfermedades en los seres humanos, como algunos tipos de cáncer, trastornos del sistema endocrino, afecciones respiratorias y procesos alérgicos. Finalmente, en muchos lugares del mundo, el incremento en el precio de los insumos agrícolas y los escasos beneficios económicos percibidos por los productores pequeños y medianos han provocado la desaparición de numerosos establecimientos agrícolas familiares y la concentración de la propiedad de la tierra en un número crecientemente menor de grandes productores.

En la búsqueda de estrategias alternativas que presenten menos consecuencias indeseables, se ha señalado que un manejo adecuado de las plantas que se consideran malezas representa un ejemplo de cómo la ecología puede contribuir a enfocar de un modo diferente la actividad agrícola. Tradicionalmente, las malezas se han concebido como plantas que interfieren con los objetivos del agricultor. Bajo esta concepción, este tipo de plantas necesariamente deben ser eliminadas, sobre todo mediante el uso de herbicidas. Sin embargo, en los últimos años se han acumulado numerosas evidencias acerca de la importancia ecológica de mantenerlas asociadas con los cultivos. En primer lugar, en ciertas circunstancias, las malezas pueden aumentar la proporción de nitrógeno y materia orgánica presente en el suelo. En segundo lugar, ayudan a reducir la erosión del suelo y facilitan la conservación de agua. En tercer lugar, las malezas pueden proveer alimentos en forma de polen y néctar a ciertos depredadores como los carábidos y los parasitoides que limitan el crecimiento de las poblaciones de plagas que afectan a los cultivos. Finalmente, en muchas regiones del mundo, en particular en los países no desarrollados, muchas malezas tienen importancia medicinal y pueden proveer alimento a los seres humanos antes de que maduren los cultivos. Por ello, tanto los daños producidos por las malezas como los beneficios ecológicos que ellas pueden proveer, deberían considerarse conjuntamente en el momento de diagramar un plan de manejo agrícola.

Diversos estudios ecológicos actuales se enfocan en el análisis de este problema. En algunos casos, los investigadores proponen, por ejemplo, minimizar el impacto de las malezas sobre los cultivos mediante el reemplazo de las especies altamente dañinas por malezas que provean algunos de los beneficios ecológicos mencionados. Para ello se debe evaluar en qué momento del año las malezas reducen la productividad, conocer las variedades de cultivos que compiten de manera más eficiente con las malezas, comprender la relación entre la densidad de las malezas y su impacto en la productividad y reconocer que no todas las malezas tienen el mismo efecto sobre el ecosistema.

Sin duda, éste es un proceso complejo que requiere un amplio conocimiento de las características bióticas y abióticas de los agroecosistemas. En muchos casos, la recuperación de saberes populares, largamente construidos por antiguas culturas nativas, constituye la clave para un manejo adecuado de los ecosistemas de diferentes regiones.

Muchos procesos agroecológicos son localmente específicos y de difícil extrapolación. Por ello, agrónomos, ecólogos, sociólogos, antropólogos y economistas deben trabajar en estrecha colaboración. A su vez, tanto el productor como el consumidor deben aprender a valorar la importancia de preservar los recursos naturales y superar la estrecha visión de la producción rápida de bienes a bajo costo de mercado, ignorando los costos ambientales. Sin duda, el desafío es grande. A pesar de ello, se han incorporado con éxito principios ecológicos para el diseño de agroecosistemas en diferentes regiones del mundo.

La hipótesis Gaia

Gaia es el nombre griego de la diosa de la Tierra, pero también es el nombre de una hipótesis controversial. Pero como dice su autor, el investigador británico James E. Lovelock: *las únicas teorías malas son aquellas que no pueden ser cuestionadas o evaluadas*. Lovelock es un médico nacido en 1919 que, cuando en la década de 1960 fue convocado por la NASA para intervenir en el proyecto Viking de detección de vida en Marte, comenzó a cuestionarse acerca de las características de la vida. Para Lovelock, las definiciones de la vida eran parciales y poco satisfactorias, a punto tal que las sondas enviadas al espacio exterior, diseñadas sobre esas definiciones de vida, no hubieran podido detec-

tar vida ni siquiera en la Tierra. La búsqueda de la definición de la vida y la visión global de nuestro planeta le permitió a Lovelock comenzar a concebirlo como un sistema único e integrado, como un gran superorganismo, al que denominó Gaia. Su idea, presentada en 1972, no era totalmente nueva. Ya en 1785, el geólogo inglés James Hutton (véase Introducción) había sugerido algo semejante al proponer que la Tierra debía ser estudiada por la "fisiología planetaria", a la manera de los científicos de la antigüedad que no dividían el campo de estudio en disciplinas inconexas, sino que tenían una visión holística del mundo. Otro antecedente de esta hipótesis se encuentra en las ideas de Vladimir I. Vernadsky (1863-1945), científico ruso que desarrolló el concepto de biosfera a principios del siglo XX y que afirmaba que la Tierra era un organismo vivo.

Lovelock fundamenta sus ideas básicamente en términos energéticos: la vida es un sistema autoorganizado que mantiene activamente una entropía baja impulsada por la energía libre proporcionada por el Sol. Si no se considerara la existencia de un sistema de control en el que interviene la biosfera, como vimos en párrafos anteriores, resultaría inexplicable, desde las leyes de la física y la química, que la inestable atmósfera terrestre mantenga constante su composición –tan diferente de la de los otros planetas– por períodos más extensos que el tiempo de reacción de sus gases. La vida, que parece estar violando la segunda ley de la termodinámica (véase cap. 4, Dirección de los procesos naturales: segunda ley de la termodinámica), no lo hace ya que forma parte de un sistema único conjuntamente con lo no vivo, en el que el intercambio de materia y energía es constante.

Según la hipótesis Gaia, la vida es un único sistema autorregulado que mantiene la temperatura, la composición de la superficie de la Tierra y de la atmósfera a través de mecanismos de retroalimentación. La vida permitió el desarrollo y la evolución de condiciones adecuadas para su propagación y diversificación sobre la Tierra; es un fenómeno autosustentable a escala planetaria, tanto en el tiempo como en el espacio. Generalizando esta idea, una vez establecida firmemente en un planeta, la vida se extendería por toda su superficie y sólo desaparecería cuando el planeta sufriera un cambio cósmico trascendental o cuando la fuente original de energía se acabara.

Cabe preguntarse entonces, ¿existe alguna especie capaz de sobrevivir sin las otras? ¿Cuál es la menor expresión de vida autónoma? La reflexión sobre este tipo de interrogantes es de gran relevancia actual y, en ella, la visión de la Tierra que proporciona la hipótesis Gaia tiene consecuencias muy significativas. Concebir al planeta como un todo es indispensable, por ejemplo, a la hora de intervenir sobre recursos naturales que son transnacionales o transregionales, ya que obliga a pensar el problema globalmente y evitar así consecuencias inesperadas de la intervención humana en sitios alejados.

En síntesis

Los complejos sistemas ecológicos

1. Un ecosistema es una unidad organizada en el espacio y el tiempo, formada por componentes bióticos y abióticos interrelacionados. La energía fluye y la materia circula a través de estos componentes. Toda la Tierra puede ser concebida como un ecosistema único, la ecosfera. En algunos casos, los límites de los ecosistemas están naturalmente asociados a cambios bruscos en la fisonomía de la vegetación o del paisaje; en otros casos, los límites que se establecen para su estudio son relativamente arbitrarios.
2. Los ecosistemas se pueden estudiar desde dos enfoques complementarios. Uno de ellos se centra en las relaciones interpoblacionales y en los cambios cuantitativos que afectan a los individuos, a las poblaciones y a las comunidades que los integran. El otro enfoque presume que estas interacciones existen y que tienen dos consecuencias: a) la energía fluye en una sola dirección: de los organismos autótrofos hacia los heterótrofos y b) los materiales se mueven desde el medio abiótico, pasan a través de los cuerpos de los organismos vivos y regresan al medio abiótico.

La energía y su flujo en los ecosistemas

3. Como predice la segunda ley de la termodinámica, parte de la energía transferida de un nivel trófico a otro se disipa; la eficiencia del proceso es entonces menor del 100%. En consecuencia, cuando se representa en forma geométrica la cantidad de individuos de cada nivel, es frecuente obtener una pirámide.
4. La vida en la Tierra depende de la energía del Sol. Sólo una fracción de esta energía alcanza la superficie terrestre y queda a disposición de los organismos vivos. Debido a las características de las diferentes capas de la atmósfera, la proporción de la radiación solar que llega a cada punto de la superficie terrestre a lo largo de un ciclo anual es muy variable.
5. Una parte de la radiación que alcanza la superficie terrestre es reflejada y otra es absorbida. La energía que llega a los océanos calienta la superficie y produce la evaporación de una gran masa de agua. El vapor de agua, el dióxido de carbono y ciertos compuestos nitrogenados absorben en forma directa la radiación infrarroja que llega a la Tierra. Este fenómeno retiene el calor en la atmósfera y la superficie terrestre se calienta.
6. La pérdida y la ganancia de calor se mantienen en un delicado equilibrio. Un incremento en la reflexión de la luz desde la Tierra, un espesamiento de la cubierta de nubes, un aumento o disminución del contenido de dióxido de carbono o una disminución en el grosor de la capa de ozono pueden afectar todo el sistema. Otros factores que afectan la circulación atmosférica son los ángulos de incidencia de la luz solar sobre la superficie, el movimiento de rotación que marca el día y la noche, las relaciones entre las masas terrestres y oceánicas, los mosaicos de climas regionales y las irregularidades espaciales y temporales de las condiciones ambientales.
7. Alrededor del 0,1% de la energía solar que alcanza la superficie de la Tierra es aprovechada por los sistemas vivos. Esta pequeña fracción es suficiente para producir, a partir de dióxido de carbono, agua y unos pocos minerales, más de cien mil millones de toneladas métricas de materia orgánica por año en todo el mundo.

En síntesis *(Cont.)*

8. Una vez fijada por las plantas, la energía solar pasa de un organismo a otro a través de la alimentación. Un organismo es comido por otro, éste por un tercero y así sucesivamente en una serie de niveles alimentarios o tróficos que forman cadenas. Al pasar de un nivel a otro, la energía se va disipando. Esto limita la longitud de las cadenas, que no suelen tener más de cinco niveles. Las cadenas tróficas están entrelazadas en tramas complejas con muchas interconexiones que pueden involucrar a más de cien especies.
9. El primer nivel trófico de una trama alimentaria siempre está ocupado por un productor primario o autótrofo, que puede ser quimiosintético o fotosintético. En el medio terrestre, los productores primarios son las plantas; en los ecosistemas acuáticos, las algas.
10. El término biomasa expresa el peso seco total de todos los organismos en un momento dado y en una superficie definida. La productividad bruta es una medida de la tasa de asimilación de energía en un nivel trófico determinado. La productividad neta es la productividad bruta menos la materia orgánica consumida para todas las actividades metabólicas de los organismos involucrados en ese nivel trófico. La productividad neta es una medida de la tasa a la cual los organismos almacenan energía, que luego podrá ser capturada por los organismos del siguiente nivel trófico. En los ecosistemas terrestres, los principales factores que influyen en la productividad son la intensidad y la duración de la luz solar, la temperatura y la precipitación. En los ecosistemas acuáticos, la disponibilidad de elementos minerales esenciales suele ser el principal factor limitante.
11. La energía ingresa en el mundo animal a través de los consumidores primarios o herbívoros, que comen plantas o algas. Una alta proporción de la energía química consumida es usada para mantener con vida al animal, otra parte importante se egesta y una pequeña fracción se convierte en nueva biomasa. El incremento en la biomasa animal, constituido por la suma del incremento en peso de cada animal más el peso de la nueva progenie, representa la energía disponible para el siguiente nivel trófico, el de los consumidores secundarios o carnívoros.
12. La materia orgánica se descompone a través de dos procesos: la humificación y la mineralización. La humificación, o descomposición de los restos animales y vegetales, forma el humus. La mineralización conduce a la descomposición total de la materia orgánica en elementos inorgánicos esenciales para las plantas.
13. Los saprófagos son organismos heterótrofos que participan en el proceso de descomposición. Se clasifican en detritívoros y en descomponedores. Los detritívoros son animales que procesan la materia orgánica y la fragmentan a través de procesos físicos y químicos. Los descomponedores son bacterias y hongos que transforman la materia orgánica en inorgánica mediante procesos químicos.
14. La eficiencia ecológica es la capacidad relativa de los componentes bióticos de un ecosistema determinado para explotar sus recursos alimentarios y convertirlos en biomasa. Este parámetro depende de la eficiencia de asimilación, que es la proporción de energía consumida que se asimila, y de la eficiencia de producción neta, que es la proporción de energía asimilada que se destina al crecimiento, al almacenamiento y a la reproducción (a esta última hay que sustraerle la energía utilizada en la respiración).
15. En ecología vegetal, el concepto de eficiencia de producción se refiere a la capacidad de la comunidad vegetal del ecosistema para aprovechar la energía del Sol. Se calcula como la relación entre la energía fijada por la producción primaria y la energía de la luz solar que llega a ese ecosistema.
16. En general, sólo un 10% de la energía almacenada en una planta se convierte en biomasa animal en el herbívoro que se alimenta de ella. En cada nivel sucesivo se encuentra una relación semejante. El flujo de energía y sus pérdidas entre los niveles tróficos se puede expresar a través de pirámides de biomasa y pirámides de flujo de energía.

Los movimientos de sustancias inorgánicas: los ciclos biogeoquímicos

17. El carbono ingresa en el ecosistema como gas a través de la fotosíntesis y es transformado a lo largo de las cadenas tróficas en compuestos sólidos de carbono reducido. El oxígeno es incorporado en forma gaseosa, a través de la respiración de todos los organismos, y liberado nuevamente durante la fotólisis del agua en la fotosíntesis. La mayor parte de los elementos se encuentran disueltos en el agua en forma de iones.
18. El nitrógeno ingresa en el ecosistema como un gas, gracias a la actividad metabólica de las bacterias fijadoras. Luego regresa a la atmósfera, también en estado gaseoso, durante el proceso de desnitrificación. Su movimiento dentro del ecosistema se produce en solución como ion amonio.
19. Los compuestos orgánicos son degradados como consecuencia de la actividad metabólica de los organismos descomponedores y quedan disponibles en el suelo o el agua. Luego son incorporados a los tejidos de los productores primarios, pasan a los consumidores y a los detritívoros y los descomponedores vuelven a degradarlos. Estos ciclos de la materia se denominan biogeoquímicos.
20. El agua, vehículo de transporte de minerales disueltos y de partículas más complejas, condiciona la velocidad y las características de procesos clave en el ciclo del carbono y del nitrógeno. También regula indirectamente sus propias características oxidorreductoras. De esta manera, modifica el balance de las poblaciones de microorganismos y el tipo de procesos ecológicos que predominan.
21. El agua ingresa en los ecosistemas desde la atmósfera, por las precipitaciones, y vuelve a ella por evaporación de las superficies o por evapotranspiración desde los componentes bióticos de los ecosistemas terrestres. En los ecosistemas, parte del agua se infiltra en el suelo y el excedente se escurre por la superficie. Una parte del agua que se infiltra es retenida por las partículas del suelo y el exceso se infiltra hacia las capas más profundas de la litosfera, donde alimenta a los acuíferos subterráneos.
22. Hay dos tipos de ciclos de la materia: los gaseosos y los sedimentarios. En los ciclos gaseosos, la mayor reserva y fuente de elementos se encuentra en forma de gas atmosférico (es el caso del carbono, el nitrógeno, el hidrógeno y el oxígeno). En los ciclos se-

En síntesis *(Cont.)*

dimentarios, los factores ambientales extraen los elementos de las rocas y el agua los transporta en solución (es el caso del fósforo, el calcio, el potasio y el manganeso).

23 La amonificación es el uso de nitrógeno gaseoso para sintetizar proteínas. En este proceso, el exceso de nitrógeno se libera en forma de amoníaco o ion amonio. Sólo algunas especies de bacterias, algas azules y hongos actinomicetos pueden hacerlo. La nitrificación es la conversión de amoníaco, o del ion amonio, en nitrito, realizada por bacterias del suelo. Otras bacterias oxidan el nitrito a nitrato, forma en que ingresa en las raíces de la mayoría de las plantas. En las células vegetales, el nitrato se reduce a amonio, proceso conocido como asimilación. Los iones amonio se transfieren a sustancias que contienen carbono y producen aminoácidos y otros compuestos orgánicos nitrogenados. La mayor parte del nitrógeno que se encuentra en el suelo es producto de la descomposición de materiales orgánicos por parte de hongos y bacterias. La desnitrificación o pérdida de nitratos del suelo, se debe a la acción de ciertas bacterias del suelo incendios, cosechas, erosión o la acción de agua infiltrada.

24. El fósforo presente en los ecosistemas proviene de rocas fosfatadas que se desintegran y desgastan lentamente y liberan el mineral, que se convierte en una sal en solución en el agua. Las plantas terrestres lo absorben como ion fosfato a través de las raíces, circula por la cadena trófica y vuelve al suelo por el trabajo de los descomponedores.

25. La bioacumulación es un efecto de concentración de determinadas sustancias en los seres vivos. Al pasar de un organismo a otro, algunas sustancias que forman parte de ciclos biogeoquímicos alcanzan concentraciones altas a medida que se aproximan a la cima de la cadena alimentaria.

La hipótesis Gaia

26. James Lovelock propuso que la Tierra es un sistema único e integrado, un gran superorganismo al que llamó Gaia. El fundamento de esta idea es que la vida terrestre es un sistema autoorganizado que mantiene activamente una entropía baja impulsado por la energía libre proporcionada por el Sol. La biosfera actuaría como un sistema de control que mantiene estable la temperatura y la composición de la superficie del planeta. Una vez establecida, la vida se extendió por toda la superficie del planeta y permanecerá hasta que ocurra un cambio cósmico trascendental o la fuente original de energía se acabe.

Cuestionario

1. Enumere los efectos de los organismos de la lista sobre sus respectivos ecosistemas. Tenga en cuenta cómo recibe el organismo su energía y sus nutrientes, a dónde van sus productos (desechos metabólicos, progenie, esqueletos) y cuáles son sus efectos en otros organismos.
- **i.** Lombriz de tierra.
- **ii.** Bacteria heterótrofa del suelo.
- **iii.** Roble o gramínea.
- **iv.** Ciervo o saltamontes.
- **v.** León o lobo.

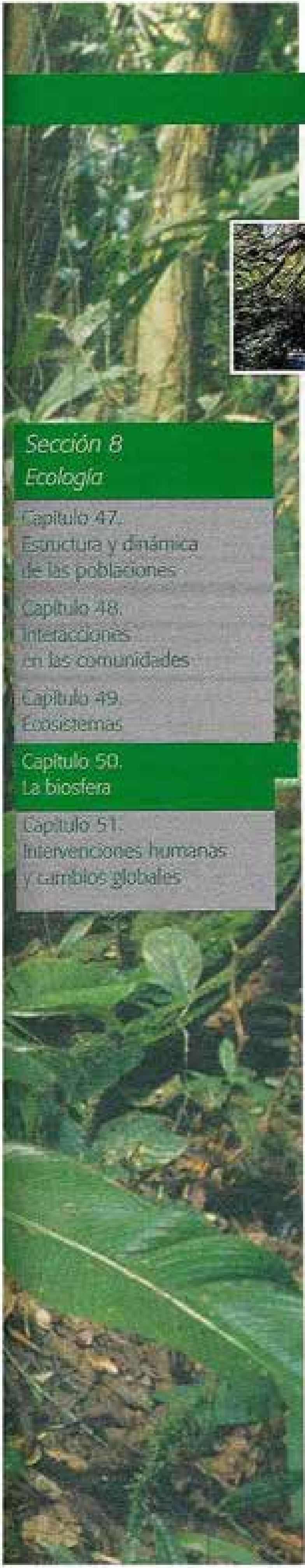
2. Una de las mayores eficiencias de transferencia energética ocurre cuando los reptiles consumen presas de sangre caliente, como aves o pequeños mamíferos. Explique, en términos de las características de la presa y del depredador, ¿por qué se esperaría una transferencia de energía con una eficiencia elevada en este paso particular de una cadena trófica?

3. Aunque un carnívoro que se encuentra en la cúspide de una cadena trófica esté libre de depredación visible, durante su vida es una fuente de energía para muchas otras especies representantes de grupos muy disímiles. Explique esta afirmación.

4. En el primer párrafo de su primer libro sobre Gaia (*Gaia*, 1979), James Lovelock escribió: "La búsqueda de Gaia es un intento por encontrar a la mayor criatura viviente de la Tierra". Esta afirmación fue severamente criticada por otros científicos, quienes argumentaron que el conjunto constituido por todas las criaturas que habitan el planeta, no reúne las características de los seres vivos (por ejemplo, Gaia no se reproduce). Si no es un ser vivo, ¿qué es Gaia?

5. **a.** ¿Qué efectos producen sobre el reciclado de los minerales las prácticas humanas de fertilización de la tierra y cosecha de los cultivos?
b. ¿Qué ocurre en el caso de los nutrientes cuyo reservorio inorgánico principal es la atmósfera y no el suelo?

Sección 8 / Situación problemática 2
El problema del DDT



Capítulo 50



La biosfera

Al pasar cruzo un bosque de helechos mucho más alto que mi persona: se me dejan caer en la cara sesenta lágrimas desde sus verdes ojos fríos, y detrás de mí quedan por mucho tiempo temblando sus abanicos... un tronco podrido: ¡qué tesoro!... Hongos negros y azules le han dado orejas, rojas plantas parásitas lo han colmado de rubíes, otras plantas perezosas le han prestado sus barbas y brota, veloz, una culebra desde sus entrañas podridas, como una emanación, como que al tronco muerto se le escapara el alma... El universo vegetal susurra apenas hasta que una tempestad ponga en acción toda la música terrestre.
Quien no conoce el bosque chileno, no conoce este planeta.
De aquellas tierras, de aquel barro, de aquel silencio, he salido yo a andar, a cantar por el mundo.

PABLO NERUDA

Cuando se amplía el análisis de las interacciones entre lo vivo y lo no vivo a la escala planetaria o global se habla de la biosfera, una delgada película que cubre la superficie de nuestro planeta. La biosfera incluye las aguas superficiales y las profundidades de los océanos; es muy irregular y su profundidad y densidad son variables.

La biosfera se extiende desde unos 8 a 10 km por encima del nivel del mar hasta unos pocos metros por debajo del nivel del suelo, la zona donde las raíces pueden penetrar. En los últimos años, sin embargo, los límites de la biosfera se han extendido ya que se han descubierto bacterias capaces de vivir a algunos kilómetros de profundidad, en capas rocosas del suelo que antes se creían completamente estériles.

Así como cada especie ha experimentado un proceso de adaptación a lo largo de la evolución orientado por diferentes condiciones ambientales, también existen diferentes tipos de comunidades bióticas ajustadas a distintos ambientes. A los efectos de su estudio, pueden distinguirse tres grandes grupos de ambientes con los que interactúan comunidades características: los terrestres, los acuáticos y los humedales, entre los cuales existe a su vez, una gran variedad.

En este capítulo examinaremos los factores causales que permiten interpretar la distribución geográfica de los seres vivos y los patrones de vida característicos de las diferentes regiones de la biosfera. Veremos que estos patrones sufrieron cambios profundos a lo largo de la historia de la Tierra y analizaremos algunos factores que determinan esos cambios en diferentes escalas.

La vida en tierra firme

La temperatura del aire y la disponibilidad de agua en el suelo son los principales factores determinantes de la distribución de plantas y animales tanto a escala global como lo-

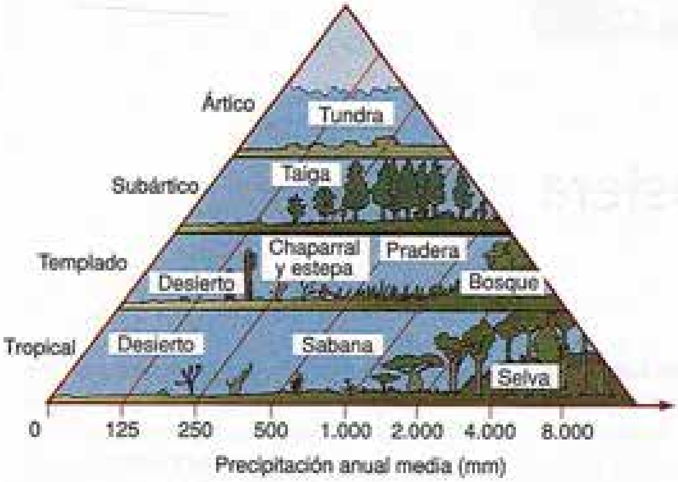


Fig. 50-1. PRINCIPALES DETERMINANTES DE LAS FORMAS DE VIDA VEGETAL EN LAS DISTINTAS REGIONES TERRESTRES DE LA BIOSFERA. *Entre los factores principales se encuentran la temperatura, que disminuye al aumentar la latitud, y las precipitaciones.*

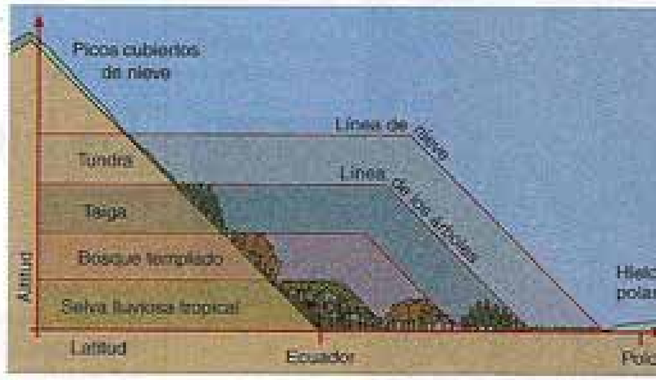


Fig. 50-2. LA DISTRIBUCIÓN DE LOS ORGANISMOS TERRESTRES EN FUNCIÓN DE LA LATITUD Y DE LA ALTITUD. *En el hemisferio norte se encuentra una secuencia similar de vida vegetal dominante y su vida animal asociada, ya sea viajando hacia el Polo Norte durante cientos de kilómetros, o bien ascendiendo a una montaña. Para encontrar una secuencia semejante en el hemisferio sur, podríamos ascender a una montaña. Sin embargo, viajando simplemente hacia el sur no encontraremos un patrón de vegetación equivalente a la del hemisferio norte. ¿Puede usted explicar por qué?*

cal. A escala planetaria, las comunidades bióticas no están distribuidas en forma arbitraria: ciertos factores físicos como los patrones de temperatura y de precipitaciones definen fuertemente sus características y su distribución en el mundo (fig. 50-1).

Los patrones de las principales variables climáticas están influidos por la inclinación del eje de la Tierra en relación con su órbita alrededor del Sol, lo que determina la estacionalidad anual debida a la traslación de la Tierra que afecta la duración y la intensidad de la luz solar, por los vientos predominantes y por las principales corrientes oceánicas. También están afectados por la estructura de los continentes (superficie, cercanía a las masas oceánicas) y por la orografía. La presencia de cadenas montañosas afecta directamente el patrón de circulación atmosférica; por lo tanto, también influye en el régimen de precipitaciones y en las temperaturas de las regiones que se encuentran en su proximidad.

La latitud y la altura también afectan los patrones de temperatura. La temperatura media de la atmósfera disminuye alrededor de 0,5 °C por cada grado de aumento en la latitud. El incremento en altura produce un efecto similar y, en general, por cada ascenso de unos 100 metros, la temperatura disminuye 1 °C. Esta relación tiene consecuencias importantes para la distribución de los organismos terrestres. Por ejemplo, algunas plantas y animales característicos de las regiones árticas se pueden encontrar también cerca del ecuador, en las altas montañas que corren de norte a sur (fig. 50-2).

El papel organizador del clima en la distribución de las comunidades a escala global es uno de los paradigmas de mayor solidez en ecología. Este paradigma llevó a los científicos, particularmente a los de la escuela de F. E. Clements (véase cap. 48, Cambios en la composición de la comunidad: sucesión ecológica), a hablar de *comunidades climáticas* o también de *comunidades zonales* en referencia a comunidades vegetales cuya composición de especies o formas de vida guardan relación con las condiciones climáticas regionales.

Sin embargo, en una escala de mayor detalle de paisaje o local, otros factores, como el tipo de suelo, la posición topográfica o las condiciones del drenaje del agua, también condicionan la presencia de plantas y animales. Tradicionalmente, las comunidades cuya estructura y composición están fuertemente condicionadas por estos últimos factores se denominaron *edáficas* o *azonales*. En el presente, sin embargo, se considera que así como a escala global los factores climáticos son claves en la determinación de las formaciones vegetales, en escalas de mayor detalle, la distinción entre factores climáticos y edáficos concebidos como factores determinantes resulta arbitraria.

Así, el esquema tradicional tiende a ser reemplazado en la actualidad por un paradigma más integrador y dinámico que asume una influencia diferencial del conjunto de factores ambientales como determinantes de la biota en un lugar particular. El estudio de los procesos específicos para analizar diversos niveles de organización, involucra en cada caso la definición de las escalas temporales y espaciales pertinentes (fig. 50-3).

El concepto de bioma

El botánico y explorador alemán Alexander von Humboldt (1769-1859) fue el primero en señalar que existían asociaciones entre plantas que resultaban características de determinadas regiones (recuadro 50-1, *Algo más que un coleccionista*).

Sus observaciones, junto con las de otros naturalistas del siglo XIX, contribuyeron a definir el concepto de *formaciones*, mediante el cual, de acuerdo con las formas de vida vegetal dominantes, se clasifica al mundo en diferentes regiones: selvas, bosques deciduos, bosques perennes, sabanas, praderas. Estas categorías caracterizan lo que en la actualidad se denomina **biomas**. Los biomas incluyen tanto a la vida vegetal como animal, aunque se reconocen y clasifican por su formación vegetal predominante.

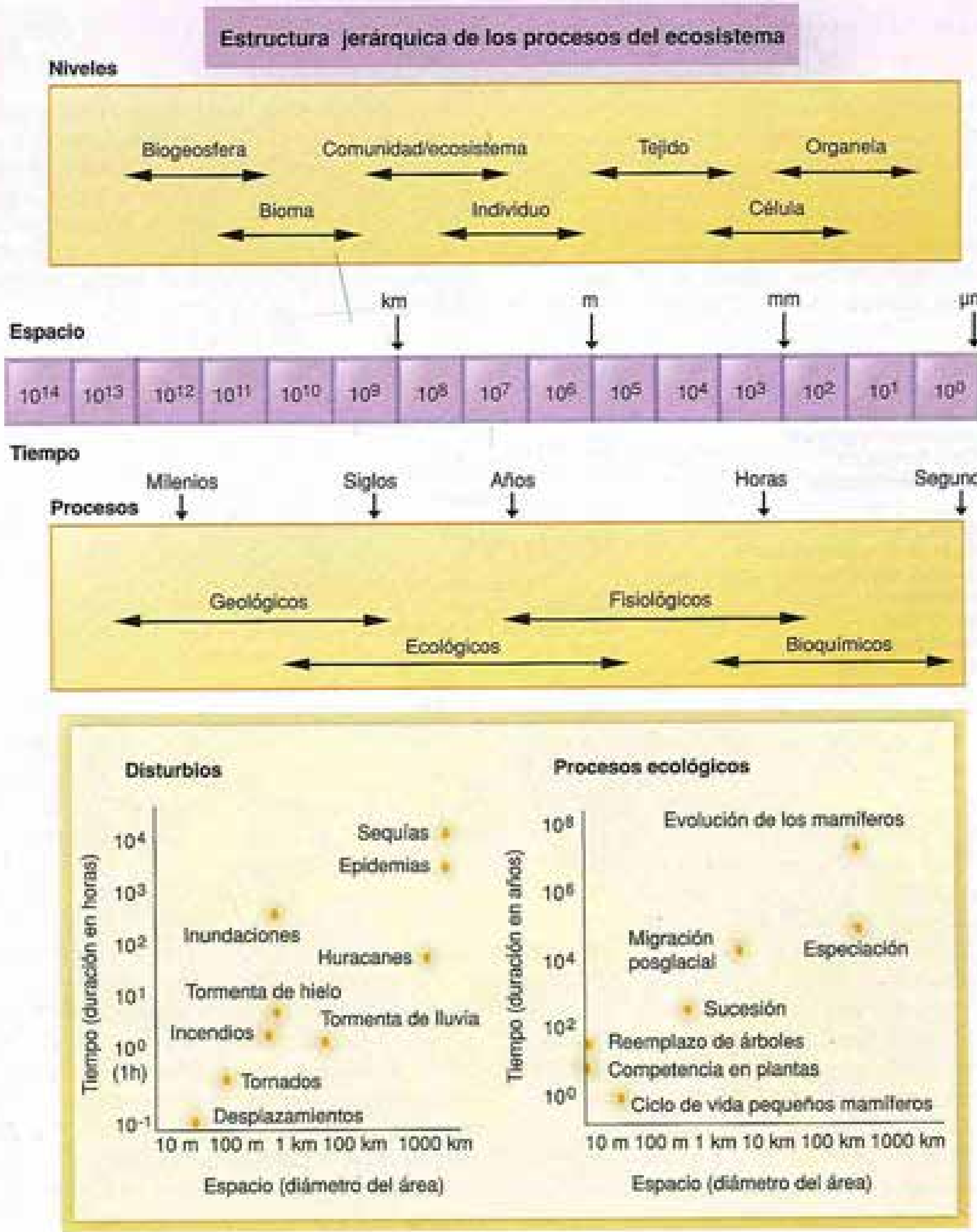


Fig. 50-3. PROCESOS Y ESCALAS. *La estructura y la dinámica de los distintos subsistemas de la biota están afectadas por procesos y acontecimientos que se manifiestan a diferentes escalas espaciales y temporales.*

Como se muestra en la figura 50-4, los biomas son comunidades bióticas muy características, reconocibles a escala planetaria, que abarcan grandes extensiones y presentan características semejantes aun en caso de encontrarse en lugares opuestos del planeta (fig. 50-4). El clima, el relieve y las características del suelo son factores determinantes en la distribución de la biota. Sometidas a condiciones ecológicas y fuerzas evolutivas semejantes, las formas de vida presentes en ellos también se asemejan, con independencia de que sus linajes no estén estrechamente emparentados. Las poblaciones que integran un mismo tipo de bioma, que se encuentran en áreas geográficamente separadas, proporcionan muchos ejemplos de evolución convergente (véase cap. 21, Características similares: la evolución convergente).

Recuadro 50-1

Algo más que un coleccionista

Friedrich Heinrich Alexander, Barón von Humboldt (1769-1859) fue un naturalista cuyos trabajos aportaron una primera aproximación a la compresión de los patrones de distribución de las especies en la naturaleza. A partir de sus viajes y sus observaciones se establece un nuevo modelo de ciencia natural, más centrado en las características del terreno de donde provenían los especímenes recolectados que en una simple descripción de esas especies. Humboldt describía a las plantas desde el punto de vista de sus asociaciones locales bajo diferentes climas. Así, el paisaje se convirtió en objeto de estudio. Humboldt realizó relevos geológicos y tomó registros de temperatura, presión atmosférica, humedad, latitud y altitud. El terreno fue el laboratorio donde el naturalista observaba la naturaleza, reconstruía sus formas de organización y su historia. El objetivo era comparar y combinar los hechos observados. Humboldt analizó la naturaleza no sólo desde un punto de vista morfológico, sino también considerando la dinámica de las interacciones de sus elementos e integrando la noción de tiempo.

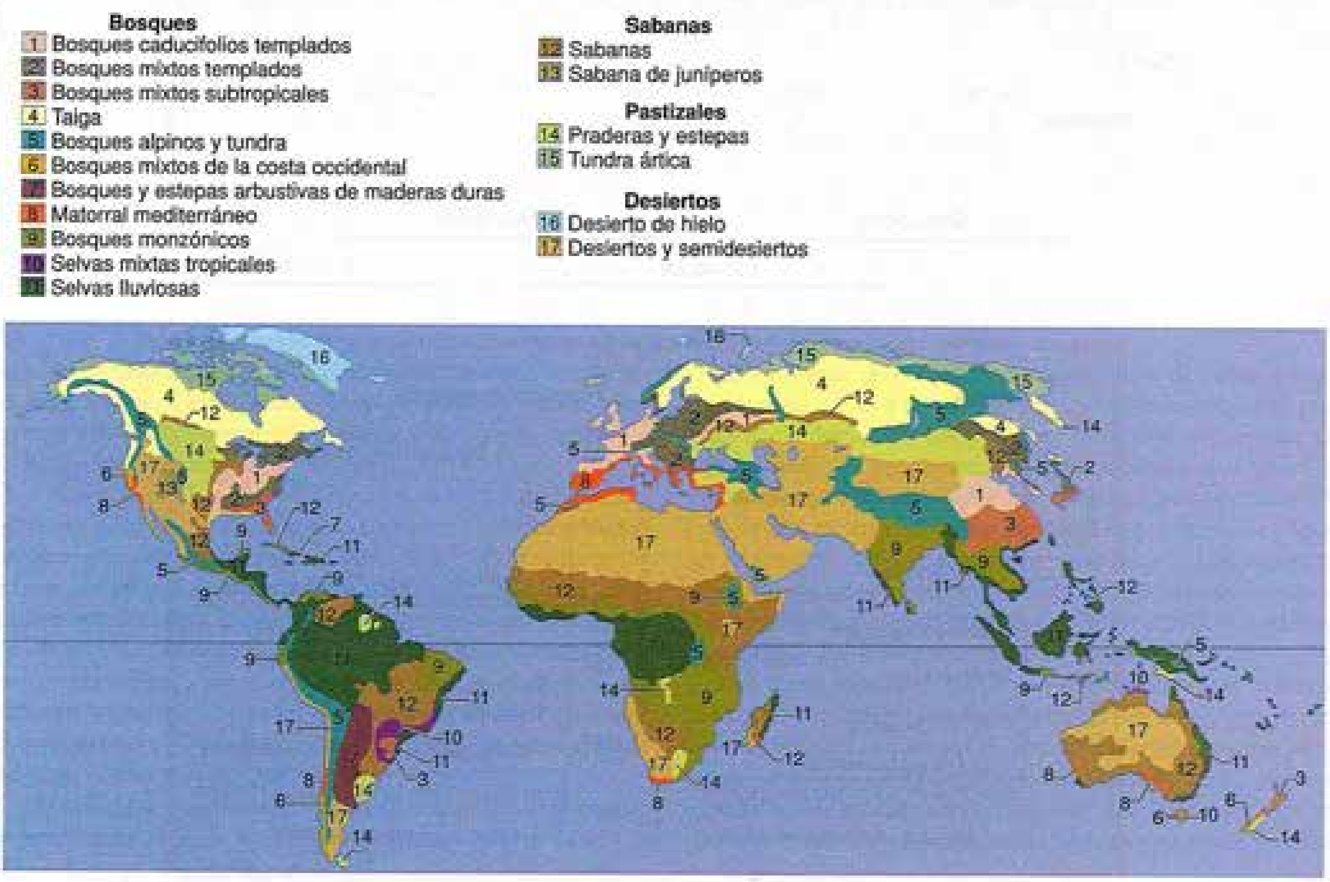


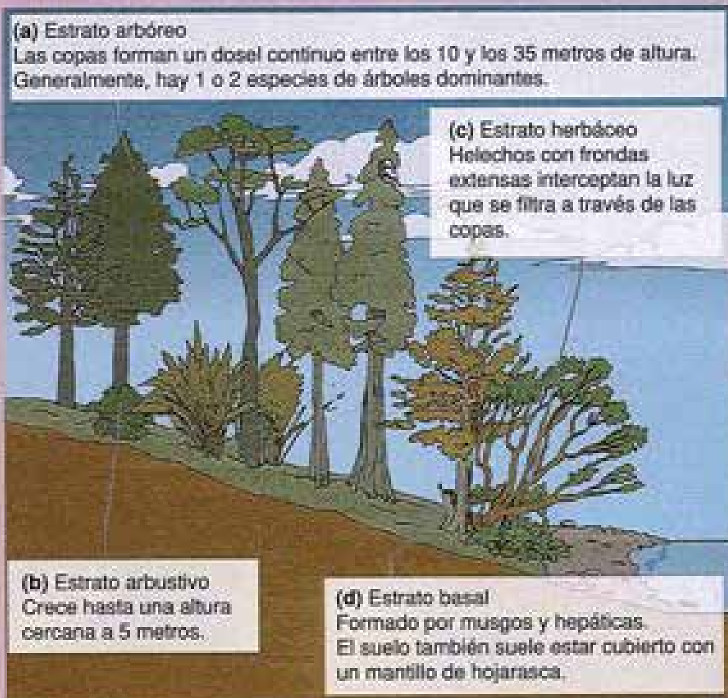
Fig. 50-4. BIOMAS Y TIPOS DE VEGETACIÓN DEL MUNDO. *Debido a la cobertura global de estos mapas, la escala utilizada es relativamente pequeña y la información proporcionada constituye una aproximación general. Los distintos biomas no siempre son uniformes y todos incluyen variaciones considerables de vegetación. Los límites frecuentemente son difusos y en muchos casos se observan anchas zonas de transición entre un tipo de vegetación y otra.*

El concepto de bioma enfatiza un hecho importante: donde el clima es el mismo, las poblaciones de organismos también son muy similares, aunque no estén relacionadas genéticamente y sean evolutivamente distantes.

Un bioma es una clase o una categoría que agrupa a todas las comunidades que presentan una estructura y organización semejante. Aunque en ningún caso dos comunidades diferentes están integradas exactamente por el mismo conjunto de especies, es posible agruparlas

Recuadro 50-2

Estratos del bosque



Estratos del bosque.
En los bosques caducifolios hay hasta cuatro estratos.

en categorías basadas en la forma vegetal dominante, que imprime a la comunidad sus principales rasgos distintivos. Cuando nos referimos al bioma de la "selva tropical", no se hace mención a una zona geográfica determinada sino a un conjunto de componentes bióticos y abióticos y de procesos, que ocurren en todas las selvas tropicales del planeta. Como ocurre con la mayoría de las abstracciones, se omiten detalles. Por ejemplo, los límites netos son adecuados para ser representados en un mapa a escala de todo el globo pero no son tan definidos en una escala de mayor detalle. Cabe aclarar que los mapas que representan la heterogeneidad regional o continental de las formaciones biológicas se basan en características estructurales y funcionales de las comunidades potenciales y no en atributos de la vegetación actual, que puede estar muy modificada por los usos humanos. Éste es el caso de los pastizales o bosques, cuya superficie disminuye constantemente por el desarrollo de la actividad agropecuaria.

Dentro de cada bioma pueden reconocerse distintos tipos de vegetación de acuerdo con la presencia, la dominancia o la abundancia de determinadas formas de vida (árboles, pastos, lianas, arbustos). De esta forma, la predominancia de árboles caracteriza al bioma bosque, pero hay numerosos tipos de bosques. A su vez, si el bosque además presenta diversos estratos (pisos) de árboles, lianas y epifitas, se denomina selva.

A continuación se caracterizan sólo los tipos de vegetación o formaciones que abarcan mayor extensión geográfica o que tienen mayor representatividad en los diferentes continentes.

Bosques y selvas

Dentro de este tipo de bioma pueden identificarse seis formaciones vegetales principales: pluviselvas tropicales, bosques monzónicos, bosque subtropical perenne, bosque deciduo templado, bosque de coníferas y bosque esclerófilo. Describiremos algunos ejemplos representativos.

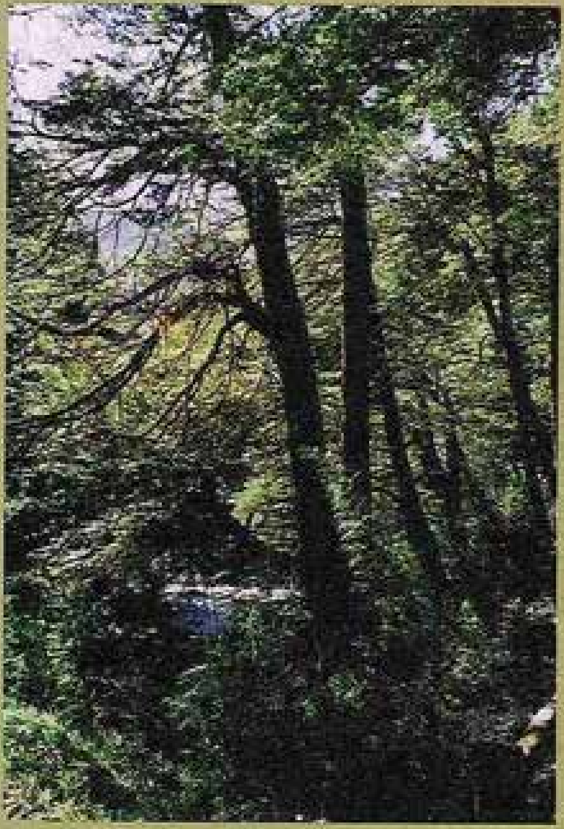
- *Bosque deciduo templado*

Los bosques deciduos templados tienen su mayor expresión en el hemisferio norte donde cubrieron, en una época previa a su creciente explotación intensiva durante los últimos dos siglos, casi toda la parte oriental de América del Norte, así como la mayor parte de Europa y Japón. En el hemisferio sur sólo se encuentran en una pequeña porción de Australia y en América del Sur se restringen a los faldeos de los Andes australes. Debido a que las latitudes medias en el hemisferio norte fueron históricamente epicentro de un intenso desarrollo poblacional y actividad económica, en la actualidad sólo quedan manchones aislados del bosque original.

Los bosques pueden presentar hasta cuatro estratos (recuadro 50-2, *Estratos del bosque*). Los árboles dominantes varían de una

Bosque templado

(a)



(b)



(c)

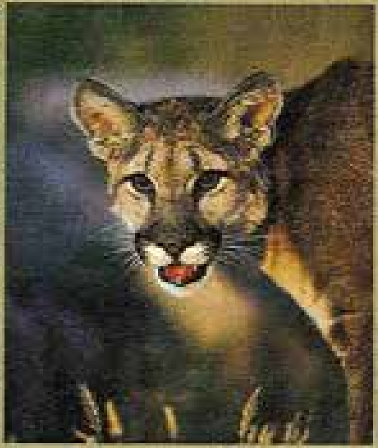


Fig. 50-5. BOSQUE TEMPLADO. ***(a)*** *Bosque subantártico de hayas australes (especies de Nothofagus), ubicado en los faldeos de los Andes patagónicos. En los bosques de América del Sur predominan ciervos autóctonos, ardillas, zorrigüeyas, zorros, pumas y aves carroñeras. En la fotografía pueden observarse* ***(b)*** *un cauquén (especie de Chloephaga) y* ***(c)*** *un puma (Felis concolor).*

región a otra y tienen asociada una abundante vida animal (fig. 50-5). En los Andes australes de América del Sur se suceden varias especies del género *Nothofagus* (lengas, ñires y coihues) que dominan o se encuentran asociadas con coníferas. Estos bosques se desarrollan en áreas con una fuerte estacionalidad térmica e hídrica. Son caducifolios y se considera que la caída de las hojas resultó una ventaja desde el punto de vista evolutivo, ya que minimiza la pérdida de agua durante la estación desfavorable. Pero la pérdida de las hojas también involucra un costo, tanto en términos de energía como de nutrientes. Para que los beneficios del ahorro de agua producidos por la defoliación excedan los costos de la pérdida de energía y de los nutrientes, los árboles caducifolios deben tener una estación de crecimiento de por lo menos cuatro meses sustentada por una cantidad de lluvias adecuada.

Los suelos tienen una capa superior rica en materia orgánica, el mantillo, compuesta principalmente de hojas y otras partes vegetales en descomposición, con una vida muy activa. En estos suelos son muy importantes los procesos de humificación (véase cap. 49, Los saprófagos) que proporcionan una gran fertilidad al suelo. Las raíces de las plantas penetran hasta grandes profundidades y también añaden materia orgánica cuando mueren. Los artrópodos carnívoros llevan fragmentos de sus presas a profundidades considerables en el suelo. Las miríadas de canales que dejan las raíces muertas, los hongos, las lombrices de tierra y otros pequeños animales que habitan el bosque convierten el suelo en una esponja que retiene el agua y los nutrientes. Las tierras donde existieron bosques caducifolios suelen ser buenas para la agricultura; por esa razón, muchos de estos bosques sólo se conservan donde el relieve impide el uso agrícola.

- *Bosques de coníferas*

La mayoría de las coníferas son plantas siempre verdes con hojas pequeñas y compactas protegidas de la pérdida de agua por una gruesa cutícula. Los bosques de coníferas incluyen el bosque boreal de abetos rojos, también conocido como taiga, los bosques alpinos, los bosques mixtos de la costa oeste que se encuentran a lo largo de zonas litorales de Chile y California y los bosques de *Araucaria* de la Argentina, Chile y Nueva Zelanda.

El bosque boreal está asociado con el clima subártico y frío continental presente en América del Norte y en Eurasia, dentro de límites relacionados con una buena disponibilidad de agua. Los suelos típicos de estas regiones –*spodosoles*– son ácidos y presentan una cubierta de materia orgánica con poco grado de descomposición debido a las bajas temperaturas.

Bosque de coníferas

(a)



(b)



(c)



Fig. 50-6. BOSQUE DE CONÍFERAS. (a) *Bosque de pehuenes,* Araucaria araucana, *ubicado en la provincia de Neuquén, Argentina. Los principales animales grandes del bosque de coníferas de América del Norte son el alce, el antílope americano, el ciervo de cola negra, los osos negros, los osos pardos y los osos grises. En los bosques del hemisferio sur los mamíferos presentes son más pequeños. Por ejemplo pueden encontrarse:* **(b)** *una liebre patagónica o mara* (Dolichotis australis) *y* **(c)** *un pudú* (Pudu pudu), *el cérvido más pequeño que se conoce.*

En el hemisferio sur, el bosque de *Araucaria araucana* se desarrolla en áreas de veranos secos y precipitación concentrada en invierno en forma de nieve, que puede llegar a los 4.000 mm anuales. Esta especie puede vivir hasta 1.000 años y alcanzar alturas de 50 metros (fig. 50-6). En 1976, en Chile, este bosque fue declarado Monumento Natural por lo que se prohibió su tala. Además, se encuentra en la lista internacional de regiones que contienen diversas especies de fauna y flora amenazadas por la extinción. En la actualidad sólo se permite el aprovechamiento de los árboles muertos de *Araucaria.*

• *Bosque esclerófilo o matorral mediterráneo*

Las regiones con inviernos suaves y lluviosos y con veranos largos y secos están dominadas por árboles pequeños o, con más frecuencia, por arbustos espinosos de hojas anchas, gruesas y persistentes (fig. 50-7). Las precipitaciones suelen ser de 250 a 500 milímetros anuales, repartidas en forma irregular, con grandes variaciones. En verano se produce un fuerte déficit hídrico. El invierno, en cambio, es la estación de crecimiento. La vegetación, conocida como matorral mediterráneo, ha recibido una variedad de nombres locales. En las regiones del mediterráneo corresponde al *matorral (maquis o garriga).* En Chile también recibe el nombre de matorral. En los Estados Unidos se conoce como *chaparral* (el nombre proviene de chaparro, la palabra indígena utilizada para el roble chaparro). Aunque las plantas de estas diversas áreas no están relacionadas filogenéticamente, se asemejan unas a otras en su forma de crecimiento y en su aspecto característico y representan un caso de convergencia evolutiva.

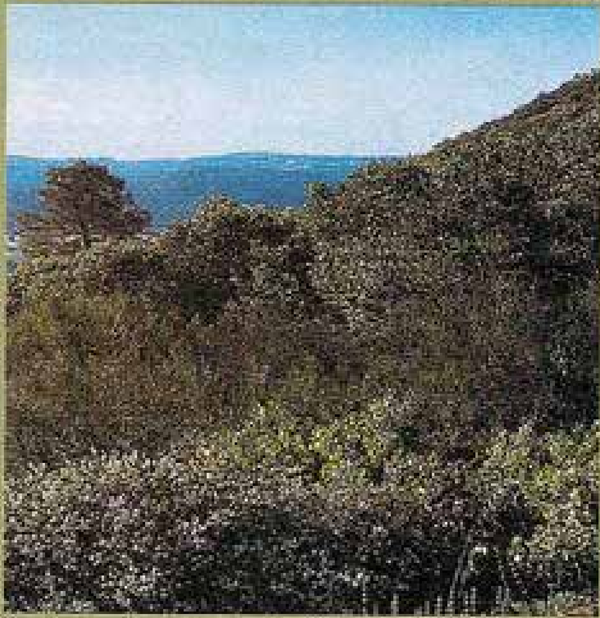
El suelo es un factor condicionante de la presencia de las especies vegetales del matorral. Así, en los suelos inestables, como es el caso de las dunas móviles, únicamente pueden sobrevivir plantas cuya plasticidad adaptativa les permita experimentar una rápida respuesta frente a las variaciones del medio. En otros casos, donde se registran altos contenidos en sales, sólo pueden vivir especies con adaptaciones muy específicas. Algunos matorrales, como el matorral mediterráneo, se establecieron como consecuencia de una acción destructora del bosque, ya sea como resultado de la actividad humana o debido a un proceso natural.

• *Selvas tropicales*

En la zona ecuatorial se encuentran la mayoría de las selvas tropicales del mundo (fig. 50-8). Junto con los arrecifes de coral, son las comunidades más complejas y más ricas en especies que existen, de modo que entre ambas reúnen una elevada proporción de la biodi-

El matorral

(a)



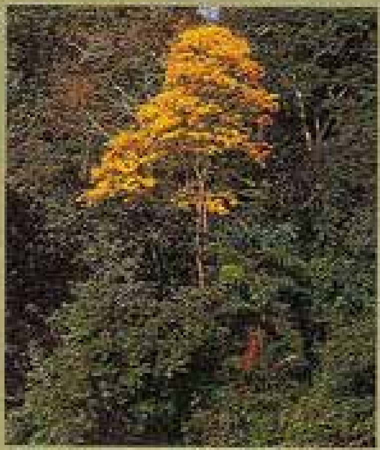
(b)



Fig. 50-7. EL MATORRAL. (a) *El matorral mediterráneo, o chaparral, de América del Norte.* **(b)** *Un cacomixtl norteamericano o gato de cola anillada, habitante común del chaparral.*

Selva lluviosa tropical

(a)



(b)

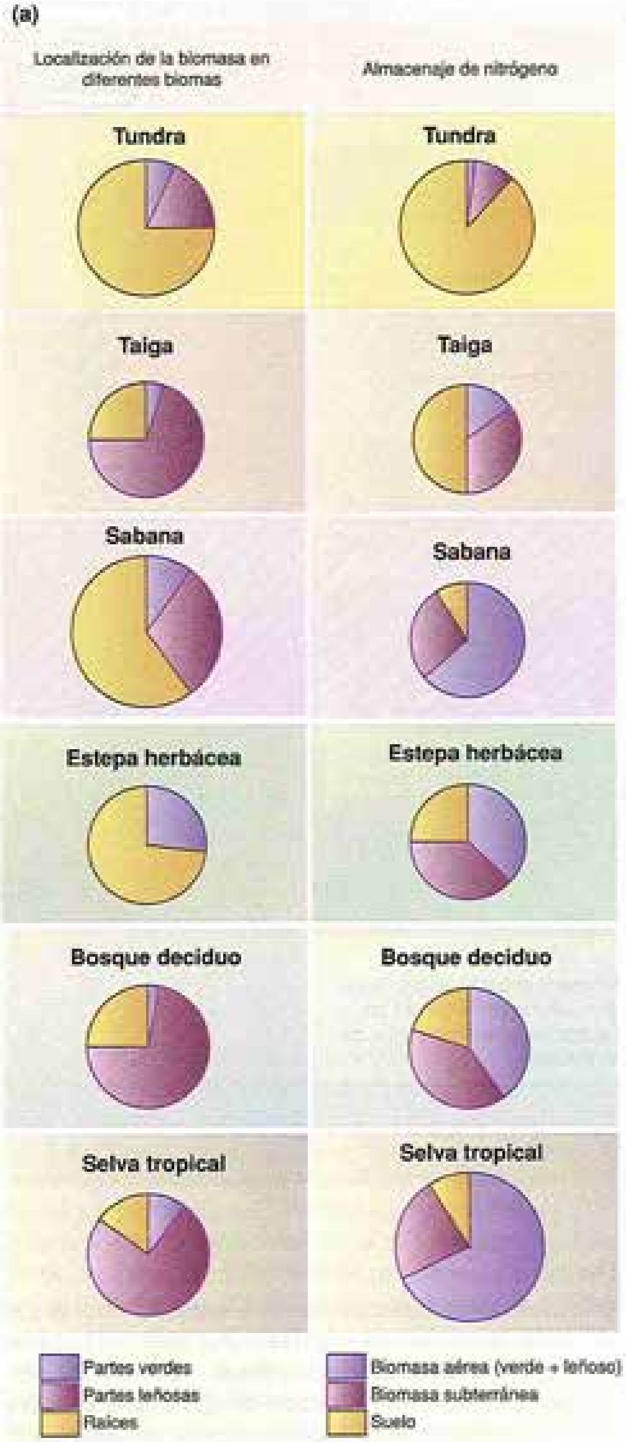


(c)



Fig. 50-8. SELVA LLUVIOSA TROPICAL. (a) *Selva lluviosa tropical de Guatemala. En la selva lluviosa tropical vive una enorme variedad de animales.* **(b)** *Una mariposa* [illegible]*, fotografiada en el Ecuador.* **(c)** *Monos ardilla (especie de Saimiri) en la bóveda de la selva amazónica.*

versidad planetaria. Debido a las intensas lluvias y altas temperaturas, la materia orgánica que cae al suelo rápidamente es mineralizada (no se forma humus). En este tipo de ambientes se han establecido mecanismos adaptativos que favorecen en las plantas la captura rápida de nutrientes que de otra manera se perderían debido al lavado provocado por las lluvias y a la baja capacidad del sustrato para retenerlos (fig. 50-9). Casi no hay acumulación de mantillo u hojarasca como el que encontramos en los bosques templados y los suelos predominantes, son los denominados *ultisoles* u *oxisoles*, estos últimos con un color rojizo característico dado por la presencia de óxidos de hierro y aluminio. Es posible que debido a la intensa competencia que se establece por la luz, los individuos que crezcan con mayor rapidez y almacenen con más efi-



(b)

Localizacion de la biomasa	Tundra	Taiga	Bosque deciduo	Estepa herbácea	Sabana	Selva tropical
Partes verdes	7	5	3	27	10	10
Partes leñosas	18	70	72	0	30	75
Raíces	75	25	25	73	60	15
Nitrógeno en los tejidos	**Tundra**	**Taiga**	**Bosque deciduo**	**Estepa herbácea**	**Sabana**	**Selva tropical**
Biomasa aérea (verde + leñoso)	2	15	40	37	70	75
Biomasa subterránea	10	35	40	38	30	25
Suelo	88	50	20	25	10	10

Fig. 50-9. LOCALIZACIÓN DE BIOMASA Y NUTRIENTES EN LOS BIOMAS. ***(a)*** *En diferentes compartimientos en los biomas.* ***(b)*** *Almacenaje de nitrógeno en diferentes compartimientos. La cantidad de cenizas de elementos (nutrientes) y nitrógeno es proporcional a la cantidad de biomasa total de las comunidades. Por lo tanto, la cantidad de elementos (kg · ha⁻¹) es mayor en la selva tropical y le siguen los bosques subtropicales y templados. Aproximadamente la mitad de esta cantidad está contenida en las estructuras perennes sobre el suelo (leñosos), en tanto que en los desiertos y estepas la mayor parte de los nutrientes se encuentran en las raíces.*

Galería de imágenes

ciencia estos nutrientes resulten favorecidos por la selección natural. Cuando se tala la selva y se introducen cultivos de vegetales foráneos, al cabo de muy poco tiempo se obtiene sólo un suelo infértil, ya que en estas particulares condiciones ambientales los cultivos son incapaces de actuar con la misma eficiencia que la vegetación nativa.

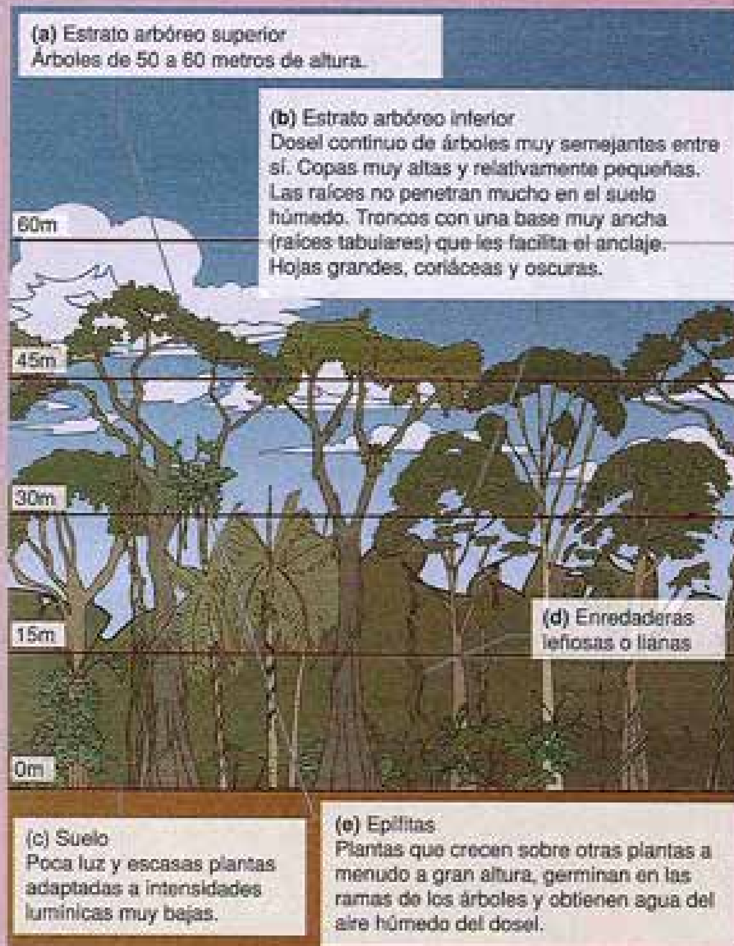
Las selvas son bosques siempre verdes, en los que abundan las especies de hojas anchas y de más de 30 metros de altura. Presentan diversos estratos ricos en lianas, epífitas herbáceas y leñosas (recuadro 50-3, *Estratos de la selva*). La competencia crítica entre las plantas de la selva tropical es por la luz. Alrededor del 70% de todas las especies vegetales son árboles. Casi toda la vida animal, con predominancia de insectos, se concentra en este estrato, debido a lo cual para su estudio se hace necesario armar un complejo andamiaje y redes en altura. Al contrario de lo que se suele imaginar, la selva ecuatorial es transitable para humanos y animales grandes, debido a que la oscuridad provocada por la sombra de los estratos superiores no permite el crecimiento de vegetación densa cerca del suelo.

La selva lluviosa tropical es un bosque higrófilo con un umbral mínimo de 10 cm de lluvia mensual, una temperatura media anual de 24 °C y ausencia total de heladas. El caudal de lluvia anual oscila entre 200 y 400 cm y un mes con menos de 10 cm de lluvia se considera relativamente seco.

El producto de mayor valor económico que se extrae de las selvas es la madera. Pero no es el único: también se utilizan frutos, caucho, rattan (una fibra flexible), resinas y productos medicinales. Este último rubro se ha revalorizado en los últimos años y los grandes laboratorios farmacéuticos financian expediciones para la búsqueda e identificación de productos vegetales y animales usados en las medicinas tradicionales de las poblaciones selváticas, con el objeto de patentar las especies o sus genes y, así, privatizan un patrimonio biológico y cultural que hasta entonces ha sido social y colectivo. Más importantes que los productos que brindan son los servicios que prestan las selvas en la regulación climática regional, en la preservación de los suelos, en la regulación de

Recuadro 50-3

Estratos de la selva



Estratos de la selva.
En las selvas, típicamente se distinguen cinco estratos.

torrentes, en la conservación de un incomparable e invalorable acervo de información genética y en el mantenimiento de la composición química de la atmósfera.

Las sabanas

Las sabanas son praderas cubiertas de gramíneas con árboles o manchones de árboles dispersos. Las gramíneas constituyen un amplio grupo de plantas –que incluyen a la mayoría de los pastos–, que ocupan alrededor del 20% de la superficie de la cobertura vegetal de la Tierra. La transición de bosque abierto –bajo cuyos árboles crecen gramíneas– a la sabana es gradual y está determinada por la duración y la intensidad de la estación seca. A menudo, esta transición se establece como resultado de incendios o del pastoreo y el ramoneo de los animales. Este bioma se asocia con climas tropicales fuertemente estacionales de África y América del Sur, con un acentuado déficit hídrico que impide el desarrollo de un bosque.

En la sabana, la competencia crítica es por el agua, en la cual las gramíneas resultan favorecidas. Estas plantas son muy aptas para prosperar en ambientes con lluvias estacionales, ya que sus raíces forman una densa red capaz de extraer la máxima cantidad de agua durante el período húmedo. En las estaciones secas, las partes aéreas de las matas mueren pero las raíces profundas sobreviven por largos períodos, de varios meses de sequía. El equilibrio entre las plantas leñosas y las gramíneas es delicado. Si las lluvias disminuyen, los árboles mueren. Si las lluvias aumentan, la cantidad de árboles aumenta y entonces éstos sombrean a las gramíneas, que tienden a disminuir. Si hay un pastoreo excesivo de gramíneas, queda un excedente de agua en el suelo que incrementa el número de plantas leñosas y la pradera habitualmente desaparece. Este último proceso suele acelerarse cuando hay ganado que forrajea vainas con semillas de leguminosas leñosas –por ejemplo, del género *Prosopis*– que ven facilitada su germinación luego de pasar por la acción de enzimas en el tracto digestivo de los animales y son defecadas.

Sabana

(a)



(b)



(c)



Fig. 50-10. SABANA. (a) *Los Llanos de Venezuela.* **(b)** *Entre las aves características se encuentra la chenchena (Opisthocomus hoatzin).* **(c)** *Los chigüires (Hydrochaeris hydrochaeris) son enormes roedores que viven en manadas de varios cientos de individuos.*

Los suelos de las sabanas incluyen diferentes composiciones, pero en general tienen un horizonte rico en humus cuyo espesor depende de la intensidad de la estación seca.

Las sabanas mejor conocidas son las de África, habitadas por el grupo de grandes herbívoros más abundante y diverso del mundo, que incluye a la gacela, el impala, el antílope alce o elan, el búfalo, la jirafa, la cebra y el ñu. En América del Sur, el ejemplo clásico es el área de campo cerrado en el interior de Brasil, con árboles perennes de hojas anchas y raíces profundas que les permiten alcanzar niveles de agua subterránea profunda, no disponibles para los pastos durante la estación seca. Los Llanos de Venezuela, en cambio, tienen sabanas de pajonales con manchones de plantas leñosas que forman microclimas húmedos bajo sus copas y se caracterizan por tener inundaciones periódicas (fig. 50-10).

Los pastizales: praderas y estepas

Dentro de los pastizales pueden distinguirse las praderas y las estepas graminosas. Ambas se caracterizan por la dominancia de pastos. En las praderas, el crecimiento está limitado por restricciones térmicas (una estación fría marcada) y por un régimen de lluvias estacional, que por lo general se caracteriza por un aumento en las precipitaciones durante la estación fría. Por su parte, las estepas registran fuertes limitaciones para el crecimiento de las especies vegetales debido al frío y al pronunciado déficit hídrico que ocurre durante una estación seca.

En las praderas, los pastos –en general gramíneas– son altos y están acompañados por especies herbáceas anuales latifoliadas (de hoja ancha). Los árboles están ausentes por completo. Los pastos suelen florecer en primavera o inicios del verano, en tanto que las plantas anuales lo hacen hacia fines de esta estación. Las praderas se asocian con climas templados continentales subhúmedos y subtropicales húmedos. En el hemisferio sur, la mayor superficie continua correspondiente a una pradera se encuentra en la región pampeana, en el centro-este de la Argentina (fig. 50-11). En las estepas, a diferencia de las praderas, los pastos son cortos y suelen estar distribuidos en matas que dan lugar a que una buena proporción del suelo (20%) permanezca desnudo, es decir, sin cobertura vegetal. En esta formación vegetal es frecuente la presencia de árboles bajos y arbustos dispersos. Las estepas se asocian con climas semiáridos de latitudes medias (fig. 50-12).

Desde el punto de vista de un gradiente ambiental, si las condiciones de sequía se intensifican, las estepas son reemplazadas por ambientes de semidesierto y si, por el contrario, las precipitaciones se incrementan, son desplazadas por la pradera. La sensibilidad ambiental de estos biomas determina que el movimiento de sus límites a lo largo del gradiente mencionado constituya un indicador de oscilaciones o cambios climáticos a escala global. Los pastizales en general presentan un desarrollo óptimo de suelos, que en geneal pertenecen al grupo de los *molisoles*, cuyo horizonte superficial orgánico es de color negro o castaño oscuro debido al alto contenido de humus y puede alcanzar

Praderas

(a)



(b)



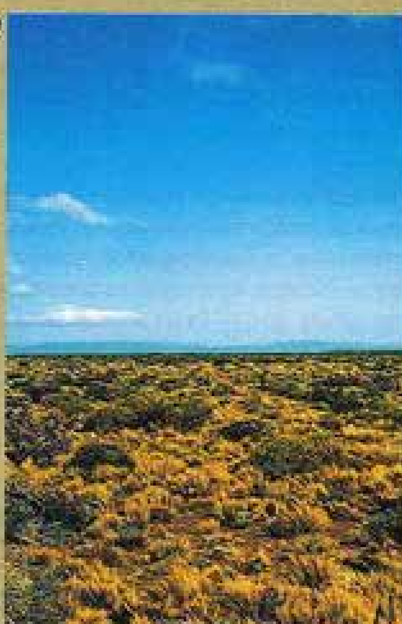
(c)



Fig. 50-11. PRADERAS DE AMBIENTES TEMPLADOS. ***(a)*** *Pradera pampeana. Aquí la fauna se caracteriza por la ausencia de grandes herbívoros autóctonos. En cambio, son comunes los quirquinchos, los tuco-tucos, las vizcachas, las garzas blancas,* ***(b)*** *insectos como el mamboretá (especie de Mantis) y* ***(c)*** *aves como el tero (especie de Vanellus).*

Estepas

(a)



(b)



(c)



Fig. 50-12. ESTEPAS DE AMBIENTES FRÍOS. ***(a)*** *Arbustos en cojín de 50-80 cm de altura, predominantes en la estepa patagónica templada-fría. La fauna original de este bioma es de guanacos (Lama guanicoe), choiques (Pterocnemia pennata, un ave corredora afín al avestruz) y zorros grises y colorados, bien adaptados a esas duras condiciones,* ***(b)*** *zorro colorado (Pseudalopex culpaeus) habitante de la estepa patagónica y* ***(c)*** *vicuñas (Vicugna vicugna), camélidos silvestres de alta montaña, característicos de tierras altas y frías de Los Andes del norte y centro de Argentina. Sus poblaciones se recuperaron gracias a intensas campañas de conservación. Se está implementando un sistema de esquila periódica para hacer un uso sustentable de la especie. Su lana es la fibra animal más fina que existe (aún más que la seda).*

Tundra

(a)



(b)



(c)



Fig. 50-13. TUNDRA DE AMÉRICA DEL NORTE. ***(a)*** *Los animales de mayor tamaño de la tundra ártica son el buey almizclero, el caribú de América del Norte y el reno europeo. Los lemings (pequeños roedores de cola corta) y la perdiz de las nieves son los herbívoros de la tundra. El zorro blanco y el búho nival del Ártico son los depredadores principales, que se alimentan fundamentalmente de lemings.* ***(b)*** *En la fotografía puede observarse la golondrina ártica (Sterna paradisaea) que pasa el invierno en la Antártida siguiendo rutas de emigración de 15.000 a 18.000 km. Tres meses después de la eclosión, la prole está lista para emigrar.* ***(c)*** *Una zorra ártica que desde la tundra se ha aventurado hacia los témpanos, sobre los cuales los osos polares pasan el invierno.*

hasta 60 cm de espesor. La materia orgánica humificada confiere a estos suelos porosidad y una estructura que evita la compactación, lo cual favorece el crecimiento de las raíces y un buen intercambio de nutrientes. Estos factores, junto con un particular régimen de lluvias, determinan que se cuenten entre los suelos más fértiles del mundo. A su vez, los pastizales han constituido en su mayoría el hábitat natural de numerosos herbívoros, como el búfalo en las planicies de América del Norte o los caballos en Eurasia, entre otros.

La fisonomía vegetal de esta formación y la palatabilidad, es decir, el buen sabor de las plantas, junto con las características de los suelos han hecho de los pastizales áreas históricamente sometidas a uso ganadero y, en época más reciente, a la agricultura en forma intensiva. De hecho, en la actualidad este bioma está fuertemente transformado por la actividad económica, de forma tal que los pastizales nativos suelen encontrarse en áreas marginales o relictuales. Si bien no se produce un cambio notorio de fisonomía, como en el caso de los bosques, cambia la composición de especies, con un importante aporte de especies exóticas en el elenco. El intenso desarrollo agrícola, en muchos casos, no ha ido acompañado por criterios adecuados en relación con el uso de los recursos, con el resultado de numerosos problemas de pérdida de fertilidad y contaminación por agroquímicos. Incluso se ha llegado a situaciones de deterioro que involucran el agotamiento de los suelos y el avance de la desertificación.

La tundra

Donde el clima es demasiado frío y los inviernos demasiado prolongados, los bosques de coníferas en el hemisferio norte ceden paso gradualmente a la *tundra*. La vegetación de este bioma está dominada por plantas herbáceas pequeñas, representadas por pastos y juncos debajo de los cuales hay una alfombra de musgos y líquenes. Eventualmente aparecen arbustos y árboles de muy escaso porte como el sauce enano. En estas áreas el suelo permanece congelado a excepción de un breve período en verano en el que se produce el descongelamiento de una delgada capa superficial. Por debajo de esta capa, el suelo continúa congelado a veces hasta muchos centímetros de profundidad (80 cm) y recibe el nombre de *permafrost*. El agua de deshielo no puede penetrar en el suelo congelado y, en consecuencia, grandes superficies permanecen anegadas en verano. A su vez, la baja actividad de los descomponedores hace que la materia orgánica parcialmente descompuesta se acumule y forme una capa superficial de pocos centímetros. Salvo excepciones, la existencia de una porción permanentemente congelada impide que el suelo alcance un buen desarrollo en profundidad.

El proceso de congelación y descongelación que rasga y aplasta las raíces mantiene a las plantas con un tamaño pequeño y raquíticas. Los vientos desecantes y abrasivos del invierno, con su carga de nieve, reducen aún más el crecimiento de las plantas (fig. 50-13). Las plantas de la tundra, entonces, cumplen su ciclo de vida durante el corto verano al mismo tiempo que bandadas de patos, gansos y otras aves migradoras anidan allí y crían sus pichones antes de que el invierno las obligue a migrar hacia el sur, al igual que los caribúes, mamíferos similares a los renos característicos de la tundra canadiense. La tundra es, además, la tierra de los osos polares, los lobos y los zorros azules. Una vegetación similar se encuentra por encima del límite de árboles en la alta montaña, pero en condiciones de mayor sequedad.

Desiertos y semidesiertos

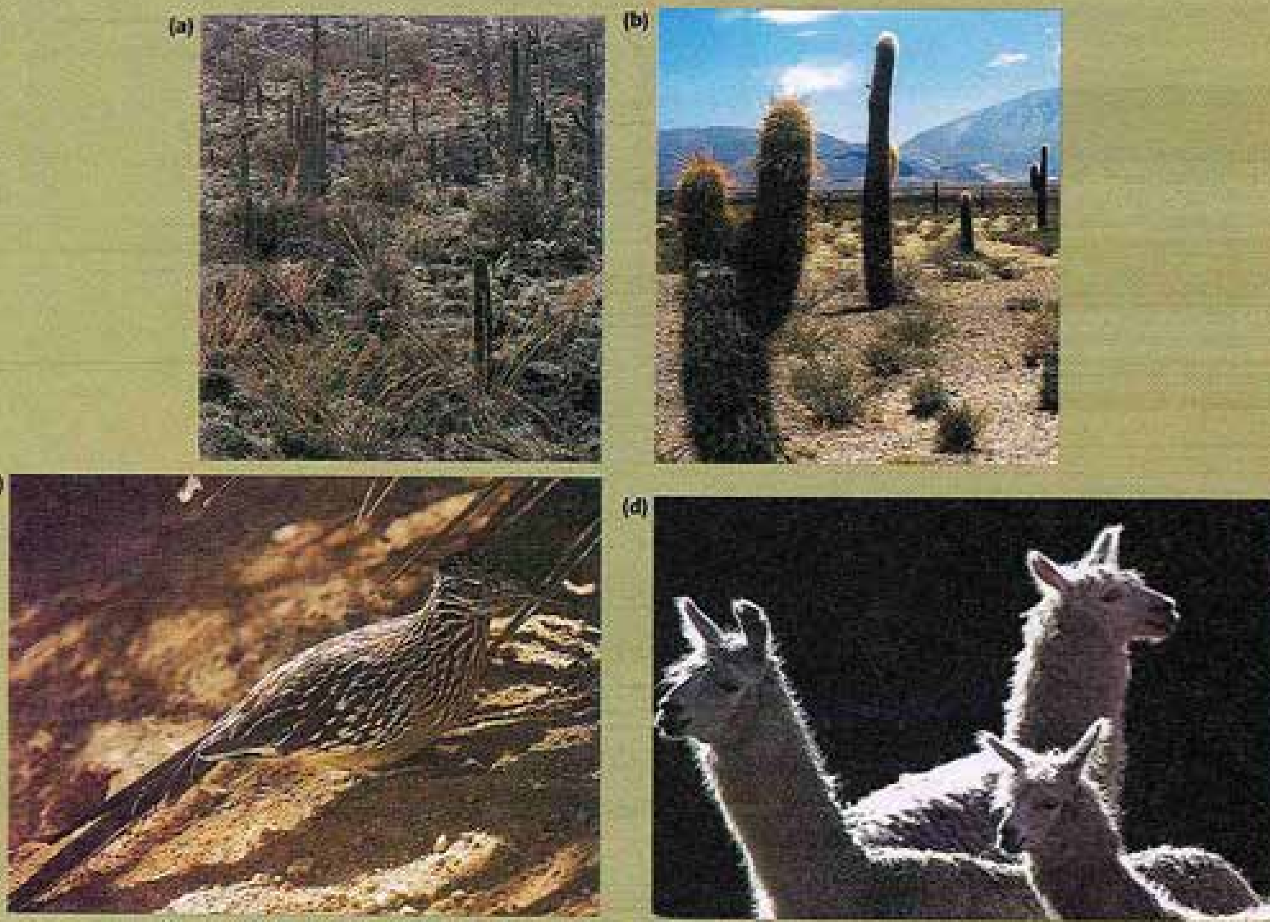


Fig. 50-14. DESIERTOS Y SEMIDESIERTOS. ***(a)*** *El desierto de Sonora se extiende desde el sur de California al oeste de Arizona y se introduce en México.* ***(b)*** *Otro desierto de cactus en el noroeste de la Argentina comparte la presencia de varios géneros con el desierto de Sonora.* ***(c)*** *Un correcaminos (Geococcyx californicus) descansando en el momento más caluroso del día.* ***(d)*** *Llamas (especie de Lama), en el noroeste argentino.*

Desiertos y semidesiertos

Cerca del 30% de la superficie de los continentes corresponde a áreas con un déficit pronunciado de agua, lo cual determina su aridez. Estas regiones, que incluyen a los desiertos y a los semidesiertos (fig. 50-14), representan un porcentaje mayor que cualquier otro grupo climático. Ambos comparten muchas características y la diferencia fundamental radica en el grado de escasez de agua. En los desiertos, la precipitación anual es de menos de 250 mm, en tanto que en el semidesierto las precipitaciones se encuentran entre los 250 mm y los 400 mm anuales. Dado que el aire contiene poco vapor de agua –factor responsable de moderar la temperatura–, estos ambientes se caracterizan por presentar una gran amplitud térmica diaria. Al caer el día, la temperatura puede descender hasta 30 °C respecto de las temperaturas diurnas y provocar noches sumamente frías, en contraste con las zonas tropicales húmedas, donde las temperaturas diurna y nocturna varían apenas unos pocos grados.

Sin embargo, en términos de balance anual de temperatura, las zonas áridas pueden ser tanto cálidas como frías. El desierto del Sahara, en el norte de África es el más grande del mundo y el más caluroso; el de Gobi en Asia central, en cambio, es el más frío.

Una proporción importante de las zonas áridas se encuentra en las latitudes bajas, próximas a los trópicos de Cáncer y de Capricornio. En el hemisferio norte, las zonas áridas abarcan un continuo desde el norte de África pasando por el sureste asiático hasta el norte de India y una pequeña porción al norte de México y sur de los Estados Unidos. En el hemisferio sur incluyen casi el 40% del territorio de Oceanía y una porción limitada de Chile y Perú, en Sudamérica. Esto se debe a que, a escala global, en las regiones próximas a los 30° de latitud norte y sur, se localizan los llamados cinturones de alta presión subtropicales (anticiclones), emisores de vientos. En otros casos, la presencia de desiertos y semidesiertos en latitudes medias se relaciona con la existencia de accidentes orográficos, como cadenas montañosas. En estos casos, la fal-

ta de humedad se debe a que la presencia de elevaciones aísla a estas zonas de la influencia de masas de aire marítimo cargadas de humedad. Éste es el caso del Himalaya en relación con el desierto de Gobi.

El déficit de agua hace que los desiertos y los semidesiertos se caractericen por su baja cobertura vegetal. El límite entre la estepa y el semidesierto en este sentido puede ser sutil, ya que en la estepa herbácea, a medida que las condiciones de aridez se hacen más extremas, aumenta la proporción de suelo desnudo.

Desde el punto de vista de su biodiversidad, sin embargo, estas regiones son sumamente ricas. Las plantas y los animales poseen una batería de adaptaciones morfológicas, funcionales o fisiológicas sumamente eficientes para sobrellevar las consecuencias de la escasez de agua. Muchas plantas de desierto son anuales y pasan rápidamente de semilla a flor y nuevamente a semilla cuando disponen de agua. Las semillas suelen tener una latencia prolongada y germinar sólo después de alguna lluvia torrencial. Durante las breves estaciones de crecimiento, el desierto puede estar tapizado de flores. Muchas de las plantas perennes son suculentas (adaptadas al almacenamiento de agua), algunas pierden sus hojas en las estaciones secas; en tanto que otras tienen hojas pequeñas, con una cubierta coriácea dura y brillante que aumenta el albedo –la capacidad de reflejar la luz– de la hoja y otras, como los cactus, tienen hojas modificadas en forma de espinas duras y secas. Estas adaptaciones, por una parte, permiten conservar con mayor eficiencia el agua, ya que disminuyen la superficie de transpiración y al mismo tiempo afectan su palatabilidad, lo cual limita la depredación por parte de los herbívoros. Son comunes las plantas que realizan fotosíntesis C_4 y CAM (véase cap. 6, Las plantas C_4: la vía de los cuatro carbonos; Las plantas CAM) y ambos tipos hacen un uso conservador del agua; también son muy extensos los sistemas de raíces que captan o almacenan grandes cantidades de agua durante los breves períodos en que ésta se encuentra disponible.

Los animales que viven en el desierto también presentan adaptaciones que les permiten sobrevivir en este clima extremo. Por ejemplo, los reptiles y los insectos tienen cubiertas externas impermeables y sus excreciones son secas. Muchos mamíferos del desierto son pequeños y nocturnos, con frecuencia viven en cuevas y la poca agua que necesitan la obtienen del alimento vegetal.

Los suelos de desierto están muy poco desarrollados por la falta de agua, que limita tanto la producción como la descomposición de biomasa. Sólo presentan una pequeña cantidad de materia orgánica en una fina capa superficial. Sus características físicas y químicas están dadas por la calidad de la roca madre sobre la cual se desarrollan.

La vida en las aguas

Las comunidades que se desarrollan en ambientes acuáticos adquieren gran relevancia si se considera que los océanos y las aguas continentales cubren el 70% de la superficie terrestre. La vida comenzó en el agua y aún hoy, a pesar de que los seres vivos han conquistado desde hace tiempo la tierra firme, la mayor parte de la biosfera está integrada por comunidades acuáticas.

La noción de que la distribución de los biomas está definida en gran medida por el clima se aplica sólo al análisis de los patrones de distribución de la vida en el medio terrestre. Ello se debe a que, en los ambientes acuáticos, el papel modulador del agua hace que la influencia del clima sea menos determinante, de manera que los ecólogos usan otros criterios para caracterizarlos. En términos generales, los ambientes acuáticos pueden clasificarse en:

- *Ambientes de aguas continentales*, que incluyen las cuencas hidrográficas que se extienden en tierra firme, abarcan tanto las aguas superficiales (ríos, lagos, lagunas) como las aguas subterráneas.
- *Ambientes marinos*, que incluyen los océanos y los litorales.

Dentro de estas grandes categorías hay, por supuesto, una gran diversidad de hábitats, cada uno con su conjunto característico de organismos.

Ambientes de aguas continentales

Las aguas continentales abarcan las aguas de superficie y los acuíferos subterráneos que por lo general se alimentan de la infiltración de las precipitaciones. A su vez, las aguas superficiales pueden ser *aguas corrientes* como ríos, arroyos, canales y manantiales (llamadas **ambientes lóticos**), o *aguas quietas* (llamadas **ambientes lénticos**), como lagos, lagunas y cuerpos de agua artificiales (fig. 50-15). Los ambientes de aguas continentales se diferencian de los marinos por la composición química de sus aguas y por la mayor influencia que ejerce el medio terrestre sobre éstos.

Las aguas corrientes

Las aguas corrientes se alimentan fundamentalmente de precipitaciones que pueden caer en forma directa al cuerpo de agua o llegar por escurrimiento superficial. Cuando las cabeceras de los cursos de agua se encuentran en zonas de montaña, se alimentan por el proceso de fusión de la nieve o eventualmente por el hielo de glaciares. A menudo, también el agua subterránea, receptora del agua que se infiltra en los suelos, hace su aporte a los ríos y arroyos. Los cursos de agua constituyen redes con ramas que se denominan **sistemas de drenaje**. Se denomina **cuenca** al área de territorio que alimenta (por escurrimiento superficial o por deshielo) el sistema de drenaje (fig. 50-16). El tamaño de una cuenca puede ser muy variable, desde unos pocos hasta varios miles de kilómetros cuadrados. La cuenca del Plata, por ejemplo, tiene una superficie de 3.200.000 km^2 y es la segunda en magnitud en Sudamérica luego de la del Amazonas. Esta cuenca, a su vez, tiene un caudal de agua promedio en el Río de la Plata de 22.000 m^3/seg y transporta una carga sólida promedio (de sedimentos en suspensión) de 218.630 ton/día. Para cargar esta última cantidad en camiones, haría falta una fila continua de camiones de 750 km (distancia aproximada entre las ciudades argentinas de Buenos Aires y Córdoba) si cada camión tuviera diez metros de largo y transportara diez toneladas.

Cada tramo de una red de drenaje tiene características ecológicas particulares y, por lo tanto, proporciona condiciones de hábitat sumamente diferentes para la biota. Los cursos de agua que constituyen una red de drenaje tienen caudales de diferente orden (magnitud del caudal). Los cursos de orden menor consisten en arroyos o ríos pequeños, cuyo nivel de agua varía casi de inmediato con las precipitaciones locales. En las montañas, los cursos de agua corren a gran velocidad y suelen tener un gran poder erosivo que enriquece el agua con sedimentos minerales que son transportados con ella. Los cursos de agua de mayor orden tienen caudal mayor. En general, sus aguas tienen mayor temperatura y menor capacidad de erosión. Las variaciones en su caudal dependen más del aporte de agua de los cursos tributarios que de

(a)



(b)



(c)



***Fig. 50-15. LAS AGUAS. (a)** Un río de montaña. **(b)** Imagen satelital de un río de llanura. **(c)** Un lago.*

las lluvias locales. La vegetación circundante ejerce una influencia fundamental en las características de los ríos. Los ríos que corren por áreas con suelos alterados, o sin cobertura vegetal, contienen un residuo mineral mayor, cuya composición puede ser muy variable. Por su parte, las aguas que drenan zonas de bosque maduro o selva tienen una composición química mucho más constante y diluida.

Los cursos de agua tienen un desarrollo importante de plancton, pero éste nunca llega a formar poblaciones densas debido al constante fluir de las aguas. El sistema terrestre circundante aporta una gran cantidad de materia orgánica que se incorpora a las cadenas tróficas. Esta materia orgánica proviene de la hojarasca o de animales muertos, que son procesados por descomponedores. Existe una gran variedad de peces que aprovechan los ambientes disponibles en los diferentes tramos de los ríos. La vida de muchos peces transcurre en un único lugar, pero otros, como los salmones del Pacífico del género *Oncorhynchus*, pasan su vida adulta en el mar y suben a las cabeceras de los ríos para desovar y luego morir. En cambio, los sábalos (*Prochilodus lineatus*), los dorados (*Salminus braziliensis*) y los surubíes (*Pseudoplatystoma coruscans*) del río Paraná realizan migraciones estacionales entre los lugares de alimentación y los sitios de corriente abundante donde desovan. A la mayor parte de las especies de peces bentónicos, como las llamadas "viejas del agua", les son propicios los ambientes con mucha hojarasca, troncos, etc. Los dorados viven en cursos con una corriente mayor y bien oxigenados. Los sábalos y las viejas del agua comen las algas que crecen sobre las capas de sedimentos arcillosos y limosos, tosca y restos vegetales. Las mojarras, en cambio, se alimentan mayoritariamente de insectos, tanto en el estado adulto como en el larvario.

Los lagos y las lagunas

El estudio de los lagos, quizás más que cualquier otro ecosistema, ha sido fecundo en ecología. Constituyen sistemas relativamente cerrados y delimitados, con entradas y salidas de materia bien definidos. Los productores primarios están representados esencialmente por el fito-

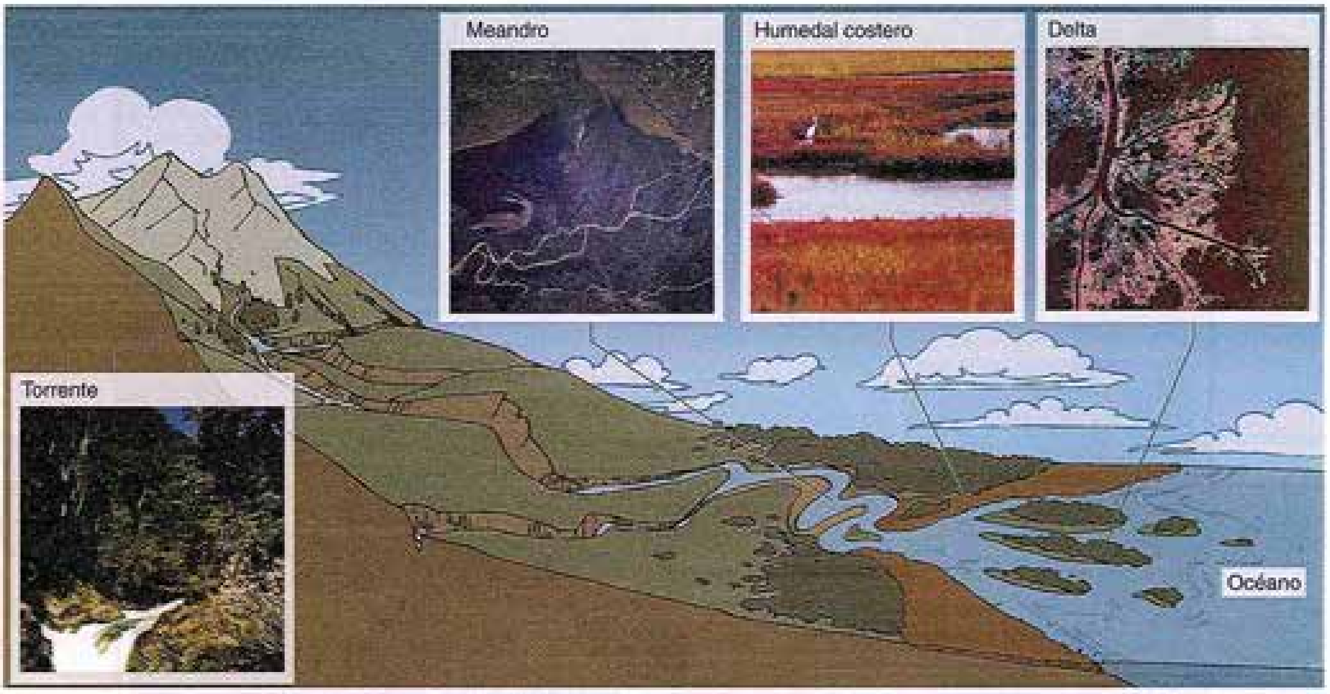


Fig. 50-16. UNA CUENCA HIDROGRÁFICA Y ESQUEMA DE UNA RED DE DRENAJE. *Los ríos actúan como colectores del agua que se escurre en la superficie de un territorio. Estas superficies se denominan cuencas. Las nacientes de los ríos constituyen el tramo superior de la cuenca. Los ríos pueden nacer como descargas de estanques o lagos, por el escurrimiento de las aguas de deshielo, el drenaje de áreas montañosas o de manantiales. Este tramo suele tener suficiente pendiente como para imprimir velocidad y turbulencia a la corriente, lo que permite que se disuelvan abundante oxígeno y nutrientes que aprovechan los organismos adaptados a la correntada, como la trucha. La velocidad de la corriente disminuye a medida que el curso alcanza los valles y las planicies más bajas. En los tramos medios, los ríos típicos de llanura forman curvas o meandros con sectores de baja velocidad que se asemejan a lagos y estanques. En estos tramos se produce erosión y depósito de sedimentos, lo que genera orillas muy diferentes entre sí. En el tramo inferior de la cuenca (desembocadura), un río puede tomar distintas formas: estuario, ría o delta. El arrastre de sedimentos y nutrientes y el cambio en la velocidad del agua están acompañados por un cambio en la composición de las comunidades que poseen poblaciones de organismos adaptados a estas condiciones.*

plancton, que se desarrolla en las proximidades de la capa superficial de agua; los niveles intermedios de las cadenas tróficas, a su vez, corresponden al zooplancton y a los peces. Al morir, los organismos caen al fondo donde, con frecuencia en la oscuridad de las profundidades, son presa de organismos detritívoros y descomponedores que mineralizan la materia orgánica (fig. 50-17). Debido al calentamiento superficial de las aguas, a menudo en los lagos profundos, la zona iluminada y con mayor actividad fotosintética (**epilimnion**) se separa de la zona más fría en que se acumulan los nutrientes (**hipolimnion**), a veces con un límite brusco, denominado **termoclina**. Este límite puede encontrarse en forma variable entre 5 y 20 metros de profundidad y el cambio de temperatura puede alcanzar algunos grados. Esta separación de aguas limita la productividad de estos ecosistemas en forma estacional y sólo los animales de movimiento independiente como los peces atraviesan esta barrera. En otoño e invierno, cuando se enfría la superficie del lago ascienden capas de agua más profundas y se producen turbulencias. Como consecuencia de ello, hay mayor disponibilidad de nutrientes para el fitoplancton. En los lagos y las lagunas poco profundos no ocurre este fenómeno y el agua circula libremente.

Los lagos y las lagunas se distribuyen en todos los continentes y su origen es diverso. Muchos fueron originados por erosión de glaciares en épocas más frías, otros constituyen áreas deprimidas producidas en épocas de clima árido por la acción erosiva del viento y también pueden tener su origen en procesos fluviales, por ejemplo, pueden haberse originado como un cuerpo de agua remanente después del cambio de cauce de un río. En otros casos, se encuentran relictos de estos ambientes en las salinas, que otrora fueran lagos o lagunas durante épocas de climas húmedos y en la actualidad, en condiciones de aridez, sólo están representados por una costra de sal en superficie, en tanto que el agua se evaporó.

Los ambientes marinos

Los océanos son un medio con una concentración alta de sales que, al parecer, ha sido bastante estable de acuerdo con los registros fósiles. Cubren casi las tres cuartas partes de la superficie de la Tierra; sin embargo, la productividad total en alta mar –medida como cantidad de carbono convertido en compuestos orgánicos por fotosíntesis– es de sólo alrededor de un tercio de la productividad de tierra firme. De hecho, en alta mar la productividad por m² es apenas mayor que la

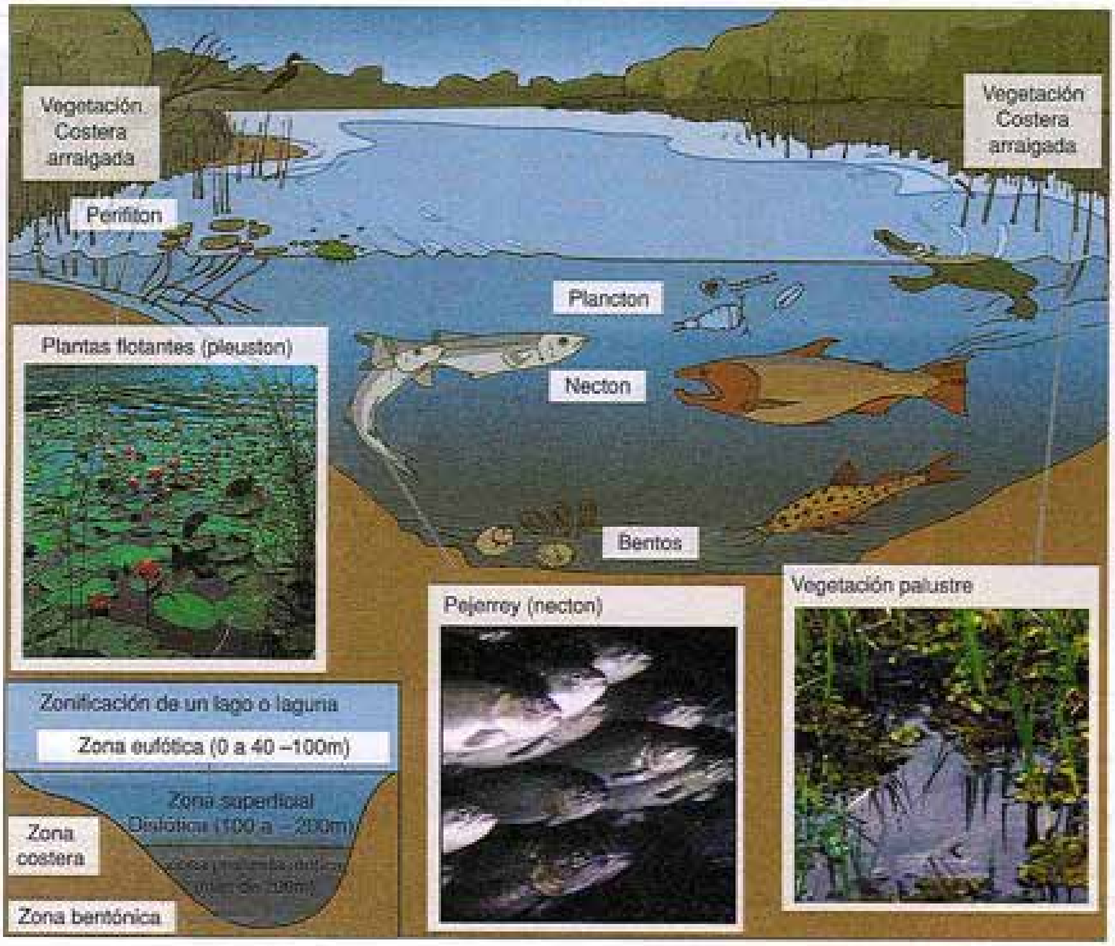


Fig. 50-17. COMUNIDADES DE UN CUERPO LÉNTICO. *En los cuerpos de agua lénticos, la velocidad del agua es casi nula. Esta característica permite que se arraigue vegetación y se generen, de acuerdo con la profundidad, diferentes hábitats con sus comunidades específicas. Estos cuerpos de agua pueden dividirse básicamente en tres zonas: la costera, la limnética o de aguas libres y la bentónica. Las aguas se subdividen según su profundidad en una zona superficial donde penetra la luz y se lleva a cabo la fotosíntesis (zona eufótica), una zona disfótica donde la escasa iluminación no permite que la tasa de fotosíntesis supere a la de respiración, y una zona afótica en la que no ocurre fotosíntesis. La vegetación costera arraigada, tanto sumergida como palustre, fija las costas, actúa como trampas de sedimentos acelerando el rellenado del cuerpo de agua y tiene asociada una comunidad característica: el perifiton. En las aguas libres se encuentran organismos con movimientos propios como los peces (necton). También en esta zona y en todo el cuerpo de agua se encuentran organismos microscópicos que flotan o que tienen una movilidad muy reducida (plancton). Debajo de las rocas o en los fondos cenagosos o arenosos se encuentran típicas comunidades asociadas (bentos). Algunos organismos viven enterrados o protegidos por las rocas, otros se desplazan sobre la superficie del sedimento y buscan allí su alimento.*

de un desierto (véase cap. 49, cuadro 49-1) a raíz de la baja concentración de nutrientes minerales en las áreas donde penetra la luz y pueden sobrevivir los organismos fotosintéticos.

Al igual que en un gigantesco lago, los nutrientes se depositan en el fondo oceánico y sólo quedan disponibles para los organismos fotosintéticos en lugares particulares donde se producen *afloramientos* de agua profunda (recuadro 50-4, *Corrientes oceánicas*). Estos sitios, por ejemplo, frente a las costas del Perú, son sumamente productivos desde el punto de vista de sus cadenas tróficas y revisten un alto interés económico y social por la actividad pesquera que involucran. En el resto de la superficie del océano se presenta una fuerte diferenciación en dos estratos, ya que la luz llega en forma efectiva sólo hasta los 100 metros. Por debajo sólo queda oscuridad y frío.

En el estrato de las aguas abiertas del océano donde penetra la luz, el fitoplancton es el único productor. En él también habitan un sinnúmero de animales filtradores. En los ambientes costeros con aguas más someras y frías, en cambio, existen complejas comunidades que se sustentan en la fotosíntesis de grandes algas ancladas en los fondos. En aguas someras tropicales, los fondos suelen estar constituidos por arrecifes de coral (depósitos de carbonato de calcio). Estos sistemas son la base de intrincadas tramas tróficas y adquieren su energía a partir del filtrado de fitoplancton. Dentro de los ambientes costeros se encuentran los estuarios que involucran áreas de mezcla de aguas saladas del mar con aguas dulces aportadas por cursos de agua. En ellos, los nutrientes minerales y la materia orgánica particulada de origen continental promueven el desarrollo de importantes cadenas tróficas y atraen a

Recuadro 50-4

Corrientes oceánicas

Las principales corrientes oceánicas producidas por los vientos y la rotación de la Tierra afectan profundamente la vida de los océanos y alteran el clima a lo largo de sus costas. La circulación de agua –en el sentido de las agujas del reloj en el hemisferio norte y en sentido contrario en el hemisferio sur– mueve corrientes de agua cálida hacia el norte y el sur del ecuador. Una de estas corrientes, la Corriente del Golfo, calienta una porción de la costa oriental de América del Norte y las costas occidentales de Europa y otra, la Corriente de Brasil, calienta la costa oriental de América del Sur. Los mismos patrones de circulación llevan aguas frías a las costas occidentales de América del Norte y del Sur. En las zonas en las que los vientos alejan el agua de las costas, como ocurre frente a las costas de Portugal y Perú, el agua fría y rica en nutrientes es llevada a la superficie desde zonas más profundas, proceso que se conoce como afloramiento. Estas áreas contienen densidades altas de vida pelágica, es decir, de especies marinas que viven en aguas abiertas y tradicionalmente han mantenido industrias pesqueras muy productivas.

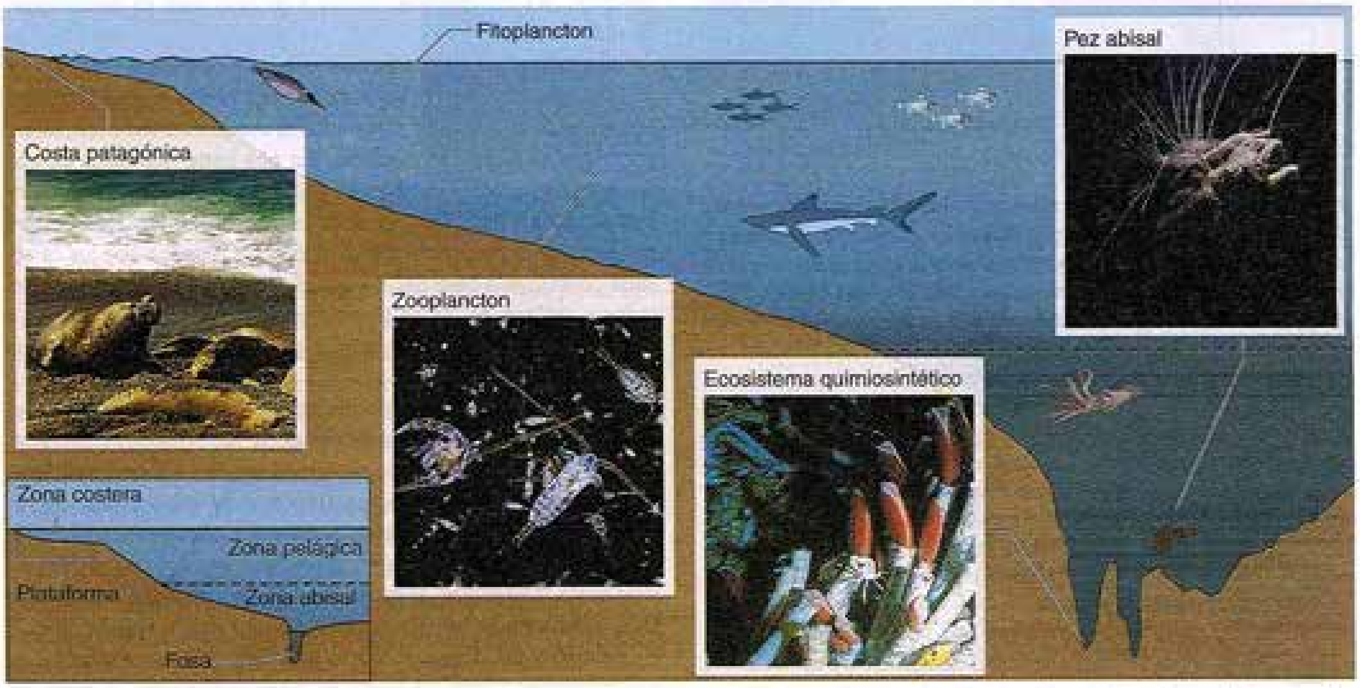


Fig. 50-18. LA VIDA EN EL MAR. *La vida en el mar se extiende hasta sus zonas más profundas, pero los organismos fotosintéticos se limitan a las zonas superiores iluminadas. A una profundidad media de 200 metros, el consumo de oxígeno por la respiración de los vegetales compensa lo producido por fotosíntesis (véase cap. 6, El balance entre la fotosíntesis y la respiración). El mar tiene una profundidad media de más de 3 km y, excepto por una fracción relativamente pequeña de la superficie, es oscuro y frío. Por consiguiente, la mayor parte de su volumen está habitado por bacterias, hongos y animales y no por plantas. Los bordes de los continentes se extienden mar adentro. A lo largo de estos bordes, conocidos como plataformas continentales, llegan nutrientes lavados del suelo y la vida prolifera mucho más que en los mares abiertos. En latitudes templadas al borde del mar, donde los grandes productores primarios son las algas pardas, la productividad primaria neta es tan elevada como en la superficie terrestre. La productividad primaria también es muy alta en los arrecifes de coral de las regiones tropicales. Una zona particular de los ambientes marinos es la región litoral o costera que actúa como sistema de transición con los ambientes terrestres.*

diversas especies marinas que completan sus ciclos de vida en estos ambientes (fig. 50-18).

Los humedales

El término **humedal** se utiliza para denominar áreas que permanecen en condiciones de inundación o anegamiento, o bien con su suelo saturado con agua, durante períodos considerables. Estas áreas incluyen un amplio espectro de ecosistemas que comprenden, entre otros, a los mallines y las turberas de climas fríos, a las lagunas estacionales y salinas de las zonas áridas, a vastos sectores costeros marinos y estuariales, pastizales inundables y a los bosques fluviales, bañados, esteros y cañadas. Los humedales poseen características estructurales y funcionales propias y no necesariamente son transiciones (ecotonos) entre los sistemas acuáticos y terrestres. En contraste con los sistemas acuáticos en los que los nutrientes se depositan en los fondos, en las aguas someras no existe una separación física entre el área donde se



Fig. 50-19. TURBERAS. *La formación de turberas se debe a la lenta descomposición de depósitos de materia orgánica. La turba se origina a partir de restos de plantas muertas y parcialmente descompuestas que se han acumulado en terrenos anegados como resultado de una escasa actividad microbiana, debida a las bajas temperaturas, la acidez del agua o la baja concentración de oxígeno. Estos procesos, con el paso de los años, originan una acumulación de turba que puede alcanzar varios metros de espesor, a un ritmo de crecimiento que se calcula de entre medio y diez centímetros cada cien años. En el hemisferio norte ocupan grandes extensiones; en el hemisferio sur, en cambio, están localizadas en sectores particulares y valles de la porción más austral de la Patagonia. Las turberas han sido sometidas a una intensa explotación minera para extracción de turba. A pesar de que hasta hace poco tiempo se les ha prestado escasa atención, los sectores internacionales dedicados a la conservación actualmente consideran que las turberas son un recurso económico y ecológico fundamental. Las turberas son ecosistemas que contribuyen a la diversidad biológica, al ciclo hídrico mundial, al almacenamiento mundial de carbono –que guarda relación con el cambio climático– y son archivos paleoambientales irreemplazables para poder reconstruir los cambios paisajísticos y climáticos del pasado, así como para evaluar las consecuencias de la intervención humana en el medio ambiente.*

alojan los nutrientes y aquella donde se encuentran los organismos fotosintéticos. A diferencia de los ecosistemas terrestres en los que el clima determina sus principales características, en los humedales el régimen hidrológico es el principal factor regulador de la distribución y permanencia de su biota, ya que condiciona fuertemente los flujos de materia y energía. Los humedales se distinguen también por las características particulares de sus suelos, que reflejan la dinámica hidrológica local (hidromorfismo) y por la presencia de plantas y especies de la fauna que presentan adaptaciones relacionadas con las condiciones de inundación o con la alternancia de períodos de exceso y déficit hídrico.

La intensa dinámica de cambios que experimenta el agua –régimen hidrológico– contribuye de manera significativa en el aporte de oxígeno y demás nutrientes en este tipo de ecosistemas. Al mismo tiempo, el régimen hidrológico constituye una fuerte presión selectiva que limita la instalación de ciertas especies (no tolerantes a las inundaciones o a la alternancia de períodos de inundación-sequía) y define la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas asociados con este tipo de ambientes (número de estratos, tipos biológicos presentes, ciclo de los nutrientes, tasa de exportación o importación de nutrientes y materia orgánica).

A pesar de que apenas ocupan entre el 3% y el 5% de la superficie terrestre total, estos ambientes contienen cerca del 26% de todo el carbono disponible en la vegetación y el suelo, debido a lo cual se consideran verdaderos sumideros de carbono. Ello es el resultado de una elevada producción primaria acoplada con una tasa de descomposición baja, características que resultan de las condiciones de anaerobiosis –falta de oxígeno– imperantes a causa del anegamiento prolongado y la falta de circulación del agua. Aún más, en humedales situados en altas latitudes donde predominan las temperaturas bajas, aunque la producción primaria no es elevada, se desarrollan enormes depósitos de turba (turberas) debido a las bajas tasas de descomposición (fig. 50-19).

Los humedales son áreas de reserva y purificación de agua y amortiguan el impacto de las inundaciones, ya que retienen volúmenes enormes de agua que de otra forma incrementarían el caudal río abajo en momentos de creciente. Por otra parte, son sitios de alta biodiversidad porque constituyen un hábitat para numerosas especies de fauna y flora. En el caso de los humedales fluviales, estuáricos o marinos costeros, la alta productividad primaria que los caracteriza constituye la base de la producción primaria y, por tanto, de las cadenas tróficas de los ambientes acuáticos adyacentes, gracias a su capacidad de exportar materia orgánica particulada y nutrientes (fig. 50-20).

Estos sistemas constituyen recursos naturales importantes para el hombre. Grandes civilizaciones del planeta se han desarrollado en estrecha asociación con la presencia de humedales. Tal es el caso, por ejemplo, de los valles de los ríos Tigris y Éufrates o del valle y el delta del Nilo en Egipto. En el presente, estos ambientes constituyen el soporte de la actividad económica de diversas poblaciones locales (a través de la caza, la pesca, la silvicultura, el marisqueo, la extracción de sal, entre otros). En la región patagónica de la Argentina son de fundamental importancia los pastizales que crecen en tierras bajas innundables –mallines–, ya que constituyen fuente de forraje en áreas cordilleranas. La oferta de agua y forraje en las lagunas de altura conforman oasis indispensables para la subsistencia del ganado doméstico o poblaciones silvestres de camélidos. Los manglares y los pastizales costeros estuáricos y marinos constituyen la base del sustento de colonias de pescadores. Los pajonales de esteros y bañados de los sistemas fluviales suelen ser fuente de proteínas de poblaciones marginales que hacen de la caza y la pesca artesanal una parte importante de su actividad cotidiana.

Irónicamente, durante el siglo XX, en el marco de las planificaciones de desarrollo socioeconómico, los humedales es se consideraron tierras marginales, sin ningún valor y en consecuencia sufrieron una fuerte retracción en su superficie, ya sea porque se drenaron sus aguas o porque fueron convertidos en sistemas acuáticos. En los últimos años, sin embargo, desde numerosos ámbitos nacionales e internacionales se intenta revertir esta tendencia debido a la valoración de las funciones que les han sido reconocidas.

La biogeografía histórica

Los patrones de diversidad de los seres vivos y su ambiente han cambiado a lo largo del tiempo. Evidencias en el registro fósil sugieren



Fig. 50-20. HUMEDAL COSTERO. *En los climas templados, los humedales característicos son los pastizales costeros, en particular los del género Spartina.*

que diversos procesos y acontecimientos de gran magnitud provocaron cambios sustanciales en las condiciones de habitabilidad de la Tierra. Ya en 1853, el botánico inglés Joseph Dalton Hooker (1817-1911) infirió, a través de estudios taxonómicos, que las floras del sur de Sudamérica, Nueva Zelanda y sur de Australia estaban estrechamente relacionadas. Para este naturalista, este fenómeno debía explicarse por algún proceso diferente de los *mecanismos de dispersión*. Este autor concluyó que la parte sur de estos continentes debieron de estar unidas y explicó el fenómeno por un *mecanismo de vicariancia* que contrastaba con el pensamiento de su contemporáneo Darwin, pionero del llamado *dispersalismo* (recuadro 50-5, *Dos modelos alternativos: dispersión versus vicariancia*). Más tarde, a principios del siglo XX, Wegener propuso la teoría de la Deriva Continental, que complementaba la propuesta de Hooker, proporcionando una explicación para la migración de los continentes en el curso de la historia de la Tierra (véase cap. 20, ensayo 20-1, *La desintegración de Pangaea*).

A lo largo del siglo XX, el avance de las ciencias físicas, químicas, de la atmósfera y de las tecnologías para la obtención de datos han permitido validar con mayor cantidad de evidencias empíricas hipótesis acerca de los cambios ocurridos en la Tierra. Aunque las controversias sobre los mecanismos que gobiernan los procesos biogeográficos en la historia de la Tierra continúa hasta la actualidad, es posible relacionar cambios notables en la composición de la fauna y la flora con diversos fenómenos planetarios ocurridos en tiempos geológicos: la migración de los continentes, los cambios climáticos, los procesos tectónicos, diversos procesos y eventos a diferentes escalas y las acciones humanas (fig. 50-21).

Migración de los continentes: la deriva continental

La forma y la posición de los continentes no es permanente y está gobernada por un proceso denominado *tectónica de placas*. Hace 200 millones de años, sólo existía una única gran masa continental donde las floras y las faunas estaban en potencial contacto e intercambio, y las corrientes marinas circulaban libremente a su alrededor, homogeneizando los climas. El supercontinente se fue fragmentando y redistribuyendo sobre el planeta y sus fragmentos fueron arrastrados, acercándose o alejándose, proceso que continúa en la actualidad. En consecuencia, las faunas y las floras que habían estado interconectadas geográficamente quedaron separadas, pasaron a tener distribuciones disjuntas y a evolucionar en forma independiente, como en el caso mencionado de la flora austral.

Cambios climáticos

A través de las sucesivas eras geológicas, las condiciones climáticas no se mantuvieron constantes. A partir de la era Paleozoica se detectan cambios significativos en las temperaturas medias globales y en los niveles del mar. Por ejemplo, en la era Mesozoica y Cenozoica temprana, las temperaturas llegaron a ser mucho mayores que las actuales. La Pangaea tenía una circulación de vientos regulada principalmente por los vientos monzónicos y había ausencia de vientos polares. Las regiones ecuatoriales experimentaban condiciones de aridez estacional y las latitudes medias, mayores precipitaciones, a diferencia de lo que ocurre en la actualidad. Se plantea la hipótesis, entonces, de que durante la era Mesozoica las regiones de latitud media alcanzaron un máximo de biomasa y productividad en comparación con la zona ecuatorial. La fragmentación de los continentes influyó profundamente sobre los climas planetarios: nuevas barreras continentales comenzaron a retrasar el acceso de corrientes marinas a latitudes más altas, con lo que se fue perdiendo su efecto homogeneizador. Más recientemente, en los últimos 50 millones de años, los climas de la Tierra se fueron diferenciando en tropicales, templados y fríos y también en zonas secas y húmedas, para alcanzar una distribución semejante a la actual, aunque dentro de este período también se produjeron numerosas fluctuaciones de menor escala.

En los últimos dos millones de años, las oscilaciones climáticas se hicieron más violentas y frecuentes (es la denominada Edad del Hielo, una novedad en la historia planetaria), lo que dio origen a las llamadas *glaciaciones* (fig. 50-22). Las glaciaciones involucraron un avance significativo de los hielos desde los polos hacia latitudes bajas debido al descenso pronunciado de las temperaturas y tuvieron efectos sustan-

Recuadro 50-5

Dos modelos alternativos: dispersión versus vicariancia

La biogeografía histórica intenta reconstruir las secuencias de origen, dispersión y extinción de los distintos grupos de organismos y explicar cómo los acontecimientos ambientales (geológicos y climáticos) han contribuido a la forma actual de los patrones de distribución de la biota. Una postura denominada *dispersalista* parte de la premisa de que grupos de individuos de una especie pueden dispersarse a partir de un centro de origen atravesando barreras preexistentes. Si estos grupos de migrantes quedan aislados de la población original, pueden evolucionar y dar origen a un nuevo taxón, mediante procesos de especiación. La *biogeografía de la vicariancia*, por el contrario, se basa en el reconocimiento de las similitudes que muestran los patrones de distribución de taxa poco relacionados, lo cual sugiere la ocurrencia de procesos simultáneos, que conducen a una evolución convergente en virtud de la presencia de presiones selectivas similares en ambientes que presentan características comunes.

Galería de imágenes



Fig. 50-21. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA. *Durante mucho tiempo los naturalistas intentaron explicar las causas de la distribución de los organismos que habitan la Tierra. La biogeografía histórica es la disciplina que se ocupa de analizar esta problemática.*

ciales sobre la fauna y la flora. Frente a este tipo de cambios, muchos componentes ambientales desaparecieron pero, a la vez, nuevas tierras antes cubiertas por el agua pudieron ser colonizadas. Esto se debe al descenso del nivel de los mares que ocurre cuando el agua se acumula en forma de hielo en los polos y en la superficie de los continentes.

El enfriamiento global también llevó a la fragmentación territorial de los ecosistemas planetarios. Se ha detectado que durante el último período glacial, la selva amazónica –en la actualidad una inmensa masa boscosa continua–, aunque no fue alcanzada por los glaciares, estuvo reducida a pequeños fragmentos dispersos. El conjunto de la biota adaptado a climas más cálidos desapareció, como ocurrió en Europa, que quedó con una gran pobreza de especies. Otras biotas emigraron hacia latitudes más bajas, como aquellas que se desplazaron desde los Estados Unidos a México; también sobrevivieron formas biológicas tolerantes al frío y a la sequía: las gramíneas ofrecen un buen ejemplo de grupo biológico exitoso debido a que poseían adaptaciones adecuadas para sobrevivir en las nuevas condiciones.

Los procesos tectónicos

Los cambios en la estructura de la corteza terrestre, como los plegamientos, las fallas, los sismos y las erupciones volcánicas, también influyen en la distribución geográfica de los seres vivos. Estos cambios constituyen los *procesos tectónicos*. Grandes plegamientos como los que dieron lugar a los Himalaya, los Alpes y los producidos en áreas que rodean al océano Pacífico, entre ellos los Andes, emergieron por procesos de convergencia y choque entre las placas tectónicas, cuyo movimiento también es responsable de la migración de las masas continentales. Estas elevaciones establecieron barreras geográficas infranqueables para muchas especies pero, al mismo tiempo, constituyeron corredores que permitieron el intercambio de otras. Por

ejemplo, en la cordillera austral de América del Sur se encuentran especies que llegaron del hemisferio norte migrando a lo largo de los faldeos andinos. Además, la elevación de cordones montañosos acentuó la diferenciación climática a uno y otro lado de las laderas, al crear barreras para los vientos húmedos y faldeos secos a los que las lluvias no llegan.



Fig. 50-22. **GLACIARES Y GLACIACIONES.** *Las glaciaciones afectaron todo el planeta, pero de forma diferencial en distintas regiones. Mientras en el hemisferio norte grandes masas de hielo cubrían los continentes, en el hemisferio sur, este avance se expresó principalmente en los valles cordilleranos. Los glaciares son una importante reserva de agua dulce. En la foto, el frente del glaciar Perito Moreno en la provincia de Santa Cruz, en los Andes del extremo sur de la Argentina, se desliza dejando caer témpanos hacia el lago Argentino, también de origen glaciario. Periódicamente se produce un gran aluvión de hielo por rotura súbita de los témpanos frontales.*

Procesos y eventos a gran escala

Como vimos en el capítulo 21, el registro fósil permitió detectar varios eventos de extinciones masivas. Sus causas se explican de manera alternativa por diversas hipótesis. Incluso la más estudiada de todas ellas, una extinción ocurrida hace 65 millones de años, propone que este episodio de extinción en masa se inició por el impacto de uno o varios asteroides que habrían provocado la desaparición de los dinosaurios y de muchos otros grupos biológicos muy antiguos, como los amonites. Aunque existen evidencias muy convincentes de que existió el impacto del asteroide, hay discusiones sobre los alcances de su influencia, ya que su efecto no se detectó sobre la totalidad de la biota. Los pequeños mamíferos existentes en ese escenario y las aves, por ejemplo, resultaron poco afectados. Como causas de estas extinciones se postulan también cambios rápidos en el ambiente, tales como una disminución en la concentración de oxígeno atmosférico.

Otros acontecimientos catastróficos como los maremotos o las intensas actividades volcánicas habrían tenido efectos más localizados. Una catástrofe puede afectar de forma muy diversa a los organismos, algunas plantas y muchos microorganismos pueden superar el período de estrés ambiental en forma de semillas, brotes, esporas y otros órganos resistentes capaces de germinar en períodos más favorables.

La acción humana sobre los ecosistemas

Entre los procesos y los eventos que modifican la distribución de los organismos en la Tierra se debe incluir la acción antrópica, es decir, la generada por los seres humanos. Nuestra propia especie, durante los últimos siglos, ha modificado directa o indirectamente el ritmo y la velocidad de extinción de numerosas especies. Las actividades humanas también pueden explicar parte de los cambios en la distribución de especies y de comunidades: la disminución de sus áreas de distribución geográfica original o la introducción de especies exóticas que, al no tener controles naturales, se expanden rápidamente en los nuevos territorios. Un caso espectacular de explosión demográfica y dispersión de especies debido a la acción humana es el de la ganadería sobre los pastizales nativos latinoamericanos. Durante el segundo viaje de Colón se trasplantó un importante lote de animales de cría europeos cuya explotación aún perdura y sus productos derivados constituyen buena parte de la actual producción agropecuaria de nuestro continente. Asimismo, debido a la calidad de las pasturas, en ninguna otra región del mundo la ganadería (bovina, ovina, caprina) ha tenido un impacto tan intenso. Esta actividad desplazó, por ejemplo, a los camélidos nativos, que sólo subsistieron en las zonas de mayor altitud.

Uno de los resultados más significativos de estas transformaciones es la reducción drástica de las áreas ocupadas por ecosistemas naturales, con la subsecuente pérdida de biodiversidad. Así como los climas determinan la distribución de los organismos en los ambientes terrestres, la vida y sus interacciones con los factores abióticos crean y mantienen las condiciones del ambiente en que se desarrollan y evolucionan. Por ello, la rápida transformación que ha experimentado la biosfera en las últimas décadas comienza a manifestarse a través de problemas globales que muestran la fragilidad de un sistema cuya capacidad de absorber este tipo de cambios es limitada. Algunos de estos problemas, que nos involucran y afectan el destino de futuras generaciones, serán analizados en el siguiente capítulo.

En síntesis

La vida en tierra firme

1. A escala planetaria, las comunidades bióticas no están distribuidas en forma arbitraria: ciertos factores físicos como los patrones de temperatura y de precipitaciones definen fuertemente sus características y distribución en el mundo. Los patrones climáticos están influidos por la latitud y la altura, la inclinación del eje de la Tierra, los vientos predominantes, las principales corrientes oceánicas, la estructura de los continentes y la orografía. En una escala de mayor detalle de paisaje (escala local), otros factores como el tipo de suelo, la posición topográfica o las condiciones del drenaje del agua también condicionan la presencia de plantas y animales.
2. El papel organizador del clima en la distribución de las comunidades a escala global es uno de los paradigmas de mayor solidez en ecología. Sin embargo en la actualidad, el esquema tradicional tiende a ser reemplazado por un paradigma más integrador y dinámico que asume una influencia diferencial del conjunto de factores ambientales y su estudio se centra en procesos específicos, en los que se consideran las escalas temporales y espaciales pertinentes para analizar los niveles de organización involucrados en cada caso.
3. Un bioma es una categoría a escala planetaria o regional que agrupa a comunidades que presentan una estructura y una organización semejantes. También son similares las criaturas que los habitan, a pesar de que sus linajes no están estrechamente emparentados. La forma vegetal dominante imprime a los biomas sus rasgos distintivos. Dentro de cada bioma se reconocen distintos tipos de vegetación.
4. La principal característica de los biomas bosque y selva es la dominancia de árboles. Entre ellos se identifican seis formaciones vegetales principales: pluviselva tropical, bosque monzónico, bosque subtropical perenne, bosque deciduo templado, bosque de coníferas y bosque esclerófilo.
5. Las sabanas son praderas cubiertas de gramíneas, con árboles o manchones de árboles dispersos. La transición de bosque abierto a sabana es gradual y está determinada por la duración y la intensidad de la estación seca. Éste es un bioma asociado con los climas tropicales fuertemente estacionales de África y América del Sur, con un acentuado déficit hídrico que impide el desarrollo de un bosque. El equilibrio entre las plantas leñosas y las gramíneas es delicado y depende de la disponibilidad de agua. En general, los suelos de las sabanas tienen un horizonte rico en humus, cuyo espesor depende de la intensidad de la estación seca.
6. Las praderas y las estepas graminosas constituyen el bioma de los pastizales. Su principal característica es la abundancia de pastos. En las praderas, el crecimiento está limitado por una estación fría y un régimen de lluvias estacional. Los pastos son altos y están acompañados por especies herbáceas anuales de hoja ancha. La ausencia de árboles es total. Las praderas se asocian con climas templados continentales subhúmedos y subtropicales húmedos. En las estepas, el frío y el déficit hídrico en una estación restringen el crecimiento de las especies vegetales. Los pastos son cortos y se distribuyen en matas. La presencia de árboles bajos y arbustos dispersos es frecuente. Se asocian con climas semiáridos de latitudes medias. El desarrollo óptimo de los suelos, junto con un particular régimen de lluvias, determina que los pastizales se encuentren entre los biomas más fértiles del mundo. La actividad económica los ha transformado profundamente y, en general, sólo se encuentran pastizales nativos en áreas marginales a la presencia humana.
7. La tundra es un bioma característico de regiones con inviernos muy prolongados y extremadamente fríos. Está dominada por plantas herbáceas pequeñas, representadas por pastos y juncos y una alfombra de musgos y líquenes. El suelo permanece congelado todo el año, excepto durante un breve período en verano, en el que sólo se descongela una delgada capa superficial. El agua de deshielo no alcanza a penetrar el suelo y anega grandes superficies. Las plantas cumplen su ciclo de vida durante el corto verano.
8. Los desiertos y los semidesiertos son áreas con un gran déficit de agua. En los desiertos, la precipitación anual es de menos de 250 mm; en los semidesiertos, las precipitaciones se encuentran entre los 250 y los 400 mm anuales. Las zonas áridas pueden ser cálidas o frías y presentan una gran amplitud térmica diaria. Son ricas en términos de biodiversidad y sus habitantes presentan adaptaciones morfológicas, funcionales o fisiológicas muy eficientes que les permiten compensar la escasez de agua. Los suelos de los desiertos están muy poco desarrollados debido a la falta de agua, que limita la producción y la descomposición de la biomasa. Sus características físicas y químicas están dadas por la calidad de la roca madre subyacente.

La vida en las aguas

9. En los ambientes acuáticos, la influencia del clima es atenuada por la capacidad moderadora del agua. Se clasifican en ambientes de aguas continentales y marinas. Las aguas superficiales y subterráneas de tierra firme son ambientes continentales; los océanos y los litorales son ambientes marinos.
10. Las aguas continentales abarcan las aguas de superficie y los acuíferos subterráneos que se alimentan de la infiltración de las precipitaciones. Las aguas superficiales se dividen en aguas co-

En síntesis *(Cont.)*

rrientes (ambientes lóticos) y aguas quietas (ambientes lénticos). Los ambientes de aguas continentales se diferencian de los marinos por la composición química de sus aguas y porque dependen en mayor medida de la influencia del medio terrestre.

11. Las aguas corrientes se alimentan principalmente de las precipitaciones, en forma directa o indirecta por escurrimiento superficial. Los cursos de agua constituyen sistemas de drenaje que alimentan cuencas de tamaño muy variable. Cada tramo de una red de drenaje tiene características ecológicas particulares que proporcionan condiciones de hábitat diferentes para la biota. El plancton no llega a formar poblaciones densas debido al constante fluir de las aguas. El sistema terrestre circundante aporta gran cantidad de materia orgánica, constituida por hojarasca o animales muertos, que son presa de los organismos descomponedores.
12. Los lagos y las lagunas constituyen sistemas relativamente cerrados y delimitados, con entradas y salidas de materia bien definidas. Los productores primarios están representados por el fitoplancton; los niveles intermedios de las cadenas tróficas corresponden al zooplancton y a los peces. En los lagos profundos, la zona iluminada y con mayor actividad fotosintética está separada de la zona más fría por una termoclina o límite brusco. Este fenómeno, que se debe al calentamiento superficial de las aguas, limita la productividad de estos ecosistemas en forma estacional. Sólo los animales de movimiento independiente atraviesan la barrera. En otoño e invierno, al enfriarse la superficie del lago, las capas de agua más profundas ascienden y producen turbulencias. En los lagos y las lagunas poco profundos, este fenómeno no ocurre y el agua circula libremente.
13. La productividad total de los ambientes de alta mar es baja. Los nutrientes se depositan en el fondo oceánico y no están disponibles para los organismos fotosintéticos, ubicados en la zona superficial. En las aguas abiertas, el fitoplancton es el único productor. En los fondos de los ambientes costeros crecen además grandes algas. Entre estos ambientes se encuentran los estuarios, en los que se mezclan el agua marina y el agua dulce de origen continental.

Los humedales

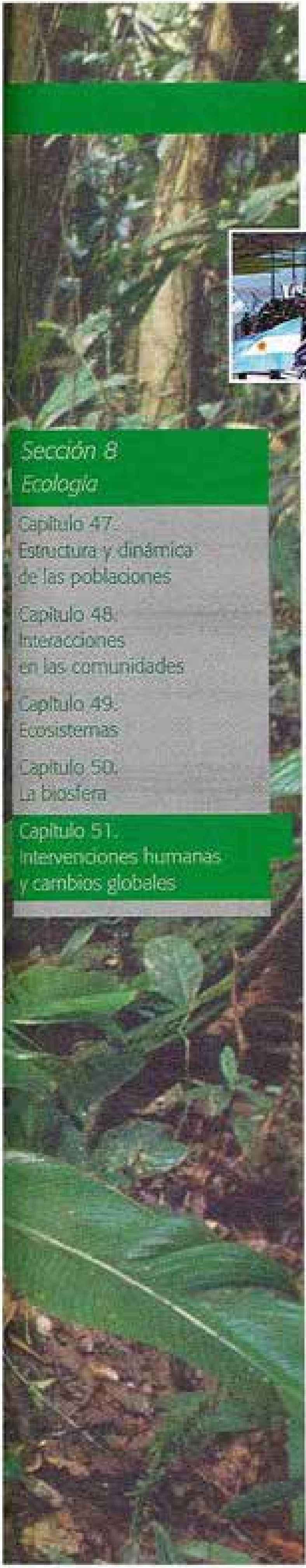
14. Los humedales son áreas que permanecen en condiciones de inundación somera o con su suelo saturado de agua durante largos períodos. Comprenden a los mallines, las turberas, las lagunas estacionales, las salinas de las zonas áridas, vastos sectores costeros marinos y estuariales, los pastizales inundables, los bosques fluviales, los bañados, los esteros y las cañadas. En estos ambientes, la oferta de nutrientes y los organismos fotosintéticos no se encuentran separados como en los sistemas acuáticos. El régimen hidrológico es el principal factor regulador de la distribución y la permanencia de la biota. Los suelos reflejan la dinámica hidrológica local. La flora y la fauna presentan adaptaciones relacionadas con las condiciones de inundación o con la alternancia de períodos de exceso y déficit hídricos.

La biogeografía histórica

15. Los patrones de diversidad de los seres vivos y su ambiente han cambiado a través del tiempo, debido a los efectos de acontecimientos de gran magnitud que modificaron las condiciones de habitabilidad de la Tierra.
16. La forma y la posición de los continentes está gobernada por un proceso llamado tectónica de placas. Hace 200 millones de años sólo existía un supercontinente que luego se fragmentó y se redistribuyó sobre el planeta. Las faunas y las floras originalmente interconectadas se separaron y evolucionaron en forma independiente.
17. Las condiciones climáticas no se mantuvieron constantes a través de las sucesivas eras geológicas. A partir de la era Paleozoica ocurrieron cambios significativos en las temperaturas medias globales y en el nivel del mar. La fragmentación de los continentes influyó profundamente sobre los climas planetarios. La aparición de nuevas barreras continentales retrasó el acceso de las corrientes marinas a latitudes más altas y su efecto homogeneizador sobre el clima se fue perdiendo. Hace unos 50 millones de años, los climas de la Tierra empezaron a diferenciarse en tropicales, templados y fríos. También se produjo una diferenciación en zonas secas y húmedas. En los últimos dos millones de años, las oscilaciones climáticas se hicieron más violentas y frecuentes. Esto dio origen a las glaciaciones.
18. Los procesos tectónicos producen cambios en la estructura de la corteza terrestre: plegamientos, fallas, sismos y erupciones volcánicas. Estas modificaciones afectan la distribución geográfica de los seres vivos.
19. Eventos aislados también pueden afectar la distribución de los organismos a escala local o regional. Por ejemplo, el impacto de asteroides, los maremotos, las actividades volcánicas intensas o los cambios bruscos en la concentración del oxígeno atmosférico.
20. La actividad humana ha modificado el ritmo y la velocidad de extinción de numerosas especies y ha provocado cambios en la distribución de las poblaciones y las comunidades. Una de las consecuencias más importantes de estas transformaciones es la reducción drástica de las áreas ocupadas por ecosistemas naturales. El resultado es una pérdida importante de biodiversidad.

Cuestionario

1. La tasa de descomposición del mantillo vegetal, los desechos animales y las plantas y animales muertos varía de un bioma a otro.
   a. ¿En qué forma variará este parámetro entre la selva lluviosa tropical, el bosque templado de árboles caducifolios y la taiga?
   b. ¿Qué factores son importantes para generar estas diferencias?
   c. ¿Cómo afecta la magnitud en la tasa de descomposición sobre (i) el reciclado de los nutrientes, (ii) la calidad del suelo y (iii) el tamaño y la diversidad de las poblaciones detritívoras?
2. Una famosa frase sostiene: "El arado es el arma de extinción más mortífera que se haya ideado jamás; ni siquiera las armas termonucleares representan una amenaza tan grande a la belleza y diversidad de la vida sobre la Tierra". ¿Cuál es el fundamento de esta afirmación?
3. Cada bioma considerado en este capítulo tiene características propias que permiten diferenciarlo de los demás. Sin embargo, algunos presentan similitudes importantes. ¿Cuáles son las similitudes y las diferencias más importantes en los principales factores ambientales que afectan a los miembros de los siguientes grupos de biomas?
   a. Selva lluviosa tropical y bosque monzónico
   b. Bosque monzónico, bosque templado de árboles caducifolios y taiga
   c. Sabana, praderas templadas y tundra
4. Los bajos cenagosos son extremadamente ricos en vida animal; sin embargo, son pobres en plantas.
   a. ¿Cuál puede ser la causa de este fenómeno?
   b. ¿De qué manera estos ambientes pueden mantener una profusión de vida animal en ausencia de plantas?
5. *Ferngully, las aventuras de Crista y Zack* (Bill Kroyer, 1992) es una película de dibujos animados en la que los habitantes del bosque, incluidas las hadas, se rebelan ante la destrucción producida por las actividades humanas. Zack, el operador de una máquina de talar, es reducido por arte de magia al tamaño de los habitantes del bosque y entonces comprende las consecuencias de sus acciones. La película se consideró un excelente manifiesto ecologista. ¿Qué diferencias existen entre la ecología y el ecologismo?





Capítulo 51

Intervenciones humanas y cambios globales

La lluvia ácida de los países industriales asesina los bosques y los lagos del Norte del mundo, mientras los desechos tóxicos envenenan los ríos y los mares, y al Sur la agroindustria de exportación avanza arrasando árboles y gente. Al Norte y al Sur, al Este y al Oeste, el hombre serrucha, con delirante entusiasmo, la rama donde está sentado.

EDUARDO GALEANO

En la actualidad ya no quedan ecosistemas prístinos y libres de intervenciones humanas. Incluso ecosistemas que hasta hace pocos años eran muy poco conocidos, como los presentes en los fondos marinos, ahora son sometidos a explotaciones de distinto tipo y utilizados como receptores de residuos tóxicos. Al mismo tiempo, algunos ambientes que parecieran estar poco modificados por el impacto de las actividades humanas, como los casquetes polares, también se encuentran considerablemente afectados. Esto se debe a su especial sensibilidad al aumento de la temperatura que resulta de los cambios globales en la atmósfera por el incremento de las emisiones de dióxido de carbono (ensayo 51-1, *La fragilidad de los ecosistemas polares*). Del mismo modo que en el caso de los ecosistemas naturales, el impacto de las intervenciones humanas en su estructura y dinámica puede analizarse a diferentes escalas: la escala local, referida a efectos puntuales, la escala regional, como es el caso de los cambios que afectan a un continente o parte de él, y la escala global, cuando se trata de intervenciones que afectan a todo el planeta. Ejemplos característicos de lo que ocurre a escala regional son las transformaciones que, como resultado de la actividad humana, experimentan los grandes acuíferos (reservas subterráneas de agua dulce) (fig. 51-1) (ensayo 51-2, *El problema del agua*) y ejemplos de lo que ocurre en la escala global los constituyen el efecto invernadero (véase cap. 49, ensayo 49-3, *El ciclo del carbono y el efecto invernadero*), el adelgazamiento de la capa de ozono (véase cap. 49, ensayo 49-1, *La capa de ozono amenazada*) y la pérdida de biodiversidad.

Problemas como la homogeneización de la biota (ensayo 51-3, *La globalización de la biota*), la modificación de la composición de la atmósfera, la desertificación, la contaminación, los efectos de la lluvia ácida (ensayo 51-4, *Lluvia ácida y el deterioro de los bosques*) y otras tantas situaciones son el resultado de una particular modalidad en la relación entre las sociedades y la naturaleza que no ha incorporado la necesidad de garantizar la sustentabilidad ambiental, es decir, la utilización de los recursos naturales considerando la necesidad de su continuidad. En muchos casos, la búsqueda de un beneficio económico inmediato desestima el deterioro ambiental lo cual conlleva efectos negativos que en general se advierten cuando ya son irreversibles. Una acción humana considerada de efectos mínimos en escala local, sumada a otras tantas "acciones mínimas", puede ocasio-



Fig 51-1. EL ACUÍFERO GUARANÍ. *El sistema acuífero Guaraní abarca una superficie de 1.190.000 km² y se extiende en el subsuelo de Brasil, Paraguay, Uruguay y la Argentina. Se consideró que es el tercer mayor reservorio de agua pura del planeta. La zona comenzó a estudiarse en busca de petróleo, pero se encontró agua, un recurso tan preciado como el anterior. Es de excelente calidad y sirve para múltiples fines. En algunos lugares emerge a la superficie con temperaturas que van desde los 33 °C a los 65 °C, cualidad aplicada al turismo de aguas termales. El área más importante de carga y descarga está justamente donde convergen los límites de la Argentina, Brasil y Paraguay, por lo que, al ser un recurso compartido y estratégico, requiere políticas consensuadas entre los países involucrados para su manejo sustentable, a la vez que es fuente potencial de conflictos. Además, se estima de enorme importancia geopolítica internacional, ante la futura amenaza de escasez de agua potable en el mundo.*

nar grandes modificaciones en la escala global. Por ejemplo, si consideramos el efecto invernadero, el problema se puede analizar a diferentes escalas. La tala de un pequeño bosque seguida de la quema de restos vegetales puede tener consecuencias en el ámbito local y pasar inadvertida en la escala planetaria. Sin embargo, hoy desvela a científicos de todo el mundo el efecto aditivo de la deforestación de muchos pequeños bosques, sistemas naturales que actúan como sumideros de dióxido de carbono, lo cual, sumado a la liberación masiva de gases de la combustión, contribuye a incrementar el efecto invernadero.

Nuestra especie, una de las tantas que han evolucionado en la historia de la vida, es parte de la naturaleza. A su vez, del mismo modo que el resto de las especies, los humanos necesitamos de la naturaleza y la modificamos de múltiples maneras. Por su parte, el sistema constituido por la biosfera, los factores abióticos del planeta y sus interacciones responden modificándose o adecuándose al cambio mientras sus mecanismos de autorregulación lo permitan. Pero el sistema del que formamos parte tiene un límite y, por lo tanto, es necesario tomar conciencia de ello ya que necesitamos el ecosistema terrestre no sólo como condimento de la vida humana, sino como sostén de la vida misma. Estas consideraciones aparentemente obvias adquieren su verdadera y dramática significación cuando se analizan los marcos socioeconómicos en que se desenvuelve la explotación de la naturaleza, las modalidades de producción y los patrones de consumo de las sociedades actuales, como veremos más adelante.

Relaciones naturaleza-sociedad: el medio ambiente

Las ballenas son maravillosos seres vivientes que asombraron y asombran a los humanos desde épocas inmemoriales. En el siglo XIX, parte de Europa se alumbraba con su aceite y con velas hechas con la grasa de la cabeza de cachalotes (sustancia conocida como esperma de ballena). Cuando las ballenas del hemisferio norte comenzaron a mermar, la caza se extendió al hemisferio sur. Buques de las más diversas nacionalidades del hemisferio norte tomaban este recurso del extremo opuesto del planeta. La matanza fue tal que en 1946 debieron ser protegidas por un convenio internacional, ya que se encontraban en peligro de extinción. Hoy ya nadie caza a las ballenas para usar su aceite para alumbrado, pero las flotas japonesas aprovechan un resquicio en los acuerdos internacionales y siguen cazándolas en los mares del hemisferio sur aduciendo "fines de investigación", aunque según denuncias periodísticas recientes su carne aparece en el mercado japonés en forma de hamburguesas (fig. 51-2). En otros países, como en la Argentina, las ballenas francas son desde 1984 "monumento natural nacional" y se han convertido en un recurso turístico que se ha integrado a la economía de la Patagonia.

Una *mirada exclusivamente ecológica* sobre este ejemplo indagaría, por ejemplo, cómo es la cadena alimentaria en la que están involucrados estos animales, pero una *mirada ambiental*, que incorpore las interacciones entre los ecosistemas naturales y la actividad humana, exploraría además cómo afecta la presión de la caza a esa cadena alimentaria así como a las actividades humanas. Para comprender las complejas interacciones que involucra esta última aproximación es necesario considerar variables socioeconómicas y ampliar la perspectiva del análisis. Por ejemplo, si quisiéramos analizar el tema de la conservación de las poblaciones naturales de ballenas en peligro de extinción desde esta perspectiva, deberíamos conocer diversos aspectos ecológicos (la biología de las especies involucradas, sus relaciones alimentarias, su organización social, sus migraciones, su forma de vida y su comportamiento). Pero para comprender el problema en su dimensión ambiental debemos analizar también los factores antrópicos –relacionados con la actividad humana– que se encuentran involucrados en la amenaza de extinción que afecta a estas poblaciones. Deberíamos, entonces, tener también en cuenta la normativa internacional, la demanda del producto en el mercado, la importancia socioeconómica de la actividad pesquera y turística, la cultura o las costumbres de consumo de aquellos pueblos que cazan estos cetáceos, entre otras variables. Como las variables por considerar serían muchas y de muy variada índole, se requeriría una selección cuidadosa de aquellas que resulten relevantes para el problema considerado, tratando de comprender asimismo có-

Ensayo 51-1

La fragilidad de los ecosistemas polares

La presencia de hielo es una de las características sobresalientes de los ecosistemas polares y de la Antártida en particular. Además de los glaciares, que cubren las regiones continentales y dan origen a los témpanos que navegan en el océano, existen otros tipos de hielo, algunos estacionales, otros permanentes, que se originan directamente en las aguas marinas. Las sales presentes en el agua marina son excluidas durante la formación de estos hielos, de modo que al concluir el proceso quedan confinadas en sacos de agua, separados por masas de hielo que presentan salinidades cercanas a las del agua dulce. Una gran parte del hielo así formado cada invierno se derrite a fines de la primavera siguiente. La extensión de la superficie del hielo que rodea a la Antártida varía entonces entre 19 y 4 millones de km² para los meses de septiembre y febrero, respectivamente, aunque existe una gran variabilidad interanual.

Debido a estas fluctuaciones estacionales, la dinámica de las comunidades antárticas se encuentra íntimamente relacionada con la del hielo. Durante el invierno, en el interior del hielo estacional persisten comunidades de microalgas, bacterias y microorganismos capaces de mantenerse y desarrollarse en condiciones de baja salinidad. Cuando aumenta la temperatura, el hielo se derrite y las aguas superficiales reciben una gran cantidad de agua de baja salinidad junto con la comunidad que se alojaba en el interior de esos bloques de hielo. Este proceso modifica la estructura de las diferentes regiones o capas de la columna de agua marina, que alcanza gran estabilidad debido a la presencia de aguas menos densas (de menor salinidad), que descansan sobre otras de mayor densidad (con mayor concentración de sales). Los organismos fotosintéticos presentes en el mar encuentran entonces condiciones favorables para su desarrollo: no sólo porque en la estación cálida aumenta la radiación solar, sino también porque la estabilidad de la capa de agua superficial favorece su permanencia en la porción iluminada (o zona eufótica) del océano. De esta forma, importantes floraciones de fitoplancton con una proporción alta de microalgas silíceas se desarrollan cada año en esta región conocida como "zona de hielo marginal" (ZHM). En contraste, en áreas de aguas permanentemente libres de hielo, la biomasa fitoplanctónica es muy inferior.

A la productividad primaria se acopla la proliferación de los herbívoros, que ajustan su crecimiento a la disponibilidad de alimento. Dos de los herbívoros más importantes de las redes tróficas antárticas son el krill, *Euphausia superba*, un crustáceo, y los tunicados del grupo de las salpas, en especial *Salpa thompsoni* (Tunicata) (véase cap. 29, Aparición de la notocorda: los cordados). El ciclo de vida del krill se encuentra relacionado con la estacionalidad del hielo de diversas maneras: no sólo la alimentación de los adultos se vincula con las floraciones algales en la ZHM, sino que los estadios juveniles encuentran alimento y refugio de los depredadores bajo el hielo durante el invierno. Más aún, se ha observado que existe una correlación positiva entre la densidad de krill y la extensión y la duración de la cobertura de hielo durante el invierno precedente. Desde hace ya varias décadas se considera a este organismo como el nexo más importante entre los niveles inferiores de la red trófica y los depredadores de niveles tróficos mayores, como peces, aves y mamíferos. Las salpas, por otra parte, son filtradores planctónicos eficientes en ambientes donde las concentraciones de partículas (como el fitoplancton) no son muy elevadas, tal como ocurre en la mayor parte de las aguas antárticas. Esto propicia una tasa alta de crecimiento y reproducción, tanto sexual como asexual, mediante estolones. Su distribución espacial se limita a regiones de aguas menos frías que las que corresponden a la distribución del krill. Debido al alto contenido en agua de su cuerpo y a su bajo valor nutritivo, las salpas no constituyen una fuente importante de alimento más que para algunas especies de peces.

Debido al calentamiento global del planeta, producto de los cambios ocurridos en la atmósfera, en los últimos 40 años pudo observarse una disminución importante en la extensión del hielo marino estacional en varios sectores de la Antártida. Además de su relación directa con la disminución de la superficie del mar donde se ve favorecida la fotosíntesis y por lo tanto el intercambio de CO_2 entre la atmósfera y el océano, esto impacta sobre la calidad y la disponibilidad del alimento para los herbívoros del ecosistema antártico, en especial para el krill. Si bien la explotación de nichos ecológicos diferentes así como una distribución geográfica excluyente hacían poco probable una superposición entre krill y salpas, en los últimos años se ha observado que en zonas como la península Antártica se produce una competencia por recursos comunes entre ambas especies. Se constató asimismo que, en situación de coexistencia, la presencia de salpas opera como una influencia negativa sobre el crecimiento larval del krill. Por otro lado, estudios recientes mostraron que el tamaño poblacional de este crustáceo en la Antártida se ha reducido, tal como lo preveían modelos de competencia propuestos para este caso hace alrededor de una década, dejando espacio al desarrollo de las salpas. Éstas, a su vez, han aumentado en densidad en latitudes más bajas en la región.

¿Qué consecuencias tendrán estos cambios en la estructura del ecosistema antártico? Es prematuro sacar conclusiones acerca del impacto que el cambio en la dinámica del hielo y en la abundancia relativa de los distintos grupos del zooplancton tendrán sobre el resto del ecosistema. Para ello deben tenerse en cuenta otros factores, como la variación interanual en la composición etaria de las poblaciones de krill. La proporción de adultos de la población de Krill, por ejemplo, se ha identificado como una de las principales variables que influyen en la densidad de la población de uno de sus predadores, los pingüinos de Adelia (*Pygoscelis adeliae*). Las interacciones que se establecen en las tramas tróficas son múltiples y algunos de los resultados que pueden producir los cambios en curso pueden ser impredecibles. Es posible que los cambios relativos a la dinámica y la extensión de la superficie del hielo relacionados con el incremento de temperatura del aire estén desplazando el equilibrio del ecosistema antártico hacia uno diferente del descrito hace algunas décadas. Una de las consecuencias más probables será la pérdida de biodiversidad.



Fig 51-2. BARCO BALLENERO. *Las ballenas están protegidas por la Convención Internacional para la reglamentación de la caza de la ballenas firmada en Washington en 1946 por sólo 16 países. En muchos países cuentan con regímenes especiales de protección, sin embargo, la caza continúa.*

ENSAYO 51-2

El problema del agua

C/S

La competencia por los usos del agua es una de las encrucijadas que está enfrentando la humanidad en los comienzos de un nuevo milenio: mientras que la población mundial se duplicó desde comienzos de 1900, el consumo de agua global se sextuplicó y la demanda de agua para las industrias se multiplicó por diez. Sin embargo, la dotación total de agua es aproximadamente la misma. En la actualidad, una persona de cada cinco no tiene acceso al agua potable y casi una de cada tres no dispone de medios de saneamiento adecuados. Todos los organismos ambientales internacionales y regionales dedican esfuerzos al tema, sobre todo a la capacitación de expertos. El año 2003 fue declarado Año Internacional del Agua Potable por las Naciones Unidas, bajo el slogan: *"Agua: no la tenemos tan segura"*.

América Latina y el Caribe constituyen la región del mundo con mayor dotación de agua por habitante. Paradójicamente, la Organización Panamericana de la Salud (OPS) ha informado que en esta región sólo 86 millones de personas están conectadas a redes de agua potable, en tanto que 130 millones aún no tienen acceso a este valioso recurso.

El agua es un recurso escaso, pero permanentemente renovado. Sólo el 0,003% del volumen total del agua de nuestro planeta es agua dulce, accesible para el consumo humano. De ese porcentaje, el 70% se utiliza para el riego. Son muchas las regiones cultivadas del planeta de las cuales depende la seguridad alimentaria de sus poblaciones, que requieren agua adicional para riego durante la estación seca. Pero la gran mayoría de las áreas de riego, logradas a menudo a costa de ingentes gastos en embalses y redes de riego y drenaje, aún aplican tecnologías primitivas cuya eficiencia es aún muy limitada, de modo que sólo se aprovecha un 40% del agua potencialmente disponible. La pérdida del recurso puede ocurrir por mala captación, por mala distribución, por contaminación de las fuentes, por usos y aplicación de tecnologías donde la economía del agua no es prioritaria y también por un mal manejo de los suelos y de la cobertura vegetal. Todas estas causas están ligadas al accionar humano.

El agua dulce se puede obtener a partir de cuerpos de agua superficiales, como: lagos, ríos y arroyos, o de acuíferos (depósitos de agua subterráneos) donde haya estratos sedimentarios capaces de acumular capas de agua que luego pueda ser bombeada a la superficie. En el primer caso, la recarga por lluvias y deshielos es rápida, así como el desplazamiento de masas de agua a lo largo de la cuenca; en cambio, los acuíferos subterráneos son de recarga y desplazamiento mucho más lentos. Asimismo, existen grandes reservas aún inexplotadas. El manejo del agua y la preservación de su calidad, temas que tradicionalmente fueron tratados como una cuestión de Estado, se convierten cada vez más en aspectos críticos del desarrollo de las sociedades: se requieren leyes reguladoras del uso y de la devolución del agua al ambiente cada vez más precisas, modernas y bien informadas, bases tecnológicas sólidas para su aprovechamiento, organismos idóneos para vigilar el control de cumplimiento y, además, un fuerte poder político decidido a hacer cumplir las normas. Una de las herramientas a las que se ha apelado con éxito –cuando fue posible aplicarla– es el gerenciamiento del manejo del agua mediante Comités de Cuenca, en los que tienen representación todas las partes interesadas (pobladores, autoridades, ONG, industrias, especialistas), que permiten consensuar enfoques globales. De esa forma se tiende a regular los usos para que los distintos sectores y actividades que necesitan el agua no se interfieran e invaliden mutuamente como suele ocurrir cuando los asentamientos de aguas arriba usan como cloaca los ríos que deben utilizar para consumo e higiene quienes están aguas abajo, o cuando se realizan embalses aguas arriba que inhiben el uso del recurso aguas abajo.

El debate de este problema es necesariamente político, ya que involucra a diversos sectores que en muchos casos tienen intereses

ENSAYO 51-2 (Cont.)
El problema del agua

divergentes. Un ejemplo de ello es la actual discusión alrededor del inmenso acuífero Guaraní, confinado bajo parte del territorio sur de Brasil, Paraguay, Uruguay y noreste de la Argentina. El 22 de mayo de 2003 se reunieron en Montevideo los representantes del Banco Mundial y los países que integran el Mercosur (Brasil, Paraguay, Uruguay y Argentina). Allí se firmaron los acuerdos necesarios para llevar adelante el Proyecto de Protección Ambiental y Desarrollo Sustentable del Acuífero Guaraní. Este proyecto será financiado principalmente por el Banco Mundial; los gobiernos de Holanda y Alemania, la Agencia Internacional de Energía Atómica y la OEA. Este acuerdo permitirá el acceso y el manejo de la información estratégica sobre el acuífero Guaraní, una de las más importantes reservas subterráneas de agua dulce del mundo, por parte de las mismas entidades que financian el proyecto. Estas entidades presionan desde hace años a los países latinoamericanos para que privaticen sus compañías de agua y se encuentran, además, estrechamente ligadas a grandes grupos económicos de los países centrales. Hay muchos ejemplos de este tipo de manejos, entre ellos las concesiones en la Argentina, en Filipinas y otros países, donde la privatización del servicio de agua potable entrañó aumentos de precios que se transformaron en un factor más de marginación social al afectar más a los sectores de bajos ingresos. En marzo de 2003 tuvo lugar en la ciudad de Cotia, Brasil, el Foro Social del Agua, que consideró que el agua es *un bien de la humanidad, un derecho humano y universal, y no sólo un recurso renovable con valor económico que puede ser tratado como una mercancía*, de la forma que pretenden quienes quieren privatizarla. El foro se proclamó contra toda tentativa de privatización y exportación del agua en beneficio de las empresas privadas.

El manejo del agua es, así, otro de los puntos críticos en las relaciones de las sociedades con la naturaleza que las sustenta. Como la mayoría de los problemas ambientales, la solución no es cuestión de iniciativas individuales, como cerrar bien una canilla o reparar un pequeña pérdida, sino de tomas de decisión colectivas a escala de país y región: se trata de problemas socioambientales y es a ese nivel en el que deben resolverse.

mo interactúan. Ese tipo de vinculaciones entre aspectos de la naturaleza y de las sociedades se denominan *relaciones ambientales* o, en algunas regiones de Latinoamérica, *medioambientales*. El *ambiente* o *medio ambiente* sería así la entidad resultante de esas interacciones.

El concepto de **ambiente** es diferente según las distintas disciplinas. Para los físicos y los químicos, el ambiente es todo aquello que no forma parte del sistema en estudio, pero que lo rodea y lo condiciona. En las ramas de la biología que se ocupan del estudio de niveles de organización molecular, celular y organísmico, se considera una representación similar del ambiente. Sin embargo, cuando se trata del análisis de la historia evolutiva de los organismos, se advierte que existe una serie de interacciones recíprocas entre factores bióticos y abióticos, de manera tal que los organismos no "padecen" el ambiente, sino que también lo modifican y lo construyen. Por su parte, en ecología, la noción de ambiente se integra de manera más íntima, dado que los factores abióticos forman parte integral del objeto de estudio, tanto en lo que se refiere a ecosistemas como a la biosfera. Finalmente, el concepto de ambiente se complejiza aún más cuando se incorpora también a las sociedades humanas. Como ya se mencionó, resulta claro que en la actualidad prácticamente no existe ecosistema en el mundo que no haya sido afectado en forma directa o indirecta por las sociedades humanas. En este contexto se considera que el ambiente es el resultado de la interacción entre los sistemas sociales y los sistemas naturales (fig. 51-3). De acuerdo con esta interpretación, el ambiente no es lo que está afuera y nos condiciona, sino que formamos parte de él.

Nosotros, los humanos, en nuestras diversas y complejas sociedades interactuamos con la complejidad de la naturaleza.

Ésta no es una idea sencilla, ya que se trata de un concepto que implica la interacción de dos subsistemas a su vez muy complejos y de distinta naturaleza y, por lo tanto, abordables por disciplinas diferentes que van desde la climatología y la biología, por un lado, a la antropología, la historia y la economía, por el otro. Por lo tanto, la comprensión de una cuestión ambiental requiere un enfoque multidisciplinario y a la vez integrador, que no se agota en un abordaje exclusivamente biológico.

La naturaleza provee a las sociedades de recursos y funciones útiles. Las sociedades intervienen sobre la naturaleza según su cultura y, a su vez, los sistemas naturales responden ante esas intervenciones. En

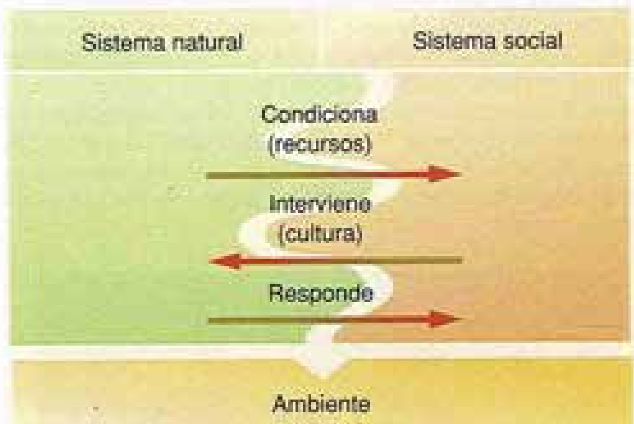


Fig 51-3. EL MEDIO AMBIENTE COMO RESULTADO DE LAS INTERACCIONES ENTRE LOS SISTEMAS NATURALES Y LOS SOCIALES. *La concepción de medio ambiente simplemente como entorno ha sido superada por aquella que incluye a los sistemas sociales. Según esta posición, los sistemas naturales condicionan a los sistemas sociales a través de los recursos que potencialmente pueden proporcionar y, a su vez, los sistemas sociales intervienen sobre los naturales a través de la cultura, que incluye las tecnologías aplicadas.*

WWW Galería de imágenes

Ensayo 51-3

La globalización de la biota

Desde las últimas dos décadas del siglo XX y hasta el presente, nuestro planeta se encuentra atravesando el proceso conocido como *globalización*. En sentido amplio, este proceso considera al mundo como una unidad y opera a través del incremento y del fortalecimiento de las interrelaciones entre sociedades situadas en distintos lugares, sin importar cuán alejadas se encuentren entre sí. Basta simplemente con leer los periódicos o mirar los noticieros de la televisión para darse cuenta de que los efectos positivos y negativos de este proceso se experimentan en diversos niveles, tanto políticos y económicos como culturales y sociales. Sin embargo, existen otros ámbitos que, pese a no estar tan presentes en la difusión como los anteriores, también experimentan sus consecuencias. El plano ecológico es, sin lugar a dudas, uno de ellos.

La actual homogeneización de la biota, relacionada con la acelerada pérdida de biodiversidad, es consecuencia casi exclusiva de la actividad humana en este nuevo escenario globalizado, que crecientemente disminuye las diferencias entre ecosistemas a través de múltiples vías. La principal causa de este proceso de homogeneización es el cambio en las modalidades de uso de la tierra, dado principalmente por la intensificación de la agricultura. La segunda mitad del siglo XX asistió a una revolución sin precedentes en las prácticas agrícolas (véase ensayo 51-5, *Ecosistemas agrícolas y un mundo hambriento*). El aumento de la productividad fue el objetivo primordial, promovido mediante la aplicación de subsidios tanto tecnológicos como económicos. La consecuencia directa de estos cambios, que en los últimos años se han profundizado y acelerado, es una disminución de la diversidad de los cultivos y una uniformización de las prácticas agrícolas. La vieja estructura diversa y heterogénea del hábitat fue reemplazada por un nuevo nivel de homogeneidad entre regiones, paisajes y parcelas. La estandarización de las políticas agrícolas, la concentración y el aumento del tamaño de las unidades productivas, la simplificación de las rotaciones entre cultivos, la eliminación de las áreas sin cultivo y de los bordes de los campos, la mecanización, el riego, la ingeniería genética son, entre otros, los principales aspectos de estos cambios. Un dato significativo que permite dimensionar el actual estrechamiento de la diversidad de los cultivos es que de alrededor de 5.000 plantas comestibles domesticadas por la humanidad, sólo 150 se comercializan en la actualidad a nivel mundial. Por su parte, las especies de animales domésticos que aportan a la producción pecuaria también son pocas y, al igual que los cultivos, cada vez están representadas por poblaciones menos diversas.



Impacto de las actividades humanas en la homogeneización de la biota. Limnoperna fortunei, mejillón dorado del sudeste asiático que actualmente experimenta una rápida dispersión en América del Sur debido al impacto de la actividad humana.

Las modificaciones en el uso de la tierra traen aparejadas otras consecuencias importantes, como la pérdida de especies nativas y diversas alteraciones en el funcionamiento de los ecosistemas naturales. La actual tasa de extinción de especies es una de las más altas en la historia de la vida en la Tierra, lo cual permite anticipar que, de continuar a este ritmo, durante los próximos 100 años desaparecerán entre el 25% y el 50% de las especies actuales.

A su vez, la disminución de la heterogeneidad de hábitats conlleva una modificación de los ciclos biogeoquímicos y/o en la disponibilidad de nutrientes en el suelo. Por ejemplo, la incorporación de cultivos de alto rendimiento, adaptados a un estrecho rango de condiciones ambientales con algún grado de manipulación genética, ha forzado la utilización de tecnologías como la fertilización y el riego. Al mismo tiempo, la globalización ha aumentado dramáticamente las oportunidades para que plantas y animales colonicen lugares lejanos a su origen, convirtiéndose en algunos casos en pestes o malezas. El hombre mueve consigo alrededor del mundo a estas especies denominadas invasoras de forma deliberada o accidental. Un ejemplo de ello es el caso de las semillas de malezas que se mezclan con las semillas de cultivos importados y así son introducidas en nuevos ambientes. Las invasiones pueden ocurrir en ecosistemas variados situados en distintos continentes e involucran a diversos grupos taxonómicos.

Muchas especies invasoras se han convertido en parte de las comunidades naturales, sin consecuencias demasiado obvias, pero otras han sido responsables de llevar las especies nativas a la extinción, modificando a las comunidades de distintas y significativas maneras. Por ejemplo, el mejillón dorado (*Limnoperna fortunei*) de agua dulce del sudeste de Asia, se está expandiendo a otros continentes, ya que presenta una gran capacidad de reproducirse una vez que invadió un nuevo ambiente. En el año 1991 se descubrió su presencia por primera vez en el estuario del Río de la Plata con una densidad de 4-5 individuos/m^2; tres años después su densidad era de 150.000 individuos/m^2. Se supone que su dispersión está favorecida por actividades humanas, ya que es trasladado en forma accidental en los barcos comerciales y de recreación. Actualmente también se lo puede encontrar en Uruguay, Paraguay y Brasil (se detectó en las estaciones hidroeléctricas de Itaipú y Yaciretá). Este bivalvo se asienta sobre una gran variedad de sustratos duros naturales o artificiales como paredes o tubos, lo que provoca un gran impacto económico (obstrucción de tubos/caños, oclusión de filtros, corrosión de las superficies que coloniza). Además, su presencia ha introducido grandes cambios en las comunidades de macroinvertebrados de los ríos que ha colonizado recientemente.

La introducción de especies debe ser reconocida como un componente importante del cambio global, ya que los efectos de las inva-

ENSAYO 51-3 *(Cont.)*

La globalización de la biota

siones impactan a diferentes escalas e implican consecuencias graves para las economías de todo el planeta.

Desde cualquier perspectiva, la problemática de las invasiones biológicas, así como la elección de tecnologías apropiadas para la producción agropecuaria, pone en evidencia que el enorme conjunto de desafíos ecológicos asociados con la globalización de la biota sólo podrán enfrentarse si se abordan con un enfoque interdisciplinario y se evalúan diferentes alternativas en un marco amplio y participativo que incluya al conjunto de los actores involucrados.

ENSAYO 51-4

Lluvia ácida y el deterioro de los bosques

La lluvia ácida es uno de los problemas de contaminación más graves que hoy en día enfrentamos en todo el mundo. El pH promedio del agua de lluvia normal es de alrededor de 5,6 (levemente ácida) como resultado de la combinación del CO_2 con el vapor de agua, lo que produce ácido carbónico. En la década de 1920, sin embargo, el pH de la lluvia y de la nieve en Escandinavia comenzó a decaer y en la década de 1950 se observaron fenómenos similares en distintas zonas de Europa y el nordeste de los Estados Unidos. El descenso del pH se atribuye fundamentalmente a dos ácidos adicionales presentes en el agua de lluvia: el ácido sulfúrico (H_2SO_4) y el ácido nítrico (HNO_3), que en solución acuosa liberan iones hidrógeno. Estos ácidos se forman cuando los óxidos gaseosos del azufre y del nitrógeno reaccionan con el vapor de agua y otros gases del aire. Estos dos compuestos son liberados a la atmósfera por algunos procesos naturales como las erupciones volcánicas, pero cantidades mucho mayores son liberadas como resultado de las actividades humanas, en particular por la combustión. Los óxidos sulfurosos pueden ser dañinos para la vegetación, hecho que se puso en evidencia a principios del siglo pasado, cuando se inauguró una gran fundición de cobre en un área montañosa en Tennessee, en los Estados Unidos. A los pocos años, alrededor de la fundición, donde poco antes había un bosque exuberante, toda la vegetación había muerto. La solución ideada para este problema, y que aún se usa, consistió en construir chimeneas muy altas, de modo que el viento llevase los contaminantes lejos del área inmediata. Se supuso que éstos se dispersarían tanto que resultarían inofensivos. Sin embargo, en la década de 1960 se observó que los óxidos de azufre descargados por las altas chimeneas son llevados a cientos o miles de kilómetros según los vientos dominantes y luego regresan a la tierra con la lluvia y la nieve. Lo que en principio fue un problema local se transformó en un problema internacional por una razón muy simple: los contaminantes no respetan límites políticos.

Las consecuencias biológicas de la lluvia ácida dependen en parte de las características del suelo y de las rocas subyacentes sobre las cuales cae. En áreas donde la roca principal es la piedra caliza (carbonato de calcio), se amortigua la acidificación del suelo, los lagos y las corrientes de agua.

Los efectos de la lluvia ácida sobre las plantas dependen tanto de las especies como de las condiciones del suelo. Entre los efectos observados se cuentan la germinación reducida de semillas, la disminución en la cantidad de plántulas que maduran, la reducción en el crecimiento y en la resistencia a las enfermedades. Si el suelo no está amortiguado adecuadamente, los nutrientes esenciales se pierden y, por lo tanto, no están disponibles para las plantas.

Las consecuencias potenciales de sus efectos sobre los sistemas biológicos son inmensas: bajo rendimiento de los cultivos, reducción en la producción de madera, necesidad de cantidades mayores de fertilizantes costosos para compensar la falta de nutrientes, pérdida de importantes áreas de pesca en aguas dulces y, posiblemente, también de los bosques. Por lo tanto, si se permite que continúen las condiciones que crean la lluvia ácida (o incluso la incrementan), el costo económico y social es potencialmente muy grande.

Investigadores de muchas disciplinas están dedicados actualmente a la investigación con el fin de lograr una mayor comprensión de las causas y los efectos de la lluvia ácida y las posibles consecuencias de las soluciones propuestas. Aunque los científicos pueden proporcionar información de utilidad, las decisiones son esencialmente de tipo social y económico y deben adoptarse por medio de procedimientos democráticos.

este análisis, la humanidad no puede ser considerada como un todo único y homogéneo: lo que es indispensable para un pueblo puede pasar inadvertido o no ser considerado por otro; la acción de un pueblo puede contraponerse a la de otro. Tal es el caso de los numerosos cultivos desarrollados durante milenios por los incas, que fueron desestimados y abandonados por los españoles y que ahora se intentan recuperar debido a sus notables propiedades nutritivas. También hemos visto cómo se contraponen los intereses argentinos con los japoneses en el ejemplo de las ballenas.

Cuando se trata de analizar cuestiones ambientales, el ser humano no puede ser tomado en forma aislada, porque no son las acciones de un solo hombre las que provocan cambios en la naturaleza, sino las

prácticas de las sociedades, con sus culturas y sus tecnologías. Incluso una misma sociedad puede cambiar su relación con la naturaleza a lo largo del tiempo: para los europeos las ballenas fueron su fuente principal de iluminación hasta que aprovecharon los derivados del petróleo. En el siglo XIX fueron sus más importantes cazadores y hoy los grupos ecologistas que más presión ejercen para evitar su caza son de origen europeo. Del mismo modo, dentro de una misma sociedad, distintos grupos sociales establecen diferentes vínculos con el entorno natural.

Esta perspectiva ambiental que incluye a las sociedades humanas y sus particularidades culturales y sociales como parte del sistema analizado, permite superar las dos posturas tradicionales con las que concebían de manera contrastante las relaciones naturaleza-sociedad: aquella en la que el ser humano se consideraba el dueño y señor de la naturaleza y por ello tomaba de ella todo lo que podía sin previsión alguna, y la visión opuesta, en la que predomina la idea de no alterar el medio natural y que promueve el proteccionismo extremo de las poblaciones naturales, aun a costa de inhibir el uso de recursos naturales tradicionales, con el consecuente aumento de la vulnerabilidad de pueblos que dependen de ellos para su subsistencia. La inclusión de la dimensión social en la temática ambiental previene esta polarización, que ya ha demostrado ser inadecuada e ineficaz.

Recursos y funciones naturales

El concepto de recurso natural es de origen económico y se refiere a todos aquellos componentes de la naturaleza que las sociedades utilizan para su abastecimiento y bienestar, tengan o no un valor monetario. El agua, recurso indispensable, tiene un costo económico dado por el valor del servicio de potabilizarla y depositarla en nuestro domicilio (véase ensayo 51-2, *El problema del agua*). El aire, igualmente indispensable, no tiene un precio en moneda. La luz sólo tiene un precio en determinadas situaciones: una vivienda bien asoleada y luminosa suele tener un precio algo más alto que otra similar pero más oscura.

Una forma tradicional de clasificar los recursos naturales es la distinción entre recursos naturales renovables y no renovables.

- Los recursos renovables son los que se reciclan o reproducen por mecanismos diversos: el agua, por ejemplo, se renueva conforme su ciclo en la naturaleza. Los seres vivos en general se reponen constantemente a través de la reproducción. Numerosos métodos de estudio permiten conocer cuál es la tasa de explotación capaz de asegurar un uso a perpetuidad, estimando una tasa de extracción que no supere umbrales críticos que puedan poner en peligro la continuidad del recurso. Una herramienta para programar el uso sustentable de un recurso renovable es, por ejemplo, el uso de modelos que permiten conocer la dinámica de crecimiento de las poblaciones naturales (véase cap. 47, Patrones de crecimiento de la población).
- Los recursos no renovables son principalmente los recursos minerales. Entre ellos algunos, como los metales, pese a no ser renovables suelen ser reciclables, de modo que permiten un uso repetido. Pero los recursos minerales energéticos como el petróleo, el gas, el carbón o la turba ceden su energía a través de la combustión de modo que no se reciclan o lo hacen en tiempos geológicos poco compatibles con el ritmo de las necesidades humanas.

Permanentemente se estudian nuevas fuentes y tecnologías de obtención de recursos no renovables, incluso por explotación de los fondos marinos.

La identificación de recursos naturales renovables que tradicionalmente se extraen de la naturaleza resulta bastante sencilla: incluyen maderas, leña, hierbas medicinales y animales silvestres. Al mismo tiempo, en la actualidad, cuando se trata de describir el *valor de los* **recursos naturales**, se prioriza otro concepto más complejo y más abarcador, que se refiere al uso y la explotación, no ya de productos que se extraen, sino de *funciones y actividades que realizan los ecosistemas*.

Las funciones que desempeñan los recursos naturales tienen un valor económico, que potencialmente puede perderse o resultar disminuido como consecuencia de los patrones de producción y consumo de las sociedades que interactúan con estos recursos.

Las intervenciones humanas en los sistemas naturales, además de los beneficios que se proponen obtener, siempre llevan aparejado cierto deterioro del ambiente, concepto conocido como *costo ambiental*. Para estimar el costo ambiental en cada caso es necesario definir previamente cuál es el beneficio que está proporcionando el recurso natural potencialmente afectado.

Tomemos como ejemplo el caso de un bosque situado en la parte alta de una montaña. Una función ecosistémica importante de este tipo de bosques es la intercepción y la captación del agua de lluvia, lo que limita posibles inundaciones en la base de la montaña y, a su vez, protege de la erosión al terreno en pendiente. Éste sería entonces el beneficio que proporcionan las funciones de este ecosistema.

Si se considera la posibilidad de talar el bosque en el análisis de costos y beneficios, debería incorporarse el costo ambiental, que podría calcularse en términos de cuánto costaría reponer embalses, caminos, puentes y cultivos deteriorados aguas abajo, si el agua corriera sin regulación ni control por esas mismas pendientes. Además, en el caso analizado deberían tenerse en cuenta otras funciones ecosistémicas que están ocurriendo al mismo tiempo: la función de fotosíntesis permite reducir los niveles de dióxido de carbono, los cuales en el presente se encuentran en aumento como resultado de cambios globales, y la actividad de abejas e insectos polinizadores permite la reproducción de una gran cantidad de especies vegetales, entre otras. Otro ejemplo de función que involucra un beneficio económico es la actividad de las cadenas de microorganismos descomponedores que intervienen en el reciclado de nutrientes, luego de cada cosecha (véase cap. 49, Los saprófagos). Esta reposición anual de la fertilidad química es una de las funciones de los agroecosistemas que se explotan en el cultivo de los campos agrícolas.

La consideración de los beneficios económicos que proporcionan los ecosistemas y sus funciones debería conducir en muchos casos a la implementación de políticas más cautelosas para la explotación de diversos recursos naturales.

El principal problema que actualmente funciona como limitante de usos más conservadores, tanto de los recursos como de las funciones naturales, es que los ritmos de demanda que las sociedades humanas tienen de ambos son mucho más rápidos que los tiempos de reposición natural, especialmente de las sociedades de los países centrales cuyos niveles de consumo son cada vez más elevados. Estos ritmos de demanda y de reposición, a su vez, están regidos por la tasa de ganancia que esperan obtener quienes lideran y manejan los mercados mundiales de cada recurso. En casi todos los países, los principales recursos o los recursos estratégicos están sujetos a decisiones muy concentra-

Recuadro 51-1

¿Uso racional o uso sustentable?

C/S

Diversos problemas ambientales derivan del desajuste que provoca la sobreexplotación de recursos naturales o de las formas de explotación no acompasadas con los ritmos de reposición. Frente a estos efectos, con frecuencia se reclama el *uso racional* de los recursos naturales, en referencia a un uso conservador. Sin embargo, no tiene sentido apelar a la racionalidad del uso de los recursos en abstracto. Cuando los recursos se explotan en forma dispendiosa, puede haber intereses cuya racionalidad consiste en lucrar con esa situación. También existen grupos que no sobrevivirían si procedieran a un uso conservador porque se trata de poblaciones pobres que sobreexplotan sus recursos al no tener otros medios de subsistencia. Es decir, predominan racionalidades exclusiva o predominantemente económicas y de corto plazo, ya sea por afán de lucro o por imposibilidad de actuar de otra forma.

La alternativa es abastecer las necesidades de las actuales poblaciones humanas considerando la necesidad material y el compromiso moral de que generaciones futuras puedan seguir utilizando los recursos ambientales a largo plazo. Esta es la definición de uso sustentable: satisfacer las necesidades de los grupos sociales mediante una planificación consensuada y participativa del aprovechamiento, conservación y rehabilitación de los recursos naturales. Hacer uso sustentable de los recursos de nuestro planeta es un desafío, ya que invita a solidarizarse con generaciones que no conoceremos, aun cuando no hayamos contado con tal solidaridad por parte de nuestros ancestros. Esa dificultad no debe desalentar la adopción de un criterio de este tipo y la promoción, a través de la educación de las nuevas generaciones, de la idea de sustentabilidad y justicia ambiental.

das en pocos núcleos de gran poder económico. Aunque estos grupos también tienen la opción de proceder a usos conservadores si consideraran que de esa forma se aseguran la continuidad de sus negocios, suelen optar por la obtención de mayores ganancias a corto plazo que compromete la sustentabilidad de un patrimonio natural que pertenece a toda la sociedad, a las generaciones presentes y a las futuras (recuadro 51-1, *¿Uso racional o uso sustentable?*).

Formas de intervención

Las formas en que las sociedades se relacionan con los sistemas naturales pueden variar en el tiempo, según el recurso o el grupo humano. Las intervenciones humanas en los sistemas naturales pueden clasificarse en forma simplificada de la siguiente manera:

- *Extracciones de elementos provistos por la naturaleza.* Son procesos de retiro selectivo de elementos o productos de los sistemas naturales en los que no se aporta ningún otro en su reemplazo.
- *Introducciones de especies exóticas u organismos modificados genéticamente.* En este tipo de intervenciones, consideradas como contaminación biológica, las especies pueden ser introducidas en forma intencional o inadvertida y potencialmente pueden cambiar las relaciones entre las especies nativas.
- *Reemplazos.* Constituyen el cambio total o parcial de un ecosistema natural por otro, tales como agrosistemas, ciudades, carreteras o embalses. En estos casos, a diferencia de las extracciones, se modifican las relaciones interespecíficas, el ciclo de la materia y el flujo de la energía en la naturaleza con aportes que provienen del grupo social interviniente.
- *Uso de funciones naturales.* Las sociedades no sólo usan de la naturaleza cosas materiales, sino también sus funciones. El viento movió por siglos a los molinos y a los barcos. Las sociedades usan y abusan de la capacidad de dispersión, dilución o reciclado de la naturaleza y así originan contaminaciones.
- *Intervenciones combinadas.* Las acciones de las sociedades son complejas y combinan diferentes tipos de intervención. Una explotación agropecuaria moderna puede combinar el reemplazo del sistema natural, la introducción de organismos modificados genéticamente y la acumulación contaminante de fertilizantes o agroquímicos en suelos y arroyos próximos. Otro caso clásico son las guerras, con efectos devastadores sobre el sistema natural, extracciones desmesuradas de recursos, cambios de hábitats y contaminación, además de los efectos centrales sobre las propias sociedades humanas.

Extracciones de recursos renovables y no renovables

Este tipo de intervenciones, que consisten en la extracción de recursos de sus ambientes naturales, no tienen costo de producción del recurso y, por lo tanto, las sociedades sólo invierten en los procesos requeridos para retirar el componente de la naturaleza que resulta de interés, sin reponer nada a cambio. La obtención de minerales, fauna o vegetación silvestre implica localizar el recurso y extraerlo, pero en general no se tiene en consideración la factibilidad o no de su reposición. En estos casos debemos diferenciar entre los **recursos renovables** y aquellos que no lo son. En los primeros, el uso conservador debería acompasar la tasa de extracción con la tasa de regeneración natural o artificial del recurso, mientras que en los segundos la extracción siempre implicará una merma en las existencias. Lamentablemente hay infinidad de casos, como el de las ballenas (recuadro 51-2, *Los saberes y sus usos*), o el de la merluza común en el mar Argentino (fig. 51-4), en los que estos criterios no se han tenido en cuenta y es el propio hombre el que ha convertido recursos potencialmente renovables en **recursos no renovables**, lo cual ha ocasionado, por ejemplo, la desaparición de numerosas especies. Como vimos en el ejemplo de las ballenas, la extrac-

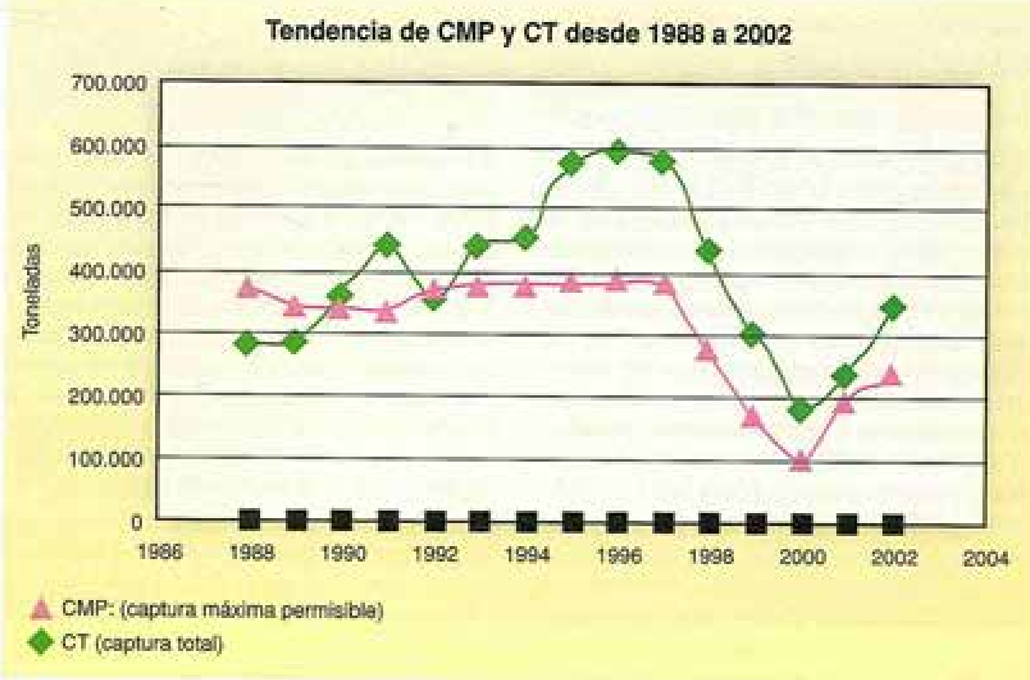


Fig. 51-4. CAPTURA MÁXIMA PERMITIDA Y CAPTURA TOTAL DE LA MERLUZA COMÚN (MERLUCCIUS HUBBSI) ENTRE 1988 Y 2002 EN EL LITORAL ATLÁNTICO ARGENTINO. *La merluza común es un pez muy apreciado por su carne en el litoral atlántico argentino. De él depende prácticamente toda la industria pesquera. No obstante, su sobreexplotación ha llevado a que se fijen cupos de captura a partir de 1988, pero sólo se respetaron los primeros años. En la actualidad, este recurso continúa siendo sobreexplotado a pesar de su situación de emergencia. (Fuente: Dirección Nacional de Pesca y Acuicultura de la Nación Argentina. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero. En: Espíndola, José, 2004. "Análisis de la situación de la merluza común. Aspectos legales, socioeconómicos, tecnológicos y ambientales" - Tesina de licenciatura.)*

Recuadro 51-2

Los saberes y sus usos

C/S

El conocimiento de la dinámica poblacional es fundamental para evitar la extinción de las poblaciones naturales que están sujetas a una explotación comercial (véase cap. 47, Propiedades de las poblaciones). Sin embargo, en algunos casos resulta paradójico el uso que hacen de este tipo de información una media docena de países poseedores de flotas balleneras, vinculados a través de acuerdos comerciales. Sobre la base de las curvas de reposición de poblaciones naturales, estos países acuerdan la interrupción periódica de la caza para que esas poblaciones se recuperen y lleguen a densidades económicamente interesantes. En otros casos, no es la rentabilidad de la explotación el factor decisivo para limitar la caza. Un ejemplo de ello fue el que protagonizó Canadá, al interrumpir la caza de focas arca debido a las presiones que grupos conservacionistas realizaron en la década de 1980. Sin embargo, recientemente este país reinició la caza de ejemplares juveniles. El pretexto para esa decisión fue que un exceso de focas arca, que se alimentan de bacalaos, disminuía el rendimiento de este recurso pesquero. Curiosamente la decisión fue tomada en momentos en que la piel de las focas comenzaba a ser más apreciada, de modo que su valor comercial se encontraba en aumento.

ción conservadora de un recurso vivo supone, además de considerar las variables económicas, conocer sus características biológicas y sus relaciones con los factores abióticos del ambiente.

Introducción de especies exóticas

La introducción de especies exóticas puede actuar como una contaminación biológica y afectar la regulación de las cadenas tróficas, ya que las especies introducidas pueden competir con las especies nativas, alimentarse de ellas o parasitarlas sin control. Si bien en muchos casos las especies exóticas no logran subsistir en el nuevo hábitat, hay sobrados ejemplos de que al introducirse en un ambiente en el que no están presentes sus controles naturales –como sus propios parásitos o predadores–, las especies exóticas suelen presentar crecimientos explosivos que afectan al hombre o bien desplazan a las especies nativas (véase ensayo 51-3, *La globalización de la biota*). La facilitación del transporte alrededor del mundo ha aumentado el riesgo de introducciones involuntarias. Tal es el caso de la hormiga *Linepithema humile* (llamada "hormiga argentina") (fig. 51-5).

Un caso particular de introducción de nuevas especies o variedades es el representado por los organismos modificados genéticamente (OMG) (véase cap. 14, ensayo 14-1, *El Proyecto Genoma*

Humano). Estos organismos se obtienen en laboratorio con el fin de mejorar alguna cualidad de interés para los consumidores, para los productores o para las empresas que los comercializan. Estos rasgos introducidos incluyen, por ejemplo, aspectos como resistencia a enfermedades y plagas, palatabilidad –sabor y textura–, tolerancia a la salinidad o a un determinado herbicida. Su uso, principalmente en agricultura, ha generado una gran discusión entre científicos, productores agrícolas y grupos ecologistas. Uno de los argumentos más fuertes en contra de su aplicación es la posibilidad de que las resistencias a plagas o enfermedades sean transmitidas accidentalmente a poblaciones nativas o a malezas. Esta circunstancia alteraría los controles reguladores de los ecosistemas y podrían generarse nuevas plagas o fortalecer las actuales. El debate aún subsiste e involucra a científicos, productores agropecuarios, organismos de gobierno, asociaciones ambientalistas no gubernamentales y a la sociedad toda (📖 ensayo 51-5, *Ecosistemas agrícolas y un mundo hambriento*).

Reemplazos de ecosistemas naturales

A diferencia de las extracciones, el cambio de un ecosistema por otro tiene un costo de producción o de mantenimiento. Un campo de cultivo, una ciudad o un embalse se mantienen con el aporte continuo de insumos por parte de las sociedades (diversas formas de energía y materiales). Por ejemplo, en un campo agrícola, los fertilizantes, los plaguicidas, el riego, la mano de obra o la maquinaria se consideran subsidios que se incorporan con la finalidad de mejorar la productividad de la especie elegida.

El efecto más directo de esta forma de intervención es la fragmentación y la desaparición de hábitats. Ésta es la causa más frecuente del deterioro de poblaciones animales y vegetales, ya sea porque las plantas silvestres pasan a la categoría de malezas, por la reducción de los lugares de refugio, cría, alimentación o por la obstaculización o interrupción de las vías de migración o intercambio entre diferentes poblaciones (véase cap. 48, ensayo 48-1, *Dinámica de parches. ¿Competencia y depredación conducen siempre a un mismo resultado?*).

En el caso del establecimiento y el crecimiento de las ciudades, los ciclos naturales se modifican, dado que se consumen grandes cantidades de materia y energía provenientes de otros sitios y se eliminan, también, grandes cantidades de residuos de difícil o imposible reciclado. El ciclo del agua también se ve afectado, al aumentar la impermeabilización del suelo por la urbanización y por la degradación de suelos agrícolas, lo cual provoca mayores riesgos de inundación.

Uso de las funciones naturales

Como ya se describió, las funciones que desempeñan los ecosistemas son recursos renovables. Generalmente, como en el caso de la capacidad de autodepuración de un río, estas funciones tienen un umbral de uso. Cuando se sobrepasa, el recurso sufre un deterioro. Por ejemplo, la instalación de una salida cloacal directa hacia un río implica la decisión de usar la capacidad de dispersión, de dilución y de autodepuración de este sistema natural. Éste es un criterio válido, pero tiene límites que varían según el caudal y las características del cuerpo de agua y del tipo y volumen de los líquidos cloacales. Si se exceden estos límites, los contaminantes introducidos se acumulan peligrosamente, a menudo alterando la biota original, al mismo tiempo que se invalidan otros usos y se generan mayores costos de depuración aguas abajo.



Fig 51-5. INTRODUCCIONES ACCIDENTALES. *Esta hormiga* Linepithema humile *de hábitats húmedos, originaria de la cuenca del Paraná-Plata, fue transportada involuntariamente a varios continentes donde se expandió, quizás favorecida por cambios climáticos. Lo notable es que fuera de su área de origen ha perdido parte de sus mecanismos de control biológico: mientras que en su región de origen los hormigueros de* Linepithema *compiten entre sí, como es habitual entre muchas poblaciones de hormigas, en los nuevos territorios cambian de comportamiento y se toman cooperativos, formando una red de unificados y enormes hormigueros que depredan y amenazan la supervivencia de las especies autóctonas. Hay expertos que la consideran la más grave contaminación biológica de los tiempo actuales. La hormiga de la foto está alimentándose de áfidos.*

Consecuencias de las intervenciones

Si bien las sociedades intervienen sobre la naturaleza en busca de un beneficio, son muchas las consecuencias negativas, deseadas o no, varias de las cuales ya se han mencionado. Analizaremos unas pocas que se consideran especialmente significativas: la extinción de especies, el agravamiento de los desastres naturales y los mayores riesgos de la contaminación.

La extinción de especies

La actual tasa de extinción de especies es una de las más altas de la historia de la vida en la Tierra. El cálculo más conservador, propuesto por el zoólogo estadounidense Edward O. Wilson, es que se pierden 30.000 especies por año y se ha estimado que del total de especies que viven actualmente, entre el 25 y el 50% desaparecerá durante los próximos 100 años. El primer paso que conduce a esas extinciones lo constituye la fragmentación de hábitats, y sus consecuencias, como la reducción del tamaño y la restricción del intercambio genético entre poblaciones (📖 ensayo 51-6, *El impacto de las actividades humanas en la pérdida de biodiversidad: el caso de los caracoles* Aylacostoma *en Yacyretá*; (véase también cap. 48, ensayo 48-1.)

Ensayo 51-5

Ecosistemas agrícolas y un mundo hambriento

C/S

Los primeros indicios de agricultura, que datan de unos 11.000 años, se encuentran en áreas del Cercano Oriente que actualmente forman parte de Irán, Irak y Turquía. Allí se encontraban las materias primas requeridas para una economía agrícola: cereales que son gramíneas con semillas capaces de ser almacenadas por largos períodos sin deterioro serio y rebaños de animales herbívoros, que pueden ser domesticados fácilmente. Las gramíneas de estas áreas eran los trigos y las cebadas, que todavía crecen en forma salvaje al pie de las montañas; los animales eran ovejas y cabras salvajes. Hace alrededor de 8.100 años, las comunidades agrícolas se establecieron en Europa oriental. Hace unos 7.000 años (cerca del 5000 a. C.), la agricultura se había difundido al Mediterráneo occidental y por el río Danubio a Europa central y, hace unos 6.000 años (alrededor del 4000 a. C.), a Gran Bretaña. Durante este mismo período, la agricultura se originó independientemente en América Central y del Sur y tal vez poco después en el Lejano Oriente.

Al producirse la difusión de la agricultura, *Homo sapiens* se transformó en un actor importante en la dinámica de los ecosistemas. Un área cultivada es, de hecho, un ecosistema artificial mantenido por las actividades humanas en una etapa muy temprana de la sucesión ecológica. Al igual que otros ecosistemas sujetos a perturbaciones frecuentes y en gran escala, los ecosistemas agrícolas se caracterizan por contener un pequeño número de especies, una biomasa total relativamente baja, una alta productividad neta en relación con la biomasa y una capacidad limitada para atrapar y retener nutrientes.

En los períodos más tempranos de la agricultura, la más importante de estas características fue indudablemente la alta productividad neta, que brindó a los granjeros primitivos una provisión de alimentos más grande y más segura que la conocida hasta entonces. Una consecuencia inmediata fue un incremento significativo en la población humana, un crecimiento que últimamente ha tomado una forma exponencial. Las consecuencias actuales de este incremento de la tasa de crecimiento poblacional son muchas y graves: contaminación, agotamiento de las reservas de combustibles, destrucción de los recursos naturales y extinción de otras especies. Al mismo tiempo, la población humana se expande a ecosistemas que hasta ese momento permanecían relativamente inalterados. Irónicamente, el problema sin duda más difícil y también el más urgente es el hambre y la muerte por inanición. De la población mundial de unos 6.500 millones de personas, por lo menos 1.500 millones están inadecuadamente nutridos. Se estima que alrededor de 20 millones de personas mueren cada año como resultado directo de la mala nutrición y se piensa que muchas más muertes son causadas por los efectos indirectos de esta desnutrición. Tal vez aún más importantes, en términos del futuro del mundo, son los efectos, tanto físicos como psicológicos, del hambre crónico prolongado de una proporción tan grande de nuestra población.

Durante los pasados 40 años se ha estado desarrollando un esfuerzo importante para incrementar la provisión mundial de alimento mediante el aumento de la productividad de los ecosistemas agrícolas, conocido como la Revolución Verde. El énfasis principal de este esfuerzo ha sido el desarrollo de nuevos cultivos, en especial graníferos. Desde 1950 a 1970 la producción de trigo en México aumentó de 270.000 a 2,35 millones de toneladas métricas por año y en 1985 alcanzó el tope de 5,2 millones de toneladas métricas. Entre 1950 y la actualidad, la India ha incrementado su producción de granos alimenticios un 2,8% por año más que la tasa de aumento de su población. Desde 1971, China, la nación más populosa del mundo, logró su autonomía agrícola. La mayor parte de este éxito es resultado del uso de variedades mejoradas de plantas de cultivo, combinadas con mejores técnicas de irrigación y fertilización.

A pesar de su reconocido éxito productivo, este cambio tecnológico masivo ha sufrido fuertes críticas en años recientes. Los ecosistemas agrícolas modernos consisten en áreas enormes en las que se cultiva una sola especie, una invitación abierta a la acción de insectos, malezas y organismos productores de enfermedades. Estas especies oportunistas pueden ser mantenidas en un número bajo sólo mediante una atención constante y la aplicación de insecticidas, herbicidas y fungicidas.

Un claro ejemplo de la susceptibilidad a la invasión de una única variedad vegetal fue trágicamente ilustrada por un caso ocurrido en épocas anteriores a la Revolución Verde: la gran hambruna de papas en Irlanda, causada por un oomiceto (véase cap. 27). Virtualmente, toda la cosecha irlandesa de papas fue barrida en una sola semana durante el verano de 1846. La hambruna de 1846-1847 fue responsable de más de un millón de muertes por hambre; en una década, la población de Irlanda cayó de 8 a 4 millones por muertes y emigraciones. Varios genetistas vegetales han prevenido que los nuevos cultivos de trigo y de arroz, que han hecho contribuciones importantes a la alimentación de la creciente población humana, son particularmente susceptibles a sufrir desastres de este tipo por su uniformidad genética y su distribución generalizada.

Una crítica relacionada concierne a las enormes cantidades de fertilizantes requeridas por las nuevas variedades para obtener sus elevados rendimientos, fertilizantes que deben ser aplicados de manera repetida a medida que los nutrientes son quitados del ecosistema al cosechar los cultivos. Los fertilizantes, los pesticidas, la maquinaria agrícola y el combustible para los equipos son cada vez más caros. Dado que los grandes latifundistas son capaces de afrontar la inversión necesaria, mientras que los pequeños productores no pueden hacerlo, se ve que el proceso iniciado con la Revolución Verde está acelerando la concentración de las tierras de cultivo en unas pocas grandes propiedades, en manos de los más opulentos.

Como resultado, a los pequeños productores sólo les queda la alternativa de sobreexplotar hasta límites extremos sus predios ubicados en las tierras marginales que hayan logrado conseguir, con la posibilidad cierta de incrementar la deforestación, la erosión y la desarticulación de las reservas de agua dulce superficiales y subterráneas. Esas graves consecuencias regionales ya se han observado en numerosos sitios del planeta. Otra alternativa para estos pequeños productores que ya no pueden competir con las grandes corporaciones agroindustriales es la de engrosar los cordones periféricos pauperizados de las ciudades, con el agravamiento de los conocidos problemas sociales derivados de una mala calidad de vida urbana.

Ahora se habla de una "Segunda Revolución Verde", la que viene motorizada por los nuevos cultivos manipulados genéticamente. Una vez más, se presenta como la solución para el hambre en el mundo. Sin embargo, ya se han elevado voces que aconsejan precaución ante el riesgo aun no mensurable de que estos organismos genéticamente modificados tengan consecuencias desfavorables sobre la salud humana o sobre los ecosistemas.

Finalmente, hay una razón más fundamental, aunque más indirecta, para estar insatisfechos con la Revolución Verde. En sus inicios,

Ensayo 51-5 *(Cont.)*

Ecosistemas agrícolas y un mundo hambriento

a muchos les pareció que era una solución casi mágica para problemas tan enormes y afligentes que se consideraban insolubles. Sin embargo, ahora resulta claro que la pobreza, el hambre y la violencia que estas injusticias sociales pueden acarrear no se resuelven con un "programa tecnológico". Al mismo tiempo debemos reconocer que se necesitan soluciones más generales de orden social, político y ético que abarquen no sólo la ampliación de las cosechas, sino también su distribución equitativa; no sólo la limitación de la población, sino también la elevación del estándar de vida en todo el mundo a niveles compatibles con la dignidad de la vida humana.

No sólo se pierden especies silvestres, la diversidad de plantas cultivadas también está sometida a un proceso de homogeneización, ya que la explotación agrícola se centra en pocas especies y variedades (fig. 51-6). También la plantación forestal es cada vez más monocorde: los pinos, los eucaliptus y las salicáceas (álamos y sauces), son especies de crecimiento rápido que fueron objeto de investigaciones tecnológicas, como resultado de las cuales fueron seleccionadas para su cultivo unas pocas especies cuyo rendimiento económico es mayor (recuadro 51-3, *Bosques sin pájaros*).



Figura 51-6. REDUCCIÓN DE LA DIVERSIDAD EN LOS CULTIVOS. *Para apreciar la reducción en la diversidad de los cultivos es ilustrativo considerar que de aproximadamente 5.000 plantas comestibles, en la actualidad sólo 150 se comercializan en distintas regiones del mundo, y apenas tres especies (trigo, maíz y arroz) aportan el 60% de las calorías provenientes de los vegetales. Las especies de animales domésticos que aportan a la producción pecuaria también son pocas y, al igual que los cultivos, están formadas por poblaciones cada vez menos diversas genéticamente. En la foto se observa el resultado de la cosecha de arroz, alimento central en la dieta de los pueblos asiáticos.*

Desastres naturales

Una inundación, un terremoto, un incendio o un tsunami no necesariamente son desastres. Muchos de estos ejemplos son, en realidad, pulsos normales en la dinámica de los sistemas naturales. Pero la acción del hombre puede hacer que estos cambios normales se transformen en un desastre. El concepto de desastre incluye los aspectos sociales. No hay desastre si no hay sociedad. Nadie llamaría desastre a una inundación que no afecte a un grupo social.

Por otra parte, el origen de los llamados desastres naturales no siempre es exclusivamente natural. Las sociedades, por sus formas inadecuadas de relación con la naturaleza, pueden transformar un ciclo natural en una catástrofe. Un ejemplo de ello son ciertas inundaciones. Muchos ríos del mundo crecen por lo menos una vez al año e inundan las llanuras circundantes. Esto no es un desastre en sí mismo, pero puede transformarse en tal si se construyen casas en áreas ubicadas en cotas inferiores a la de los máximos niveles de inundación, si se talan los bosques ribereños o los situados en la cabecera del río, si se trazan carreteras que dificultan el drenaje superficial, si la sociedad no está organizada a través de sistemas de alarma temprana o no existen planes de evacuación efectivos. Muchas sociedades han convivido y hasta aprovechado las inundaciones, como las casas construidas sobre palafitos utilizadas por pueblos ribereños de todo el planeta o el clásico ejemplo del Egipto antiguo, en el que la crecida del Nilo era la fuente de fertilizantes para el valle que sostenía la economía de la región.

En toda situación de riesgo está involucrada una *amenaza*, que puede ser de origen natural –como un terremoto– o de origen humano –como un incendio intencional–. Pero esta amenaza tiene diferentes impactos posibles según el contexto social en el que esté planteada. Así, el concepto actual de riesgo resulta de una combinación entre la amenaza y la *vulnerabilidad* social. Si bien en algunos casos las sociedades pueden estar impedidas para actuar sobre una amenaza natural, siempre es posible, sin embargo, disminuir la vulnerabilidad, de modo tal que el riesgo resulte minimizado. Es decir, resulta factible disminuir el número de afectados o el impacto de los efectos no deseados. Una de las herramientas básicas para reducir la vulnerabilidad es una buena selección de sitios de asentamiento humano, lo que también tiene profundas connotaciones sociales: en las ciudades latinoamericanas, los pobres sólo encuentran ubicación en barrios vulnerables, ya fuere por inundaciones, deslizamientos de tierra en cerros u otras causas. Otras vertientes del problema nuevamente se vinculan con los modos de explotación de recursos naturales que sólo se proponen maximizar las ganancias inmediatas y no tienen en cuenta los costos ambientales y sociales. Por ejemplo, algunos expertos señalan que el número de muertos del último gran tsunami –que afectó al sudeste asiático a fines de 2004, con un saldo de más de 280.000 muertos– hubiera sido menor si, por ejemplo, no se hubieran talado los manglares de las costas para facilitar el uso turístico. Ese ecosistema ribereño atrae menos turistas, pero se cree que hubiera amortiguado el impacto de la inmensa ola y, por lo tanto, limitado el daño sufrido por los poblados costeros. Asimismo, un sistema de alarma sismológica permanente hubiera ahorrado muchas vidas.

ENSAYO 51-6

El impacto de las actividades humanas en la pérdida de biodiversidad: el caso de los caracoles *Aylacostoma* en Yacyretá

Los caracoles del género *Aylacostoma* habitan tramos de corriente rápida en varios ríos sudamericanos. Este género pertenece a la subclase de los prosobranquios, en la que la norma es la existencia de sexos separados, pero, notablemente, en *Aylacostoma* no se ha registrado la presencia de machos. En sus poblaciones sólo se han descrito hembras que dan lugar a réplicas idénticas –clones– por partenogénesis. Los huevos eclosionan dentro de una bolsa o marsupio adventicio localizado en el cuello de la progenitora. Las diminutas crías permanecen allí varios meses alimentándose de tejidos maternos o de otros huevos que continúan llegando al marsupio. Gracias a este particular patrón de reproducción y desarrollo, las crías alcanzan un tamaño que les permite resistir los embates de la corriente del río cuando inician su vida libre. Los procesos y los patrones relacionados con la evolución de estos moluscos en los que no parece que exista intercambio de genes han desconcertado a los biólogos. El hábitat de *Aylacostoma* se restringe a ciertos fondos rocosos e iluminados en grandes ríos –donde el agua corre rápido y saturada de oxígeno– y su ciclo de vida se ajusta a las oscilaciones estacionales del caudal. Esas condiciones se daban en un tramo del río Paraná llamado Alto Paraná, que se sitúa entre Paraguay y la Argentina, donde hasta hace unos pocos años habitaban cinco variedades endémicas de este género, aisladas de otras especies integrantes del linaje que habitan en zonas tropicales. La existencia de estas especies se vio perturbada con la modificación drástica de su hábitat por la construcción de una represa destinada a la producción de energía para ambos países, la central hidroeléctrica de Yacyretá. Al formarse el lago, los rápidos originales fueron cubiertos por varios metros de agua aquietada y se alteró el régimen natural de cambios cíclicos en el caudal del río. Incapaces de sobrevivir en las condiciones creadas después de este cambio, la mayoría de las poblaciones naturales de *Aylacostoma* sucumbieron. Previendo lo que ocurriría, antes de que el embalse fuera llenado, biólogos del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", rescataron un número de especímenes que constituyeron la base para un programa que se proponía evitar la extinción definitiva de estos sorprendentes moluscos. En el proyecto participaron también la Universidad Nacional de Misiones y la Entidad Binacional Yacyretá, responsable de la central. Para la crianza en cautiverio fue necesario recrear en laboratorio las peculiares condiciones de su hábitat y se duplicaron las instalaciones para dividir las muestras disponibles y asegurar la conservación de los genomas. En condiciones naturales, en el río sólo subsisten poblaciones relictuales de una de estas especies. Por su parte, las acciones de conservación en cautiverio han sido exitosas en relación con estas variedades endémicas, que comparten el dudoso honor de ser los primeros animales de la Argentina "extintos en la naturaleza pero sobrevivientes en cautividad", la categoría de amenaza de extinción considerada más grave para la Unión Mundial para la Naturaleza (IUCN). Hoy continúa la propagación en cautiverio de estas especies y se ha avanzado en ensayos dirigidos a su reintroducción en lugares propicios de la cuenca. Pero, en todo caso, la desaparición de los singulares ambientes de rápidos en el Alto Paraná es una seria dificultad que demuestra que las políticas de conservación de las especies deben basarse en la necesidad de preservar sus hábitats.



Ejemplar de Aylacostoma con sus crías en su hábitat natural.

El huracán Katrina que azotó a Nueva Orleáns en los Estados Unidos en 2005, proporcionó una dramática evidencia de estos postulados, y así lo entendieron todos, aunque demasiado tarde. La información para anticiparse a la situación estaba disponible: huracanes recurrentes, algunos de alta intensidad, una ciudad urbanísticamente vulnerable, construida sobre antiguos pantanos y bajos costeros, poblaciones vulnerables por su situación de pobreza, parapetos protectores de tierra que requerían mantenimiento costoso y permanente, informes de expertos que hace años venían alertando sobre riesgos que consideraban altamente probables, decisiones políticas de ahorrar en medidas de prevención y, a otra escala, la decisión de los Estados Unidos de no implementar medidas activas de control del calentamiento global. La combinación de estos elementos resultó explosiva. El convencimiento de que todo pudo haberse planificado para disminuir el impacto dejó huellas hondas y duraderas en la sociedad estadounidense. Es de esperar que una reflexión adecuada sustente un cambio de las actuales políticas que consideran de baja prioridad los problemas ambientales en ese país.

Recuadro 51-3

Bosques sin pájaros

En las últimas décadas, en América latina han proliferado las plantaciones forestales destinadas a la obtención de madera rápida y a bajo costo, promovidas por créditos del Banco Mundial. En muchos casos, estas plantaciones están destinadas a las producción de pasta para la fabricación de papel y conllevan el establecimiento de industrias destinadas a este tipo de producción, cuyos efluentes son altamente contaminantes.

Como resultado de este tipo de explotaciones forestales industriales, la superficie cubierta por bosques naturales se ha reducido drásticamente. Las áreas de bosque en México, por ejemplo, se han reducido a la mitad en sólo cincuenta años. Además de los problemas ecológicos que ocasiona la destrucción de ambientes naturales, el escritor uruguayo Eduardo Galeano hace referencia a los aspectos estéticos y sensibles que pueden experimentarse frente la pérdida de biodiversidad que se advierte en estas forestaciones, en las que no sólo se observa una única especie de árbol, sino que también se perciben otras ausencias. En sus palabras: "En estas plantaciones madereras no cantan los pájaros. Nada tienen que ver los bosques naturales aniquilados, que eran pueblos de árboles diferentes abrazados a su modo y manera, fuentes de vida diversa que sabiamente se multiplicaba a sí misma, con ejércitos de árboles todos iguales, plantados como soldaditos en fila y destinados al servicio industrial".



Plantación industrial de eucaliptus.



Vecinos de Gualeguaychú, en la provincia de Entre Ríos, Argentina, protestando contra la instalación de la planta de fabricación de pasta para papel en la margen uruguaya del Río Uruguay, que constituye un límite entre Argentina y Uruguay.

La conclusión es que las acciones humanas, si bien pueden acrecentar el impacto de un fenómeno natural, también pueden disminuir sus efectos si se planifican en forma adecuada todos los aspectos que lo condicionan y se implementan políticas que minimicen el riesgo.

Contaminación de los ecosistemas

Las **contaminaciones** son la principal consecuencia negativa de la intuición errónea de que los ecosistemas tienen una infinita capacidad receptora de actividades y residuos humanos, opinión universal que parece haberse establecido ya en la época en que las ciudades eran sólo aldeas. Sustancias químicas, microorganismos, radiaciones de todo tipo son emitidos del ambiente. Actualmente se considera que cada uno de estos contaminantes debe ser analizado no sólo en cuanto a su presencia y abundancia, sino también en relación con las características del ambiente receptor y de la vulnerabilidad de la población que estaría expuesta a sus alcances y efectos.

En cuanto a la contaminación química, dos aspectos son especialmente preocupantes: el de sustancias persistentes en el tiempo, capaces de acumularse en los seres vivos hasta niveles tóxicos (ensayo 51-7, *Las lecciones de Chernobyl*) y el de los efectos sinérgicos entre sustancias de desecho que, al combinarse libremente en el ambiente, generan compuestos en general desconocidos y, por lo tanto, incontrolables. Lentamente los países van dando respuestas jurídicas y comerciales tardías a los casos más resonantes, como el del DDT (véase cap. 49, ensayo 49-4).

La presión de las poblaciones involucradas ha hecho mucho por impulsar a los gobiernos al desarrollo de tecnologías alternativas y a la toma de medidas preventivas, de control, paliativas y correctivas. Sin embargo, las acciones se vuelcan a proteger, en el mejor de los ca-

ENSAYO 51-7

Las lecciones de Chernobyl

En las primeras horas del 26 de abril de 1986, los operadores de una planta de energía nuclear en Chernobyl, en la ex Unión Soviética, comenzaron una serie de pruebas de la capacidad operativa de su nuevo reactor. Según las comunicaciones oficiales soviéticas, los operadores, sin contar con la debida autorización, hicieron caso omiso de los sistemas de seguridad y se desviaron de los procedimientos estándares para realizar sus pruebas. En algún momento perdieron el control de las reacciones que ocurrían en el núcleo del reactor. Su producción rápidamente alcanzó 120 veces su capacidad nominal y se produjo la rotura de partes del núcleo. El agua de enfriamiento del sistema instantáneamente se transformó en vapor y una poderosa explosión hizo estallar la cubierta del reactor de 1.000 toneladas; el combustible nuclear caliente se esparció hacia la atmósfera. El reactor de inmediato fue devorado por incendios, que requirieron más de 10 días para ser controlados. Durante este período, una enorme cantidad de material radiactivo fue liberado al ambiente, más de 1.000 veces la cantidad liberada en el accidente de Three Mile Island en los Estados Unidos en 1979.

Aunque las consecuencias de este accidente fueron más graves en las áreas próximas a Chernobyl, traspasaron las fronteras de la ex Unión Soviética, para afectar a unos 100 millones de personas en más de 20 países europeos. La nube radiactiva del accidente se desplazó en dirección noroeste por el viento y, cuando posteriormente llegaron las lluvias, el material radiactivo volvió a caer al suelo. Una parte sustancial de la radiactividad fue depositada en Noruega, un país que no tiene plantas de energía nuclear. Un componente importante de la lluvia radiactiva de Chernobyl fue el cesio 137, con una vida media de 30 años. A medida que este elemento pasó del agua de lluvia a los líquenes y luego a los renos, su concentración se incrementó a niveles que excedían con mucho los que se consideraban seguros para el consumo humano. Las concentraciones más elevadas se produjeron en la leche, los músculos y los huesos de los renos, el medio de subsistencia tradicional para los pueblos sami o lapones, de Noruega central y meridional. Dada la vida media del cesio 137 y su concentración en los líquenes, se cree que transcurrirá una generación entera antes que los sami puedan basar nuevamente su alimentación en la carne y la leche de sus rebaños. Para entonces, su cultura única puede haber desaparecido para siempre, como consecuencia de cálculos erróneos y de falta de precaución en una planta de energía nuclear situada a más de 2.000 km de distancia.

El accidente de Chernobyl y sus consecuencias nos brindan varias lecciones importantes. La primera y más obvia es que la concentración biológica de sustancias es un fenómeno muy real, con consecuencias potencialmente graves, en especial para los organismos que se encuentran en la cima de la cadena alimentaria, entre los cuales nos incluimos. La segunda lección es que no debemos ser complacientes con las medidas de seguridad relativas al uso de materiales o tecnologías; si no hay un control social sobre estos temas, es posible que ocurran tragedias mucho peores que las de Chernobyl. La tercera lección, y tal vez la más importante, es que las consecuencias de nuestros errores no respetan límites internacionales o normativas ambientales locales, independientemente de si fueron bien concebidas o de cuán fielmente se sigan. La humanidad y todos los demás seres vivos estamos interconectados en un único ecosistema global.



Los sami se aprontan para la matanza anual. En 1986-1987, como en otros inviernos, los habitantes de Sami, en Noruega, aprontaban sus rebaños de renos para la matanza anual, un proceso que no sólo les había provisto de carne para su propio uso, sino también de ingresos para el año venidero. En Noruega central, los niveles de radiactividad de los renos alcanzó en promedio más de 10 veces el promedio permitido en la carne que debe ser comercializada y, en algunos casos, los niveles superaron en 20 veces el límite permitido. Los cuerpos contaminados fueron enterrados en grandes hoyos –de hecho, sitios para enterrar los residuos radiactivos– en zonas no habitadas del lejano norte. Aunque el gobierno noruego ha otorgado una compensación por las pérdidas financieras, que evitó el colapso económico de la comunidad, el pueblo de Sami transitó un período de 20 a 30 años antes de que pueda volver a utilizar y vender la carne y la leche de reno.

sos, a las poblaciones humanas inmediatamente afectadas. Vías más indirectas, como alteraciones en ecosistemas, capaces de generar efectos sobre las sociedades humanas a más largo plazo, no suelen ser objeto de acciones, por lo habitual costosas. De nuevo, los expertos capaces de pronosticar riesgos son escasamente escuchados por los funcionarios responsables de tomar decisiones políticas. En las cuentas oficiales, las medidas tomadas para controlar contaminaciones figuran habitualmente en el haber, igual que cualquier servicio generador de riqueza. En cambio, la pérdida de calidad y de servicios ambientales por falta o escasez de control simplemente no figuran. Hay fuertes corrientes en economía ambiental que postulan la falta de confiabilidad y la no validez de los presupuestos y de los balances de todos los países, debido a esa significativa omisión.

En síntesis

Relaciones naturaleza-sociedad: el medio ambiente

1. Todos los ecosistemas sufren los efectos de las actividades humanas, que se manifiestan a escala local, regional o global. Los problemas ambientales suelen ser una consecuencia de la búsqueda de beneficios económicos inmediatos, sin considerar los posibles efectos negativos de tales acciones. La especie humana es parte de la naturaleza y la modifica de distintas maneras. El sistema constituido por la biosfera, los factores abióticos del planeta y sus interacciones poseen mecanismos de autorregulación, pero esta capacidad tiene un límite. Cuando se sobrepasa este límite, el sistema se daña.
2. Los problemas ambientales que resultan de las actividades humanas se pueden analizar desde una perspectiva puramente ecológica o desde una perspectiva ambiental que incorpore las interacciones entre esas actividades y los ecosistemas naturales. En este último caso es necesario considerar variables socioeconómicas y ampliar la perspectiva del análisis. Las vinculaciones entre el entorno natural y las pautas culturales y productivas de las sociedades se denominan relaciones ambientales. El ambiente, así, puede definirse como la entidad que resulta de esas interacciones.
3. Distintas disciplinas definen el ambiente de diferentes maneras. Para los biólogos que se dedican al estudio de los niveles molecular, celular y organísmico, el ambiente es todo aquello que no forma parte de su objeto de estudio, pero lo rodea y lo condiciona. En ecología, la noción de ambiente se articula conceptualmente de manera más íntima, porque los factores abióticos forman parte integral del objeto de estudio. El concepto de ambiente se vuelve aún más complejo cuando se le incorporan las sociedades humanas. En este contexto, se considera que es el resultado de la interacción entre los sistemas sociales y naturales.
4. Las sociedades aprovechan los recursos y las funciones que encuentran en la naturaleza mediante intervenciones que varían en diferentes culturas. La humanidad no puede ser considerada un todo único y homogéneo, porque distintos pueblos tienen diferentes intereses y se vinculan de diversas formas con la naturaleza.
5. Las relaciones entre la naturaleza y la sociedad han sido abordadas desde dos perspectivas: la que concibe al ser humano como dueño que toma de la naturaleza todo lo que necesita sin previsión alguna y la que defiende la idea de no alterar el medio natural, aun a costa de inhibir el uso de recursos naturales tradicionales. Esta polarización ha resultado inadecuada e ineficaz, pero puede ser superada si en la temática ambiental se incluye la dimensión social.

Recursos y funciones naturales

6. El concepto de recurso natural es de origen económico y se refiere a todos los componentes de la naturaleza que las sociedades usan para su abastecimiento y bienestar, tengan o no un valor monetario. Se pueden clasificar en renovables y no renovables. Los recursos renovables son los que se reciclan o reproducen (agua, seres vivos). Existen métodos para estimar cuál es la tasa de explotación que asegura un uso perpetuo de estos recursos sin poner en peligro su continuidad. Los recursos no renovables son principalmente los minerales. Pueden ser reciclables (metales) o no (petróleo, gas, carbón, turba).
7. Al describir el valor de los recursos naturales, se jerarquiza el valor de las funciones y las actividades que realizan los ecosistemas. Estas funciones y actividades tienen un valor económico, que puede perderse o resultar disminuido como consecuencia de los patrones de producción y consumo de las sociedades que los usan. La pérdida o disminución del valor de las funciones ecosistémicas que ocurre como resultado de intervenciones humanas es el llamado costo ambiental.
8. El principal problema que limita el uso conservador de los recursos naturales es que los ritmos actuales de demanda de ciertas sociedades humanas son mucho más rápidos que los tiempos de reposición natural. En casi todos los países, los principales recursos están sujetos a decisiones muy concentradas en pocos núcleos de gran poder económico. Estos grupos suelen optar por la obtención de mayores ganancias a corto plazo. Esta actitud compromete la sustentabilidad del patrimonio natural que pertenece a toda la sociedad, a las generaciones presentes y a las futuras.

Formas de intervención

9. Las formas en que las sociedades se relacionan con los sistemas naturales se pueden clasificar en las siguientes categorías: extracción de elementos provistos por la naturaleza, introducción de especies exóticas u organismos modificados genéticamente, reemplazos, uso de funciones naturales e intervenciones combinadas.
10. La extracción de elementos provistos por la naturaleza no tiene costo de producción del recurso, sólo requiere inversión en los procesos necesarios para retirar el componente natural en cuestión. En el caso de los recursos renovables, la tasa de extracción debería estar vinculada con la tasa de regeneración natural o artificial del recurso. Si los recursos no son renovables, la extracción siempre implicará una merma en las existencias. En general, estas actividades se llevan a cabo sin tener en cuenta los efectos de su explotación.

En síntesis *(Cont.)*

11. La introducción de especies exóticas puede actuar como una contaminación biológica y afectar la regulación de las cadenas tróficas, porque las especies introducidas pueden competir con las especies nativas, alimentarse de ellas o parasitarlas. La introducción de organismos modificados genéticamente es un caso especial de esta categoría. Estos organismos se obtienen en laboratorio con el fin de introducir alguna cualidad de interés para los consumidores, los productores o las empresas que los comercializan. Su uso en la agricultura ha generado una gran discusión entre los científicos, los productores agrícolas y los grupos ecologistas.
12. El reemplazo de un ecosistema por otro tiene un costo de producción o de mantenimiento. Los efectos más directos de esta forma de intervención son la fragmentación y la desaparición del hábitat. El reemplazo es la causa más frecuente del deterioro de las poblaciones animales y vegetales, porque las plantas silvestres se convierten en malezas, disminuyen las áreas de refugio, cría o alimentación o interrumpen las vías de migración entre diferentes poblaciones.
13. El establecimiento y el crecimiento de las ciudades modifican los ciclos naturales, porque en ellas se consumen grandes cantidades de materia y energía provenientes de otros sitios y se eliminan grandes cantidades de residuos cuyo reciclado es difícil o imposible. Al aumentar el grado de impermeabilización del suelo, el ciclo del agua se ve afectado y aumenta el riesgo de inundación.

Consecuencias de las intervenciones

14. Las principales consecuencias de las intervenciones humanas son la extinción de especies, el agravamiento de los desastres naturales y la contaminación de los ecosistemas.
15. La actual tasa de extinción de especies es una de las más altas de la historia de la vida. La fragmentación del hábitat es el primer paso que conduce a estas extinciones, porque implica una reducción en el tamaño de las poblaciones y una restricción del intercambio genético. Las especies que se pierden son silvestres o cultivadas, porque la explotación agrícola se centra en unas pocas especies y variedades.
16. Las actividades humanas pueden hacer que ciertos cambios, propios de la dinámica de los sistemas naturales, se transformen en un desastre. El concepto de desastre incluye los aspectos sociales: si no está involucrada la sociedad, no hay desastre. Toda situación de riesgo implica una amenaza de origen natural o humano y la magnitud de su impacto depende del contexto social en que se manifieste. El actual concepto de riesgo resulta de una combinación entre la amenaza y la vulnerabilidad social. Las herramientas básicas para reducir la vulnerabilidad son una buena selección de los sitios de asentamiento humano y un uso de los recursos naturales que tenga en cuenta los costos ambientales y sociales. En definitiva, una planificación apropiada y la implementación de políticas que disminuyan el riesgo.
17. La capacidad de los ecosistemas para recibir actividades y residuos humanos no es infinita, pero en general se actúa como si lo fuera. Se debería analizar la presencia y la abundancia de cada contaminante, su relación con el ambiente receptor y la población vulnerable a sus alcances y efectos. En el caso de la contaminación química, los aspectos más preocupantes son la acumulación de contaminantes en los seres vivos y los efectos sinérgicos entre sustancias que, al combinarse libremente en el ambiente, generan compuestos desconocidos y, por lo tanto, incontrolables.
18. La presión de las poblaciones afectadas por procesos de contaminación ha impulsado a los gobiernos a desarrollar tecnologías alternativas, y a tomar medidas preventivas, de control, paliativas y correctivas. Sin embargo, en el mejor de los casos, estas acciones suelen proteger sólo a las poblaciones humanas inmediatamente perjudicadas. Las alteraciones de los ecosistemas que podrían generar efectos a más largo plazo sobre las sociedades humanas no suelen ser objeto de acciones. Los pronósticos de los expertos apenas son escuchados por los funcionarios responsables de tomar decisiones políticas. La pérdida de calidad y de servicios ambientales, por falta o escasez de control, no figuran en las cuentas oficiales. Los economistas ambientales consideran que este hecho invalida la confiabilidad de los presupuestos y los balances de todos los países.

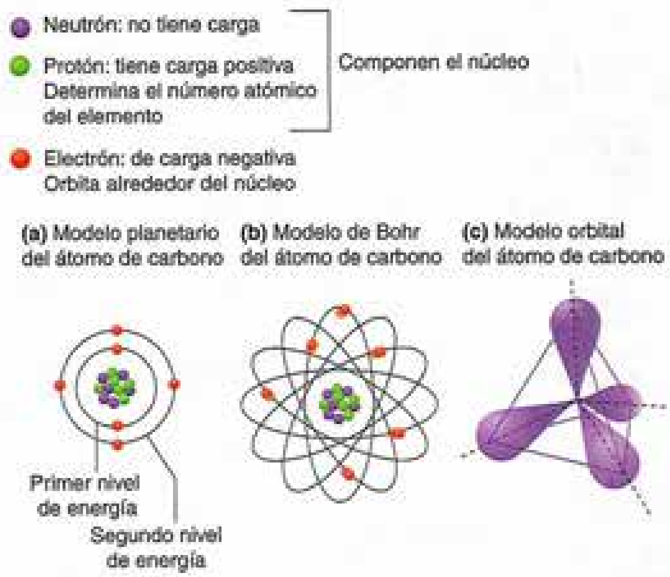
Cuestionario

1. El uso del insecticida DDT se encuentra prohibido en muchos países, debido a sus efectos negativos sobre los ecosistemas (su persistencia en el ambiente es alta, se acumula en los seres vivos y su concentración aumenta a lo largo de las cadenas tróficas). Sin embargo, en muchos países tropicales se continúa usándolo dentro de las viviendas, porque es una alternativa eficiente y económica para controlar a los mosquitos que transmiten la malaria y a la vinchuca *(Triatoma sp)* que transmite el mal de Chagas. Hay quienes opinan que este insecticida debería prohibirse por completo en todo el mundo, mientras que otros consideran que su uso para el control de los mosquitos es aceptable. ¿Usted, qué opina?
2. En la historia de la vida terrestre han ocurrido al menos cinco extinciones en masa en las que desapareció al menos la mitad de las especies existentes. Los expertos estiman que en la actualidad están desapareciendo unas 27.000 especies por año. La sexta extinción está ocurriendo ahora y es la primera causada por las actividades humanas. ¿Qué medidas podrían tomarse para detenerla o desacelerarla?
3. Una empresa internacional solicita al gobierno de un país latinoamericano autorización para introducir el cultivo en su territorio de una variedad de maíz modificado genéticamente que fabrica una toxina insecticida. Cuando los insectos se alimentan de estas plantas, ingieren la toxina y mueren.
   a. ¿Qué tipo de riesgos están asociados con el cultivo a gran escala de este maíz?
   b. ¿Qué criterios deberían considerarse para decidir la conveniencia de introducir ese cultivo?
4. Los expertos advierten que es imposible predecir con completa certeza los efectos de una sustancia química sobre los ecosistemas. ¿Por qué?
5. Actualmente existen en el mundo 20 megaciudades (ciudades con más de 10 millones de habitantes). Las Naciones Unidas consideran que en el año 2007, por primera vez en la historia de la humanidad, hay más gente viviendo en las ciudades que en el campo. En algunos países se están formando grupos multidisciplinarios integrados por funcionarios del gobierno, arquitectos e ingenieros con el propósito de diseñar estrategias para "enverdecer" a las grandes ciudades. ¿Qué estrategias permitirían alcanzar este objetivo?

Apéndice 1

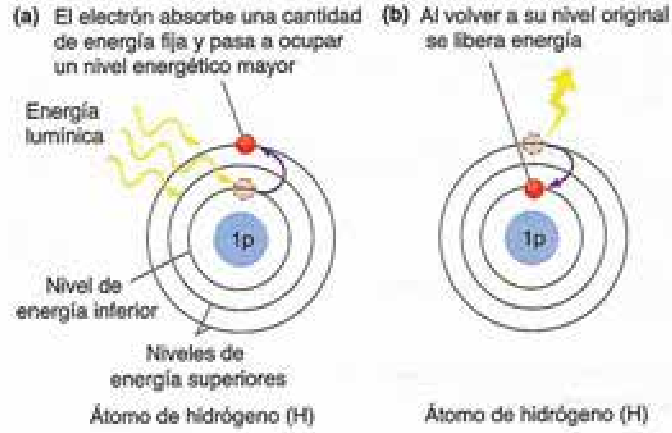
Átomos y moléculas

La materia está compuesta de átomos y éstos, a su vez, están constituidos por partículas más pequeñas. El núcleo de un átomo contiene protones cargados positivamente y neutrones, sin carga. Fuera del núcleo hay electrones, partículas pequeñas, cargadas negativamente.



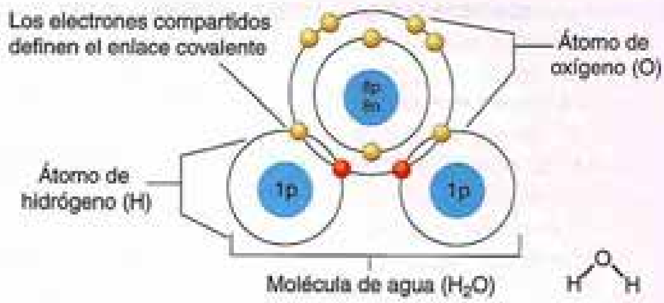
El peso atómico de un átomo es, aproximadamente, la suma del número de protones y neutrones existentes en su núcleo. El número de electrones en un átomo es igual al número de protones y determina el *número atómico*.

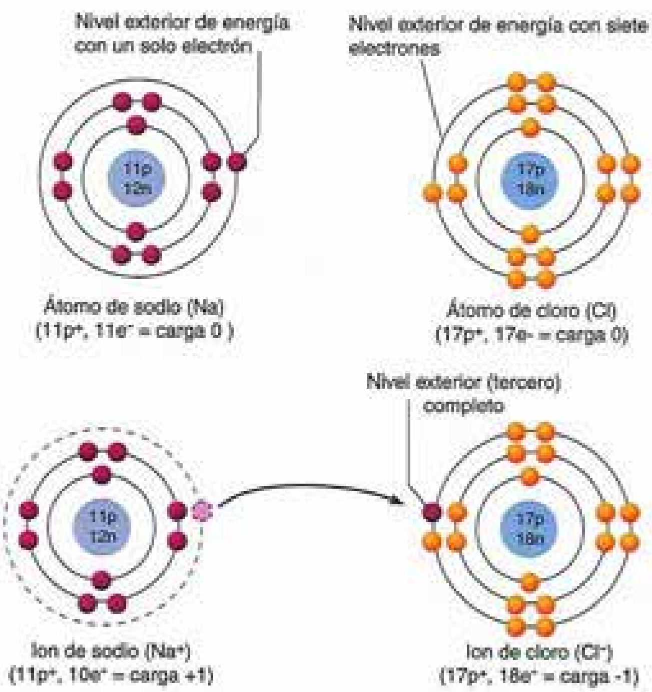
Los electrones de un átomo tienen distintas cantidades de energía. Los más próximos al núcleo tienen menos energía que los más alejados y se ubican en un nivel energético más bajo. Un electrón tiende a ocupar el nivel energético más bajo disponible pero con el ingreso de energía puede ser lanzado a un nivel de mayor energía. Cuando el electrón regresa a un nivel de energía más bajo, esa energía se libera.



El comportamiento químico de un átomo está determinado por el número y la distribución de sus electrones. Un átomo es más estable cuando todos sus electrones se encuentran en sus niveles de energía más bajos posibles y esos niveles de energía están completos. El primer nivel energético puede tener dos electrones, el segundo puede tener ocho, y éste es el mismo número que tiene el tercer nivel de energía de los átomos pequeños de mayor interés en biología. Las reacciones químicas entre los átomos resultan de su tendencia a alcanzar la distribución electrónica más estable posible.

Dos o más átomos unidos por enlaces químicos forman *moléculas*. Dos tipos comunes de enlace son el iónico y el covalente. Los enlaces iónicos se forman por la atracción mutua de partículas de carga eléctrica opuesta (iones).





En los enlaces covalentes, los pares de electrones se comparten entre los átomos. Los enlaces covalentes en los que dos átomos comparten dos pares de electrones (cuatro electrones) se conocen como enlaces dobles y aquellos en los cuales comparten tres pares de electrones (seis electrones) se conocen como enlaces triples.

Las reacciones químicas (intercambio de electrones entre los átomos) pueden representarse con ecuaciones químicas. Tres tipos generales de reacciones químicas son:

1. La combinación de dos o más sustancias para formar una sustancia diferente:

$A + B \rightarrow AB$

2. La disociación de una sustancia en dos o más:

$AB \rightarrow A + B$

3. El intercambio de átomos entre dos o más sustancias.

$AB + CD \rightarrow AD + CB$

Las sustancias formadas por átomos de dos o más elementos diferentes, en proporciones definidas y constantes, se conocen como *compuestos químicos*.

Isótopos

En algunas ocasiones, diferentes átomos del mismo elemento contienen diferentes números de neutrones. Estos átomos que, por lo tanto, difieren entre sí en sus pesos atómicos, pero no en sus números atómicos, se conocen como isótopos del elemento. Por ejemplo, existen tres isótopos diferentes del hidrógeno. La forma común del hidrógeno, con un protón, tiene un peso atómico de 1 y se simboliza 1H, o simplemente H. Un segundo isótopo del hidrógeno, que se conoce como deuterio, contiene un protón y un neutrón y, por lo tanto, tiene un peso atómico de 2. Este isótopo se simboliza como 2H. El tritio, 3H, el tercer isótopo, es muy raro, tiene un protón y dos neutrones y, por lo tanto, tiene un peso atómico de tres. El comportamiento químico de los dos isótopos más pesados es básicamente el mismo que el del hidrógeno común: los tres isótopos tienen un solo electrón cada uno y son los electrones los que determinan sus propiedades químicas.

La mayoría de los elementos tienen varias formas isotópicas. Las diferencias en peso, aunque son muy pequeñas, son lo suficientemente grandes como para ser detectadas por los aparatos modernos de laboratorio. Además, si bien no todos tienen esta característica, muchos de los isótopos menos comunes son radiactivos. Esto significa que el núcleo del átomo es inestable y emite energía cuando cambia a una forma más estable. La energía liberada por el núcleo de un isótopo radiactivo puede estar en forma de partículas subatómicas que se mueven rápidamente, de radiación electromagnética o en ambas formas. Pueden detectarse con un contador Geiger o con una película fotográfica.

Los isótopos tienen usos importantes en la investigación biológica y en medicina. Pueden usarse, por ejemplo, para determinar la edad de los fósiles y de las rocas fosilíferas. Cada tipo de isótopo radiactivo emite energía y cambia a otro tipo de isótopo a una tasa característica y fija. Como resultado, las proporciones relativas de diferentes isótopos en una muestra de roca dan una buena indicación de cuánto tiempo transcurrió desde que la roca fue formada, siempre que pueda determinarse cuáles eran las proporciones originales de esos isótopos.

Otro uso de los isótopos radiactivos es el de "rastreadores". Dado que todos los isótopos del mismo elemento tienen las mismas propiedades químicas, un isótopo radiactivo se comportará en un organismo exactamente igual que su isótopo más común no radiactivo. Como resultado, los biólogos han sido capaces de utilizar isótopos de varios ele-

mentos –especialmente hidrógeno, carbono, nitrógeno, oxígeno y fósforo– para rastrear el curso de muchos procesos esenciales en los organismos vivos.

Los isótopos desempeñan un papel en el tratamiento de muchas formas de cáncer y también tienen numerosos usos diagnósticos en medicina. Por ejemplo, un isótopo del elemento talio, que no reacciona químicamente en el cuerpo humano, puede utilizarse para identificar vasos sanguíneos bloqueados en personas con síntomas de enfermedad cardíaca. El isótopo se inyecta al torrente sanguíneo. Luego, mientras el paciente realiza ejercicios en una plataforma móvil, el movimiento del isótopo radiactivo es detectado por un contador Geiger conectado a una computadora. El resultado es un "cuadro" de la distribución del isótopo en el músculo cardíaco. Si un vaso sanguíneo se encuentra bloqueado por depósitos de grasa, el isótopo no podrá penetrar en la región del músculo cardíaco irrigada por ese vaso sanguíneo. Este procedimiento, que no tiene efectos colaterales conocidos, da una indicación muy confiable de la presencia o la ausencia de un tipo común de enfermedad cardíaca.

Apéndice 2

La química de los seres vivos

La química de los organismos vivos es, en esencia, la química de los compuestos orgánicos, o sea, de los compuestos que contienen carbono. El carbono es singularmente adecuado para este papel central, por ser el átomo más liviano capaz de formar múltiples enlaces covalentes (véase Apéndice 1). Así, puede combinarse con otros átomos, incluso otros carbonos, y formar una gran variedad de cadenas fuertes y estables. Sin embargo, muchas de sus propiedades específicas dependen de grupos funcionales, grupos que están unidos al esqueleto de carbono y reemplazan a uno o más de sus hidrógenos.

Un grupo –OH (hidroxilo) es un ejemplo de un grupo funcional. Un compuesto con un grupo hidroxilo que reemplaza a uno o más de los hidrógenos de un hidrocarburo se conoce como alcohol.

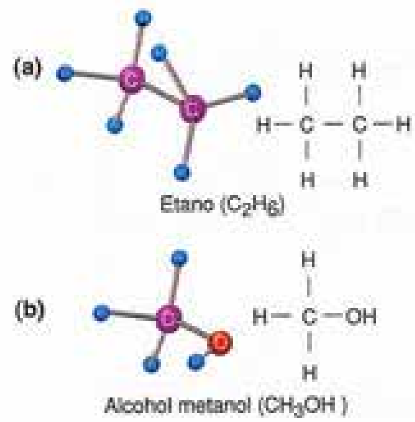


***Fig. 1. (a)** Modelos de esferas y varillas y fórmulas estructurales del etano (hidrocarburo formado por la unión covalente simple de dos átomos de carbono). **(b)** Alcohol metanol. El grupo funcional –OH reemplaza un hidrógeno (H).*

La mayoría de los grupos funcionales son polares (véase cap. 1, recuadro 1-1) y, por lo tanto, tienen algunas regiones con carga positiva y otras con carga negativa en solución acuosa. Así, confieren solubilidad en agua y carga eléctrica local a las moléculas que los contienen.

Los hidratos de carbono

Los carbohidratos son la fuente primaria de energía química para los sistemas vivos. Pueden existir como compuestos simples (monómeros) o combinados formando largas cadenas (polímeros). Los carbohidratos (también llamados hidratos de carbono o glúcidos) más simples son los monosacáridos ("azúcares simples"), como la glucosa y la fructosa. Los monosacáridos pueden combinarse para formar disacáridos ("dos azúcares"), como la sacarosa, y polisacáridos (cadena muchos monosacáridos). Algunos polisacáridos como el almidón y el glucógeno son formas de almacenamiento del azúcar mientras que otros, como la celulosa, son materiales estructurales importantes de las plantas. Los disacáridos y los polisacáridos se forman por reacciones de condensación, en las que las unidades de monosacárido se unen en forma covalente con la eliminación de una molécula de agua y pueden ser escindidas nuevamente por hidrólisis, con la incorporación de una molécula de agua.

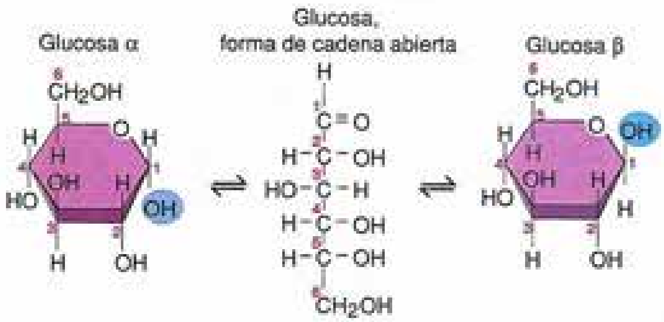


Fig. 2. *En solución acuosa, la glucosa, un azúcar de seis carbonos, existe en dos formas –alfa y beta–, dos estructuras en forma de anillo que están en equilibrio. La molécula pasa por la forma de cadena abierta en su transición de una forma estructural a la otra. La única diferencia entre los dos anillos es la posición del grupo hidroxilo unido al átomo de carbono 1; en la forma alfa, está por debajo y en la forma beta, por encima del plano del anillo.*

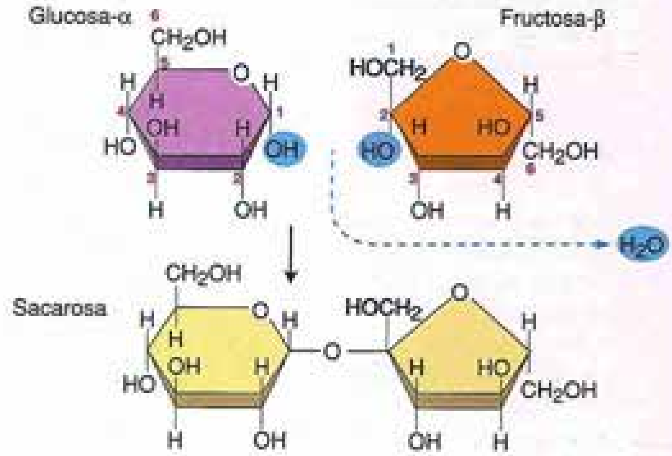


Fig. 3. *Las reacciones de condensación producen dos disacáridos comunes e implican la eliminación de una molécula de agua. Para que se escindan nuevamente en sus monosacáridos constituyentes se requiere la adición de una molécula de agua (hidrólisis).*

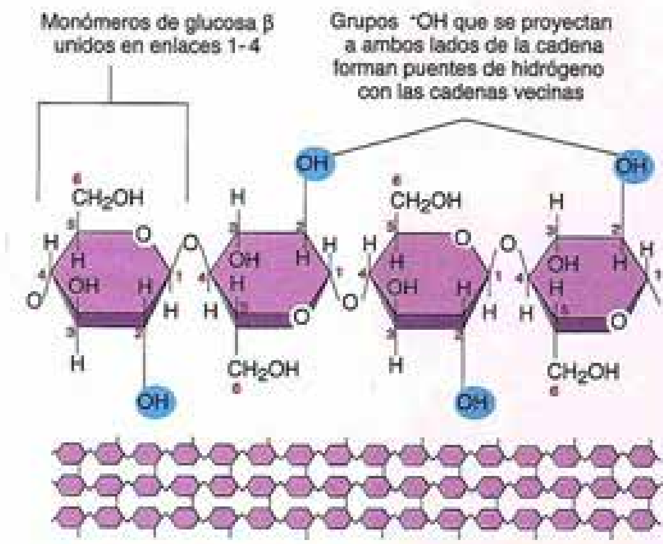


Fig. 4. *La celulosa está formada por monómeros de glucosa beta, unidos en enlaces 1-4 (nótese que las fórmulas estructurales para las unidades alternadas de glucosa beta han sido rotadas 180° para mostrar el enlace). En la celulosa, los grupos –OH que se proyectan a ambos lados de la cadena forman puentes de hidrógeno con grupos –OH vecinos y dan por resultado la formación de haces de cadenas paralelas, unidas en forma transversal.*

Los hidratos de carbono pueden estar unidos en forma covalente a proteínas y constituir las *glucoproteínas*, o a lípidos y forman los *glucolípidos*. Ambos compuestos forman parte de las membranas plasmáticas.

Los lípidos

Los lípidos (grasas y aceites, ceras, colesterol y otros esteroides) son moléculas orgánicas hidrófobas. Existen combinaciones como los fosfolípidos (un grupo fosfato unido a un lípido) y los glucolípidos. Las grasas son los principales lípidos almacenadores de energía.

Los fosfolípidos son los principales componentes estructurales de las membranas celulares.

Los glucolípidos, formados por una unidad de glicerol, dos ácidos grasos y una cadena de carbohidrato corta unida al tercer carbono del glicerol, también son componentes importantes de las membranas celulares y participan en el reconocimiento entre células.

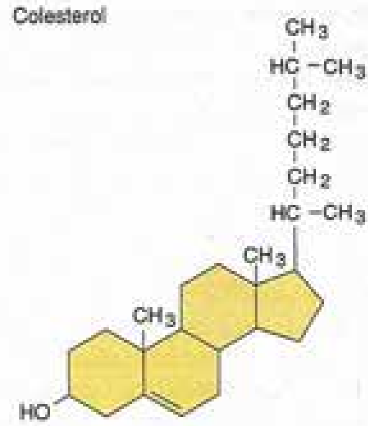


Fig. 6. *La molécula de colesterol está formada por cuatro anillos de carbono y una cadena hidrocarbonada.*

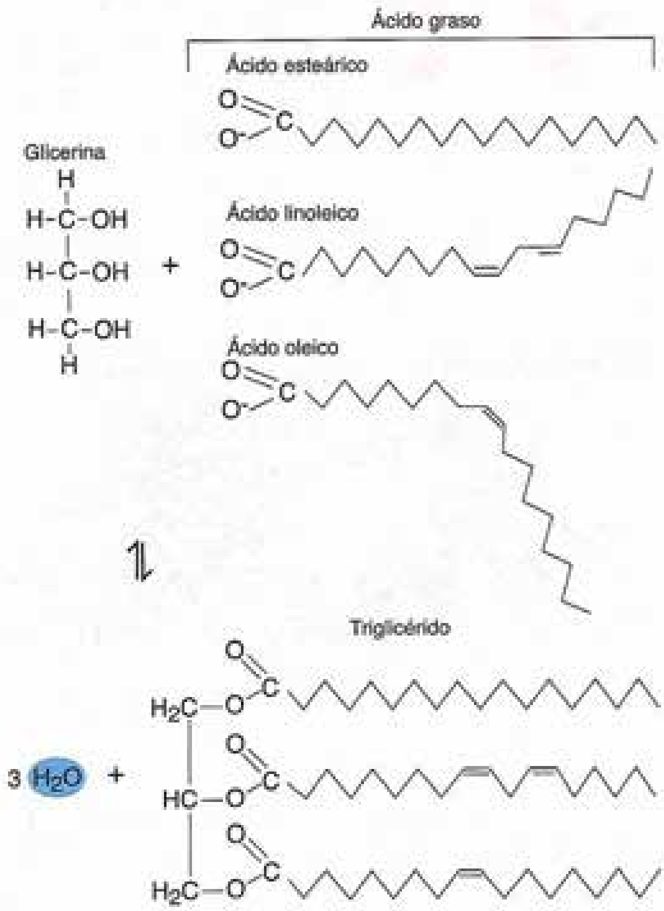


Fig. 5. *Una molécula de grasa está formada por una molécula de glicerol unida a tres ácidos grasos (de aquí el término "triglicérido"). Las grasas pueden ser no saturadas o saturadas, con dependencia de si sus ácidos grasos contienen o no enlaces dobles. Las grasas no saturadas, que tienden a ser líquidos oleosos, se encuentran más comúnmente en las plantas.*

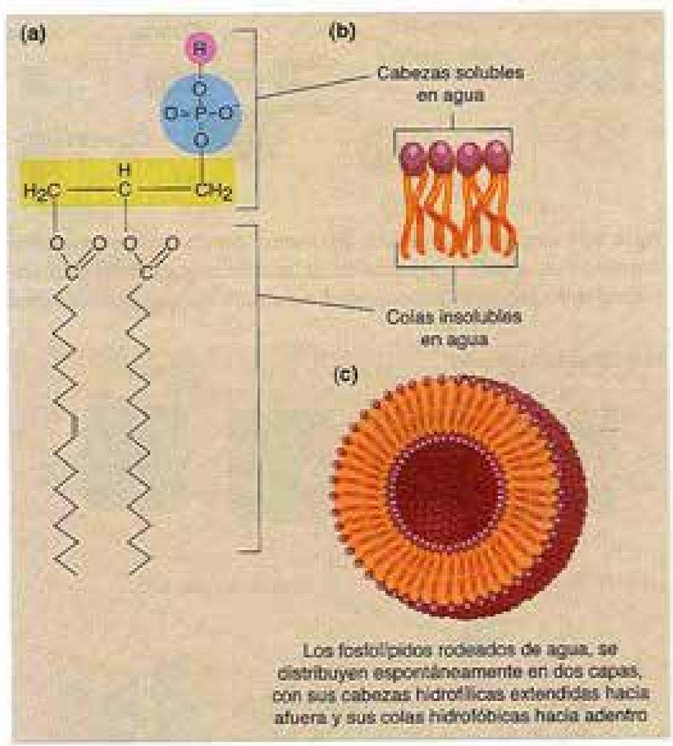
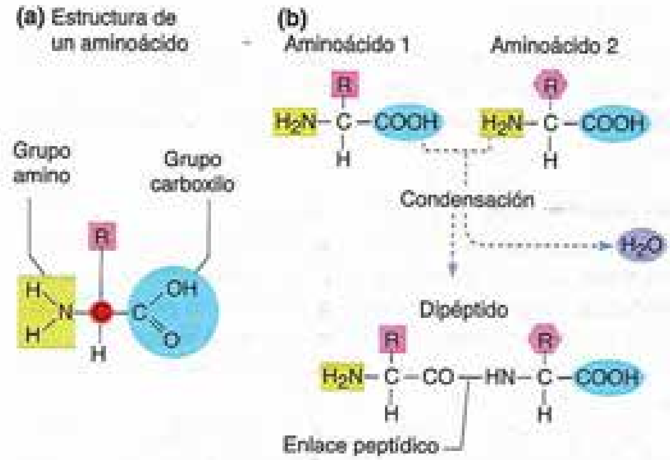


Fig. 7. *La molécula de fosfolípido está formada por dos ácidos grasos unidos a una molécula de glicerol, como en las grasas, y por un grupo fosfato unido al tercer carbono del glicerol. También pueden contener un grupo químico adicional, indicado con la letra R. Las "colas" de ácido graso son no polares y, por lo tanto, insolubles en agua (hidrófobas); la "cabeza" polar que contiene a los grupos fosfato y R es soluble (hidrófila).* ***(a)*** *Dado que los fosfolípidos tienen cabezas solubles en agua y colas hidrófobas, tienden a formar una película delgada en una superficie acuosa, con sus colas extendidas por encima del agua.* ***(b)*** *Rodeados de agua, se distribuyen espontáneamente en dos capas, con sus cabezas hidrófilas extendidas hacia afuera y sus colas hidrófobas hacia adentro.* ***(c)*** *Al formar una bicapa, los componentes hidrófobos de los fosfolípidos quedan "protegidos" del agua, excepto en los bordes, en donde quedan expuestos.*

Las proteínas

Son moléculas grandes compuestas de cadenas largas de aminoácidos, conocidas como cadenas polipeptídicas. Los veinte aminoácidos diferentes que conforman las proteínas varían de acuerdo con las propiedades de sus grupos laterales (R). A partir de éstos se sintetiza una gran variedad de diferentes tipos de proteínas, cada una de las cuales cumple una función altamente específica en los seres vivos.

La secuencia de aminoácidos se conoce como *estructura primaria de la proteína*. Según esta secuencia, la molécula puede adoptar una entre varias formas. Los puentes de hidrógeno (véase cap. 1, recuadro 1-1), entre los grupos amino y carboxilo tienden a plegar la cadena en una *estructura secundaria* repetida, como la hélice alfa o la hoja plegada beta. Las interacciones entre los grupos R de los aminoácidos pueden dar por resultado un plegamiento ulterior en una *estructura terciaria* que a menudo es de forma globular e intrincada. Dos o más polipéptidos pueden actuar recíprocamente y formar una *estructura cuaternaria*. Dada la variedad de aminoácidos, las proteínas pueden tener un alto grado de especificidad.



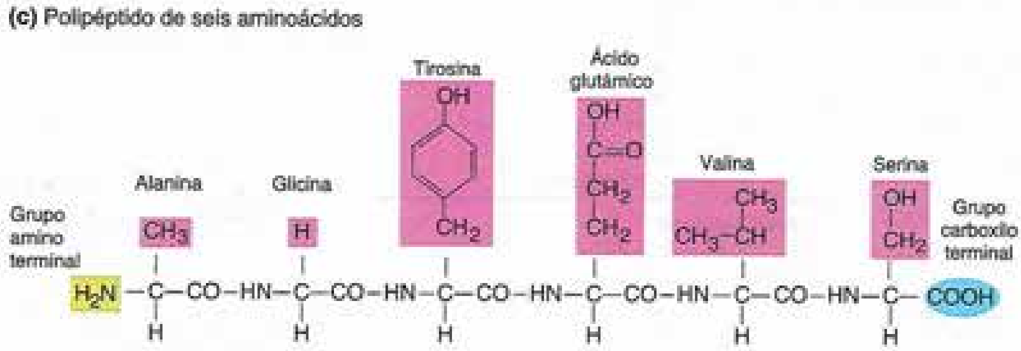
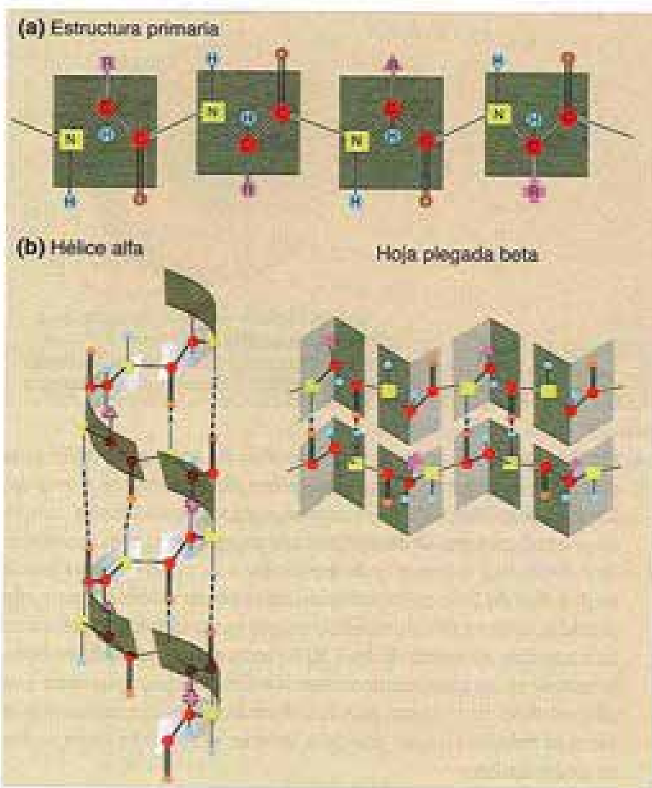


Fig. 8. ***(a)*** *Estructura de un aminoácido.* ***(b)*** *Un enlace peptídico es un enlace covalente formado por una reacción de condensación.* ***(c)*** *Los polipéptidos son polímeros de aminoácidos unidos por enlaces peptídicos, en los que el grupo amino de un aminoácido se une al grupo carboxilo de su vecino. Esta cadena polipeptídica contiene solamente seis aminoácidos, pero algunas cadenas pueden contener hasta 1.000 monómeros de aminoácidos.*



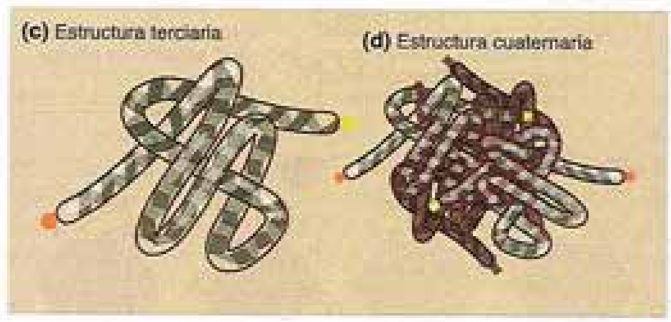


Fig. 9. *Estructura de las proteínas* ***(a)*** *Estructura primaria.* ***(b)*** *Estructura secundaria: hélice alfa y hoja plegada beta.* ***(c)*** *Diagrama de una proteína (enzima) cuya estructura terciaria incluye hojas beta plegadas y alfa hélices.* ***(d)*** *Estructura cuaternaria (incluye varios polipéptidos).*

Los nucleótidos

Son moléculas complejas formadas por un grupo fosfato, un azúcar de cinco carbonos y una base nitrogenada. Son los bloques estructurales de los ácidos desoxirribonucleico (DNA) y ribonucleico (RNA), que transmiten y traducen la información genética.

Los nucleótidos también desempeñan papeles centrales en los intercambios de energía que acompañan a las reacciones químicas dentro de los sistemas vivos. El principal portador de energía en la mayoría de las reacciones químicas que ocurren dentro de las células es un nucleótido que lleva tres fosfatos, el ATP.

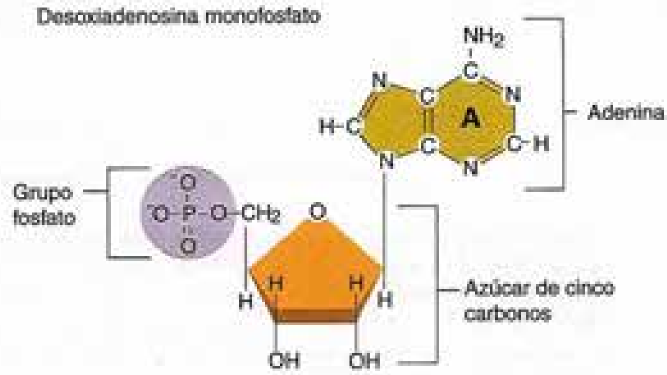


Fig. 10. *Un nucleótido está constituido por tres subunidades diferentes: un grupo fosfato, un azúcar de cinco carbonos y una base nitrogenada, en este caso, adenina. El nucleótido que se muestra en esta figura es el AMP.*

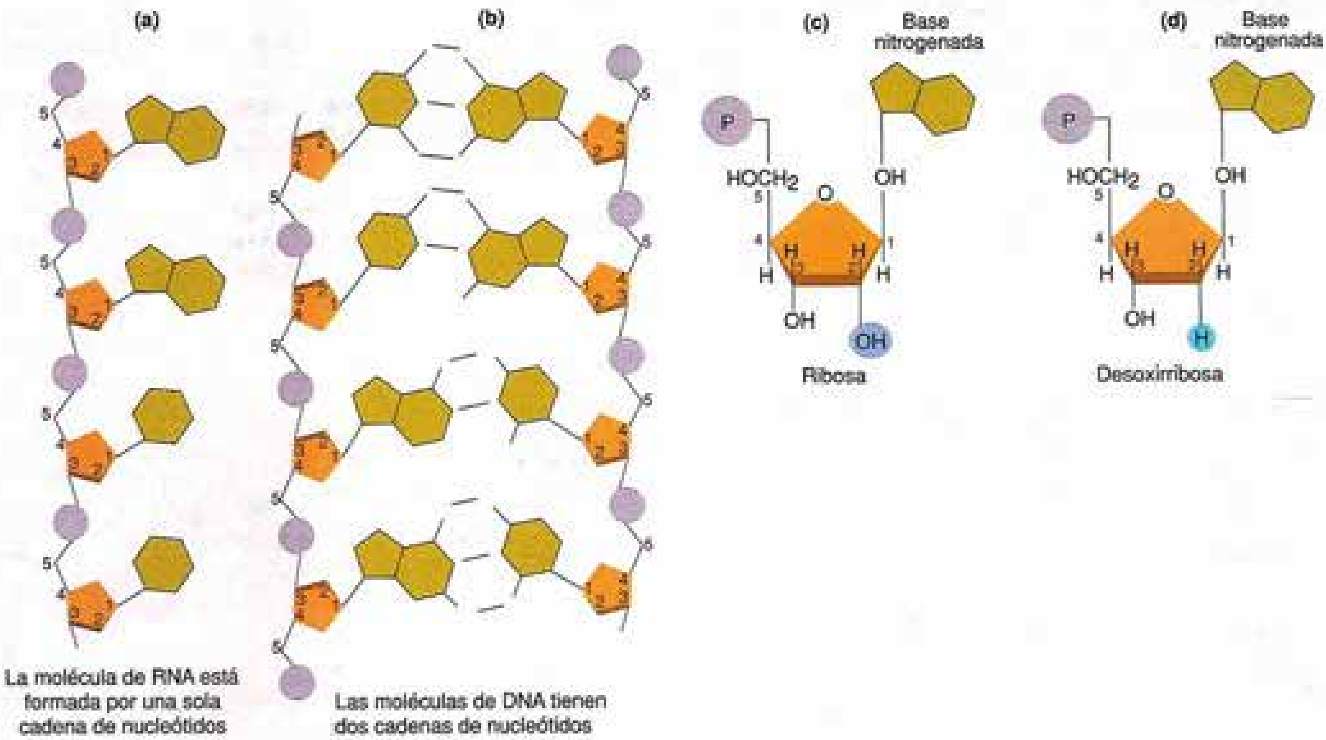


Fig. 11. *Los nucleótidos pueden unirse en cadenas largas por reacciones de condensación que involucran a los grupos hidroxilo de las subunidades de fosfato y de azúcar. En la figura se muestra* ***(a)*** *una molécula de RNA formada por una sola cadena de nucleótidos. Como se describe en el capítulo 9, las moléculas de DNA* ***(b)****, en cambio, constan de dos cadenas de nucleótidos enrolladas sobre sí mismas que forman una doble hélice. El azúcar que conforma el RNA es la ribosa* ***(c)*** *mientras que el DNA está constituido por desoxirribosa* ***(d)****.*

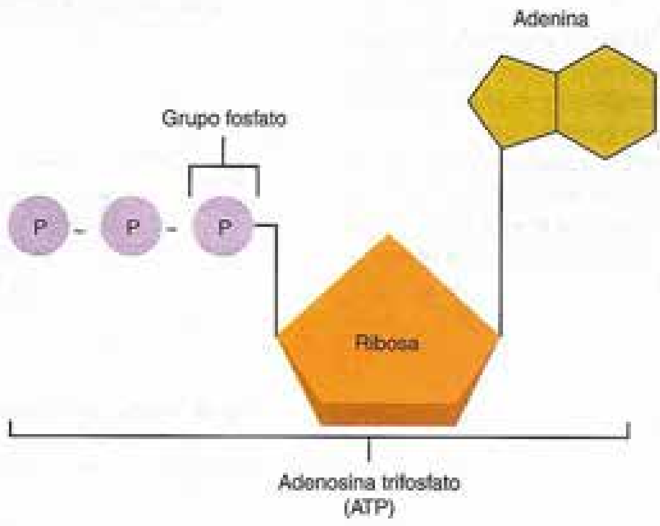


Fig. 12. *Esquema de una molécula de ATP (trifosfato de adenosina). La única diferencia entre esta molécula y el AMP (monofosfato de adenosina) que se muestra en la figura 10 es la unión de dos grupos fosfato adicionales. Aunque esta diferencia en la fórmula puede parecer pequeña, es la clave del funcionamiento del ATP en los seres vivos. El ADP contiene dos grupos fosfato.*

Apéndice 3

Medidas utilizadas en microscopia

1 centímetro (cm)	= 1/100 metro	= 0,4 pulgadas
1 milímetro (mm)	= 1/1.000 metro	= 1/10 cm
1 micrómetro (μm)+	= 1/1.000.000 metro	= 1/10.000 cm
1 nanómetro (nm)	= 1/1.000.000.000 metro	= 1/10.000.000 cm
1 ångstrom (Å)§	= 1/10.000.000.000 metro	= 1/100.000.000 cm
o		
1 metro = 10^2 cm = 10^3 mm = 10^6 μm = 10^9 nm = 10^{10} Å		

+ Los micrómetros fueron conocidos primitivamente como micrones (μ) y los nanómetros como milimicrones (mμ).
§ El ångstrom no es una medida aceptada en el Sistema Internacional de Unidades; sin embargo, en el pasado fue utilizada en microscopia y, en ocasiones, aún puede encontrarse en los libros.

[illegible]

[illegible]

Apéndice 4

Diccionario de raíces griegas y latinas

La biología, como cualquier otra disciplina, tiene su propia terminología. Las personas que se introducen a su conocimiento suelen encontrarse frente a una enorme cantidad de nombres, aparentemente extraños, incomprensibles y difíciles de memorizar.

El presente diccionario trata, dentro de sus posibilidades, de contribuir a remediar este inconveniente, no sólo para descartar el estudio memorístico, sino para que mediante la asociación de los significados a los vocablos técnicos se logre una mayor comprensión de los temas, que facilite además su apropiación por parte del lector.

Veamos algunos ejemplos: el término *fitomastigóforo* hace alusión a *fito*, planta (fotosintético), a *mastigo*, flagelo, látigo y a *foro*, portador, el que lleva. Este análisis nos lleva a pensar en un individuo fotosintético que posee un flagelo, lo que no está muy lejano a la descripción de las características distintivas de ese grupo. Una *blefaritis* es una inflamación (*itis*) del párpado (*blepharo*) y un *Acanthurus leucosternon* es un animal con una espina (*acantho*) en la cola (*urus*) con color blanco (*leuco*) en su pecho (*sternon*). Como producto adicional podemos tomar conciencia de que palabras que utilizamos a diario tienen una interesante etimología; así, *semáforo* deriva de (*sema*) señal y (*foro*) el que lleva, o sea el que lleva las señales.

Algunas veces, raíces diferentes tienen el mismo significado, en muchos casos esto se debe a efectos fonéticos: *ch* en muchos casos se pronuncia como *k* y *ph* como *f*. Así de *archaea* puede derivar *arquea* y de *phoros* deriva *foros*.

Por último, este diccionario no se propone respetar las normas de la gramática griega (G) o latina (L), sino que dados sus fines operativos y didácticos, su formato consta del enunciado de la raíz de las palabras y, separadas por guiones, de las terminaciones más habituales en la terminología biológica.

A

a	*G*	Sin, no, negativo
ab-s	*L*	Fuera, afuera
abyss	*G*	Profundo
acanth-a-o	*G*	Espina
acar-in-o	*G*	Garrapata, pequeño
acetabul-um	*L*	Recipiente o copa (usada para vinagre)
acet-o-um-yl	*L*	Vinagre
acicul-a-us-um	*L*	Aguja pequeña
acin-o-i-us	*L*	Frambuesa (infrutescencia)
acis	*G*	Barba, puntiagudo
acous-t	*G*	Sonido
acr-a-i	*L*	Agudo
acri	*G*	Agrio
acrib	*G*	Exacto
acro	*G*	Punta, extremo
acromio	*G*	Hombro
acut-a-us-um	*L*	Agudo
adelo	*G*	Desconocido
adelph-o	*G*	Hermano
aden-o	*G*	Glándula
aeci-a	*G*	Lastimadura
aedes	*G*	Desagradable
aegypt-i-us	*L*	Egipto, egipcio

aeol-o	*G*	Viento (de rápido movimiento)
aequ-a-i-o	*L*	Igual
aer-i-o	*G*	Aire, aéreo
aesthet-ico-icus	*G*	Percepción, sensación
aest-ivo-iva	*L*	Verano, calor
afferen-s	*L*	El que lleva hacia afuera
agaric-us-um	*G*	Hongo
agath	*G*	Bueno, valiente
agav	*G*	Noble
ago	*L*	Conductor
ago	*G*	Líder
agon	*G*	Competencia, competidor
agr-i-o	*L*	Campo
agrost-is	*G*	Cazador
al	*L*	Para
al-a-i	*L*	Ala
alat-a-us-um	*L*	Alado
alb-a-i-um-us	*L*	Blanco
albu-men	*L*	Clara de huevo, blanco
aleo	*G*	Caliente
aleuro	*G*	Harina
alg-e-o-esia	*G*	Dolor
alien	*L*	Extranjero
alkali-n-no-na	*Ar*	Alcalino, de pH básico
allelo	*L*	Otro, diferente
alli-um	*L*	Cebolla, ajo
all-o	*G*	Otro, diferente
alluci	*L*	Sueño, alucinación
alt-a-i-us-um	*L*	Alto
alter	*G*	Otro, diferente
altern-a-us-um	*L*	Alterno, alternado
altro	*L*	Otro, diferente
ama	*G*	Junto
aman-s	*L*	Amante
amar-gus-ga	*L*	Amargo
ambi	*L*	Alrededor
ameb-a-o	*G*	Cambio, cambiante
amic	*L*	Amistoso, amigo
amict	*L*	Empaquetado
amid-a-o	*L*	Amoníaco, amoniacal, nitrogenado
amm-o-us	*G*	Arena
amnio	*G*	Membrana fetal
amoeb-a-o	*G*	Cambio, cambiante
amph-i-o	*G*	Doble, alrededor, en dos lados
ampulla	*L*	Ampolla, frasco, recipiente
amygdal-a-us	*L*	Almendra
an	*G*	Sin, no, negativo
ana	*G*	Arriba, encima, otra vez
anal	*L*	Ano, cola (referido a)
anapto	*G*	Veloz
ana-s-tus	*L*	Pato
anchi	*G*	Cercano
ancor	*L*	Ancla
andr-o	*G*	Varón, masculino, hombre
ankyl-o	*G*	Duro
annel-us	*L*	Anillo
annu-s-a-um	*L*	Año
anthra-x-cis	*G*	Carbón
anthrop-us-o	*G*	Hombre, humano
anthus	*G*	Flor
ant-i	*G*	Contrario
antr-o-um	*L*	Cueva
aphrod-i	*G*	Referido al amor, sexo o belleza (Afrodita)
api	*L*	Abeja
ap-i-ex	*L*	Extremo, punta, ápice
aplo	*G*	Simple
apo	*G*	Desde, fuera
aqua	*L*	Agua
arachn-e-i	*G*	Araña
aranae	*L*	Araña
arbor	*L*	Árbol
arch-eo-aeo	*G*	Ancestral, anciano, antiguo
arc-i-o-us	*L*	Arco
arqua	*L*	Arco, arqueado, curvo
arthro	*G*	Articulación
asc-o-i	*G*	Vejiga, bolsa
asper	*L*	Áspero, rugoso
astr-a-o-us-um	*L*	Estrella
atm-os	*G*	Vapor, humo (aire)
audi	*L*	Sonido, oído
aur-a-us	*L*	Oro, dorado
auri	*L*	Oreja, oído
austral-is	*L*	Del Sur
aut-o	*L*	A sí mismo
aux-o	*G*	Crecimiento
ax-o-is	*L*	Eje
azo-e-t	*Fr*	Nitrógeno

B

baccill-us	*L*	Bastón pequeño
bali	*G*	Manchado
balista	*L*	Catapulta
barbat-a-us-um	*L*	Barbado
barb-a-us-um	*L*	Barba
bar-o-us	*G*	Presión
bas-e-i-o	*L*	Base
basid-i-a-um	*L*	Pequeña base
bass	*L*	Profundo
bathmo	*G*	Paso, compás, ritmo
bath-o	*G*	Profundo
batrach-o-us	*G*	Sapo, rana, batracio
bdell-a-o	*G*	Sanguijuela
bene	*L*	Bien
bi	*L*	Dos, doble
biblio	*G*	Papel, libro
bin	*L*	Doble, dos a la vez
bio	*G*	Vida, vivo
blemma	*G*	Vista, mirada
blephar	*G*	Párpado
bon-a-us-um	*L*	Bueno
botan	*G*	Pastos, hierbas
bov-is-i	*L*	Vaca
brachi-o-um	*G*	Brazo

brachis	*G*	Corto
brachy	*G*	Corto
bracte-a	*L*	Lámina delgada
brad-i-o	*G*	Lento
branch-i-ia-ium	*G*	Branquia
brev-i-is	*L*	Breve, corto
brom-a-us-ato	*G*	Comida
bronch-i-io-ius	*G*	Tubo para aire
bront-o-us	*G*	Trueno
buccin-a-us-um	*L*	Bocina, trompeta
buf-o-us	*L*	Sapo
bulim-i	*G*	Hambriento
bulim-mulus	*L*	Caracol (cierto tipo)
burr	*L*	Rojo

C

cad-o-us	*L*	Urna
caduc-i-eo	*L*	Caduco, que cae
caerule-o	*L*	Azul, celeste
caesi	*L*	Gris azulado
calc-i-o-a	*L*	Calcáreo
cali-c-x	*L*	Copa, cáliz
callo	*G*	Hermoso, delicado
cal-o-us	*G*	Hermoso, delicado
calypto	*G*	Cubierto
calyptra	*G*	Velo
camp-o	*G*	Oruga o monstruo
campt-o	*G*	Flexible
campus-o	*L*	Campo
can-i-s	*L*	Perro
capill-i-ar-o	*L*	Cabello
capit-a-us-um	*L*	Cabeza, encabezado
capsul-a-e-i	*L*	Pequeña caja
car	*L*	Querida
cara	*L*	Cara
carb-o-on	*L*	Carbón
caren-o	*G*	Cresta
carin-a-us	*L*	Quilla
carp-o-us-a	*G*	Fruto
cary-o-us	*G*	Nuez, núcleo
cat-a-o	*G*	Bajante, descendiente
caten-a-us	*L*	Cadena
caud-e-a	*L*	Tronco, cola
cauli	*G*	Tronco
cele	*G*	Rotura
celi-a	*G*	Cavidad abdominal
cell-a-ula	*L*	Celda, habitación pequeña
centi	*L*	Cien
centr-i-o-um	*G*	Centro, central
cer-a-os-atos	*G*	Cuerno
cerc-a-o	*G*	Cola
ceri	*L*	Cera
cerule	*G*	Azul, celeste
cervi-c-x	*L*	Cuello
chaos	*G*	Espacio vacío, caos
chel-o-on	*G*	Tortuga
chil-o-us	*G*	Labio
chir-o-os	*G*	Mano
chlor-o-us	*G*	Verde
choroid	*G*	Membrana
chrom-o-us	*G*	Color
chron-os-a	*G*	Tiempo
chrys-o	*G*	Oro, dorado
cine-ma-mato	*G*	Movimiento
cingul-um	*G*	Cinturón
cinnabar	*G*	Rojo
circ-us-i-co	*L*	Círculo, alrededor
cirr-us	*L*	Cabello
cis	*L*	De este lado
claus-tro	*L*	Cerrado, encierro
clito-r	*G*	Cerrado, encierro
clon	*G*	Brote
cnid-a	*G*	Aguja, punzante
coagul-a-us	*L*	Juntarse
cocc-i-us	*L*	Fruta, frambuesa
cod-a	*L*	Cola
coel-a-us	*G*	Cavidad
coerule	*G*	Azul, celeste
colp-o	*G*	Vagina
columb-a	*L*	Paloma
copr-o-us	*G*	Excremento
copt-o-us	*G*	Corte
cor-a	*G*	Cuervo
cord-is	*L*	Corazón
cory	*G*	Casco
cosmet-i-icus	*G*	Ordenado, adornado
cosm-o-os-i	*G*	Orden, universo, mundo
crasped-a	*G*	Borde
cresc-ent	*L*	Crecimiento
crist-a	*L*	Cresta
crur-a-al	*L*	Pierna, muslo
crux	*L*	Cruz
crypt-o-a-us	*G*	Escondido, oculto
cten-o-i	*G*	Peine
cuccull-i-us	*L*	Escudo
cul-a-o	*L*	Pequeño
culex	*L*	Mandíbula
culin-a	*L*	Cocina
cunn-us	*L*	Vulva
cupr-i-o-us-um	*L*	Cobre
cut-ane-aneus	*L*	Piel
cyan	*G*	Azul, celeste
cyath-io	*G*	Copa, cáliz
cyber	*G*	Guía
cycl-o	*G*	Círculo
cyn-o-us	*G*	Perro
cyst-o	*G*	Bolsa, vejiga
cyt-o-us	*G*	Pequeño lugar, celda

D

dactyl-o	*G*	Dedo
deca	*G*	Diez
decem-	*L*	Diez
decid-uo	*L*	Caduco, que cae

dein-o	*G*	Terrible
delph-i-y	*G*	Útero
dem-o	*G*	Pueblo
dendro	*G*	Tronco, rama
dens	*L*	Diente
dent	*L*	Diente
dentat-a-us-um	*L*	Dentado
deo	*L*	Dios
deon-to	*G*	Uso, necesidad
derm-a-ato-o	*G*	Piel
desm-o-a-io	*G*	Banda, ligamento
deutero	*G*	Segundo, el que viene después
digit-al	*L*	Dedo
dino	*G*	Terrible
dipl-o	*L*	Doble
di-s-a	*G*	Separado
discty-o	*G*	Red
dodeca	*L*	Doce
dom-o-us	*G*	Casa
dors-o-um	*L*	Espalda
droso	*G*	Rocío, humedad
dupl-o	*L*	Doble
dya	*G*	Dos, doble
dyn-a-amo	*G*	Fuerza, energía

E

e-c-n	*L*	Fuera, afuera, sin
echin-o-us	*G*	Espinoso
eco	*G*	Casa
ect-o	*G*	Fuera, exterior
efferen-s	*L*	Que lleva hacia afuera
eido	*G*	Parecido a
embol	*G*	Insertado
emia	*G*	Sangre
end-o	*G*	Adentro, interior
eno	*G*	Vino
entero	*G*	Intestino
ento	*G*	Adentro, interior
entom-o	*G*	Insecto
eol-o	*G*	Viento (de rápido movimiento)
epi	*G*	Sobre, encima
episio	*G*	Vulva
equ-a-al-i	*L*	Igual
equu-i-s	*L*	Caballo
erect-a-us-um	*L*	Parado, erecto
eresis	*G*	Tomar, agarrar
erisma	*G*	Soporte
eros	*G*	Amor, sexo
erythr-o-us	*G*	Rojo
ethn-o-us	*G*	Pueblo, nación
etho	*G*	Costumbre, hábito, comportamiento
eu	*G*	Bueno, verdadero
exa-o	*G*	Afuera, exterior

F

faciola	*L*	Pequeña banda
fasci-a	*L*	Banda, raya
feli-n-na-nus	*L*	Gato
fer-o-us	*L*	El que lleva, portador
fili-x-ces	*L*	Helecho
flabell-a-atus	*L*	Abanico
flav-us	*L*	Amarillo, rubio
fluvi-a-us	*L*	Río
foli-a	*L*	Hoja
folli	*L*	Bolsa, vejiga
follicul-o-um-us	*L*	Pequeña bolsa
fruct-i-us	*L*	Fruto
fulcr-o-us	*L*	Soporte
fung-i-us	*L*	Hongo

G

gaea	*G*	Tierra
galax-i	*G*	Leche
gale-a	*L*	Casco
gam-o-us	*G*	Matrimonio, unión
ge-a-o	*G*	Tierra
gen	*G*	Carga, producción
gen-e-a	*L*	Origen, raza, descendiente
genet	*L*	Antecesor
gen-o	*G*	Raza, sexo
genu	*L*	Rodilla
giga-n-nto	*G*	Gigante
glauco	*G*	Celeste pálido
gloss-o-a	*G*	Lengua
gluc-o	*G*	Dulce
glyc-o-er	*G*	Dulce
gnath-o-us	*G*	Mandíbula
graph-o-us	*G*	Dibujo, marca
gutta	*L*	Gota
gymn-o-us	*G*	Desnudo
gyn-a-o	*G*	Mujer, femenino

H

habitus	*L*	Aspecto externo
hal-i-o	*G*	Mar, sal
haplo	*G*	Simple
haust-or	*L*	Succión
hecto	*G*	Cien, centenar
helio	*G*	Sol
helix	*G*	Espiral
helmin-to	*G*	Gusano
hemi	*G*	Mitad
herni-a	*L*	Rotura
hex-a	*G*	Seis
hipp-o-us	*G*	Caballo
histo	*G*	Tejido
hom-o-eo	*G*	Igual, parecido, equilibrado
hormon	*G*	Excitar
hydr-a-o-us	*G*	Agua
hygr-a-o-us	*G*	Humedad
hymen	*G*	Membrana
hyper	*G*	Excesivo, muchísimo
hypo	*G*	Bajo (cant.), poco
hyster	*G*	Útero, bajo
hystri-c-x	*G*	Espinoso

I		
ichn-i-o	*G*	Huella, marca, pisada
ichthy-is-o-us	*G*	Pez
ideae	*cl.*	Terminación de las familias (en animales)
idio	*G*	Propio, particular
illus	*L*	Pequeño
infra	*L*	Bajo
inmun-o-i	*L*	Seguro, libre
intr-o	*L*	Adentro, interior
is-o	*G*	Igual
itis	*G*	Inflamación
juxta	*L*	Cercano
K		
kaleido	*G*	De hermosas formas
kall-o-i	*G*	Hermoso, delicado
kal-o-i	*G*	Hermoso, delicado
kera	*G*	Cuerno
kilo	*G*	Mil
L		
latus	*L*	Ancho, extenso
lect-o-icul	*L*	Lecho, cama
lemnisc-us	*L*	Cinta
lepi-s-do	*G*	Escama
leu-co-ko	*G*	Blanco
lob-a-e-i-o	*G*	Lóbulo
loc-a-i-us	*L*	Lugar
locul-a-us-um	*L*	Pequeño lugar, celda
lorica	*L*	Armadura
lum-en-inis	*L*	Luz
lyc-o-us	*G*	Lobo
M		
macr-o-a	*G*	Grande
macula	*L*	Mancha
malac-h-i-o	*G*	Blando
margin-a-o-us	*L*	Borde
menin-g-go-ges	*G*	Membrana
merism-a-o	*G*	División
mesembri	*G*	Mediodía
meso	*G*	Medio
metab-as-ol	*G*	Cambio, cambiante
meteor	*G*	Alto en el aire, climático
micella	*L*	Pequeño fragmento, miga
mict-a-o	*G*	Mezclado
mim-e-o-us	*G*	Imitador
mir-a-ac	*L*	Maravilla
mitr-a-al	*L*	Sombrero (un tipo de)
mix-a-o	*G*	Mezclado
mol-e	*G*	Masa. Peso
mon-a-o	*G*	Simple, uno
musc-a-o-i	*L*	Mosca, musgo y almizcle
myo	*G*	Músculo
myri-a-o	*G*	Innumerable, diez mil
N		
na-na-nna-nno	*G*	Enano, pequeñísimo
nebul-a	*L*	Nube
necros-is	*G*	Muerte, mortandad
nekt-o	*G*	Nadar
ne-o	*G*	Nuevo
nero	*G*	Líquido
neust-o	*G*	Flotar
noto	*G*	Sur
nov-i-o	*L*	Nuevo
nucle-o-ar	*L*	Núcleo, nuez
nud-a-i-o	*L*	Desnudo
nux	*L*	Nuez, núcleo
nyc-ta-tus-to	*G*	Noche
O		
ob	*L*	Contrario
ocul-o-ar	*L*	Ojo
odon-to	*G*	Diente
odor-i	*L*	Olor, aroma
oid-e	*G*	Parecido/a
oidea	*cl.*	Terminación de superfamilias animales
oideae	*cl.*	Terminación de subfamilias vegetales
omni-a	*G*	Todo, completo
onc-o	*G*	Masa, tubérculo
onir-o	*G*	Sueño
onto	*G*	Existencia, ser, estar
oo	*G*	Huevo
o-o	*G*	Huevo
ora-l-lis	*L*	Boca, bucal
orama	*G*	Vista
orni-s-to	*G*	Ave, pájaro
or-o-i	*G*	Montaña
orth-o	*G*	Derecho, recto
oscul-o-us	*L*	Beso, pequeña boca
osis	*L*	Condición de
osm-o-a	*G*	Olor, aroma
ostrac-o-um	*G*	Caparazón, conchilla
oto	*G*	Oído
ovar-ium-o	*L*	Ovario
ov-um	*L*	Huevo
oxy	*G*	Agudo
P		
paedia	*G*	Educación
paleo	*G*	Primero, primitivo
palp-o-us	*L*	Tocar, palpar, sentir
pan	*L*	Expandido, todo
par-a	*G*	Cercano, al lado
ped-o-us	*G*	Niño
ped-o-us	*L*	Pie
pegma	*G*	Congelado
pelag-os-i-icus	*G*	Mar, marino
pelico	*G*	Pelvis
peri	*G*	Alrededor, circundante

phag-o	*G*	Comer, comedor
phasia	*G*	Hablar
phob-o-ia	*G*	Miedo
phyc-o-us	*G*	Alga
phylla	*G*	Hoja
physal	*G*	Globo, burbuja
physio	*G*	Natural, naturaleza
pilus	*L*	Pelo
pinn-a-us	*L*	Pluma
plankt-o-on	*G*	Maravilloso
plasm-a-o	*G*	Sustancia
plat-i-y	*G*	Plano, achatado
pleo	*G*	Nadar, vela, lleno
pleur-a-i-o	*G*	Lateral, costado
pneumo	*G*	Aire
podo	*G*	Pie
poecil-ia-o	*G*	Variegado, de muchos colores
poly	*G*	Muchos, numerosos
potam-o-us	*G*	Río
pre	*G*	Antes
pro	*G*	Delante de
probocs-i-is	*G*	Que examina hacia adelante, trompa
prot-e-eo-i-o	*G*	Original, primero
psamm-o	*G*	Arena
pseud-a-o	*G*	Falso
psic-o	*G*	Alma, mente
psych-o-e	*G*	Alma, mente
pter-o-is-a	*G*	Ala, aleta
pubesc-	*L*	Peludo
pulex	*L*	Pulga
puru	*L*	Pus, inflamación
pyo	*G*	Pus, inflamación
pyr-o	*G*	Fuego
pyr-us	*L*	Pera

Q

quadr-a	*L*	Cuatro
quali-	*L*	Calidad, de qué calidad
quant-i-o	*L*	Cantidad, de qué cantidad
quinqu-e-i	*L*	Cinco

R

rachi-s	*G*	Espina
radic-a-al	*L*	Raíz
radul-a	*L*	Lima
raph-e-us	*G*	Costura, sutura
raqui-s	*G*	Espina
ren-o-al-alis	*L*	Riñón
ret-in-icul	*L*	Red
rex	*L*	Rey
rhadb-o-us	*G*	Bastón
rhino	*G*	Nariz
rhiz-o-a	*G*	Raíz
rhod-o	*G*	Rojo, rosado intenso
rino	*G*	Nariz
rot-a-i	*L*	Rueda, redondo, que gira

S

sacar-o-i	*G*	Azúcar, dulce
sacchar-i-o	*G*	Azúcar, dulce
saggit-a	*G*	Flecha
sal-i-in	*L*	Sal, salado
salpin-o-us-go	*G*	Trompeta, trompa
sapo-ni	*L*	Jabón
sapro	*G*	Podrido
sarco	*G*	Carne
scato	*G*	Desperdicio, excremento
scler-o-a	*G*	Duro
scop-i-io-ius	*G*	Mirar, observar
scut	*L*	Escudo
sema	*G*	Señal, marca
sem-en-in	*L*	Semilla
seri-cum	*L*	Seda
ser-o-um	*L*	Cera
serp-ens-ula	*L*	Serpiente
sesqui	*L*	Uno y medio
set-a	*L*	Pestaña
silv-a-estris	*L*	Selva, silvestre
sipho	*G*	Tubo
soma	*G*	Cuerpo
son-a-o	*L*	Sonido
spat-a-o	*L*	Espada
spic-a-um	*L*	Espiga
spir-o-us-a	*L*	Espiral
squama	*L*	Escama
stauro	*G*	Cruzado
stern-o-us	*G*	Pecho
stom-a-o-us	*G*	Boca, bucal
sub	*L*	Abajo
suber	*L*	Corcho
such-o-us	*G*	Cocodrilo
sucto-r	*L*	El que absorbe
sulf-o-ur	*G*	Azufre
sulph-o-ur	*G*	Azufre
sy-n-m-g-s	*G*	Juntos

T

tach-i-o	*G*	Rápido, veloz
tagma	*G*	División
tal-o-us	*L*	Estaca
taqui	*G*	Rápido, veloz
taut-o	*G*	Igual, lo mismo
tax-i-is	*G*	Movimiento
test-a-cea	*L*	Caparazón, conchilla
tetra	*G*	Cuatro
theo	*G*	Dios
thrix	*G*	Pelos
thylac-o	*G*	Bolsa, vejiga
thym-o	*G*	Mente, pensamiento
trache-a-o	*G*	Tubo
tropho	*G*	Comer, comedor
tropo	*G*	Cambio, cambiante

U

umbr-a	*L*	Sombra
uncin-a	*L*	Gancho, hebilla
ungui-s	*L*	Uña, garra
un-i-o	*L*	Uno
uran-o-io	*G*	Paraíso
ure-a	*G*	Orina
uri-a	*L*	Orina
ur-o-a-i	*G*	Cola
utric-ulo-ulus	*L*	Bolsa, vejiga

V

vac-a-uo	*L*	Vacío
vagin-a	*L*	Vaina, funda
variegat-a-us	*L*	Variegado, de muchos colores
var-i-io-ius	*L*	Varios, variados
ver-i-o	*L*	Verdadero
vers-i-a	*L*	Cambiante
vert-icullum-ex	*L*	Ápice, remolino
viridis	*L*	Verde
vir-o-us	*L*	Veneno
vor-a-o-us	*L*	Comer, comedor

X

xanth-o-i-a	*G*	Amarillo, rubio
xeno	*G*	Extraño, extranjero
xero	*G*	Seco
xilo	*G*	Madera
xipho	*G*	Espada
xylo	*G*	Madera

Y

yl	*G*	Sustancia
ymen-o	*G*	Membrana
ypsil-o	*G*	Con forma de "Y"

Z

zon-o-a	*G*	Cinturón
zo-o-a-on	*G*	Animal
zym-a-o	*G*	Fermento

Lecturas complementarias

Sugerencias de lecturas complementarias

Las lecturas complementarias que se sugieren amplían la información presentada en este libro. De la vasta literatura existente en la actualidad hemos seleccionado materiales, ya sea porque constituyen obras clásicas o, simplemente, porque aportan información novedosa. Desde un punto de vista científico, las selecciones efectuadas son arbitrarias. Los materiales se escogieron por su accesibilidad y no para documentar las afirmaciones hechas en el texto.

Con el mismo criterio, también hemos incluido algunos sitios de Internet. Los siguientes son sitios de temas generales en los que se pueden encontrar publicaciones periódicas sobre diversas áreas de la ciencia.

Ciencia hoy: http://www.ciencia-hoy.retina.ar/indice.htm
Discover: http://www.discover.com
Investigación y Ciencia: http://www.investigacionyciencia.es/
Natural History: http://www.naturalhistorymag.com/
Nature: http://www.nature.com
New Scientist: http://www.newscientist.com/
Science: http://www.sciencemag.org
Scientific American: http://www.sciam.com
The Scientist: http://the-scientist.com

Introducción

Libros

Bronowski J. The ascent of man. Boston: Little Brown & Company; 1973.
Una historia informal y luminosa de las ciencias, preparada originalmente como una serie de televisión. El énfasis se pone en la relación entre la ciencia y la cultura humana. Bien diseñada e ilustrada.

Chalmers A. ¿Qué es esa cosa llamada ciencia? Buenos Aires: Siglo Veintiuno Editores; 1988.
Este libro es una introducción simple y clara a los modernos puntos de vista sobre la naturaleza de la ciencia. Tras señalar las limitaciones del empirismo ingenuo, el autor describe y valora las teorías de Popper, Kuhn, Lakatos y Feyerabend como intentos de reemplazar aquella perspectiva tradicional.

Darwin C. El origen de las especies. Barcelona: Editorial Planeta-De Agostini; 1992.
Esta es la célebre "larga argumentación" de Darwin. Todo estudiante de biología debería, desde los comienzos de sus estudios, hojear este libro para captar su aroma especial y comenzar a comprender su extraordinaria fuerza.

Darwin C. Textos fundamentales. Barcelona: Altaya; 1993.
Una colección de los escritos de Darwin que incluye su *Autobiografía* y resúmenes de *El viaje del Beagle*, *El origen de las especies* y *El origen del hombre*, entre otros. Darwin era un buen escritor y este texto refleja la amplia variedad de sus intereses y preocupaciones en diferentes momentos de su vida.

Darwin C. Diario del viaje de un naturalista alrededor del mundo. Buenos Aires: El Elefante Blanco; 1997.
La crónica de Darwin sobre la expedición en la cual hizo los descubrimientos y las observaciones que finalmente lo condujeron a su teoría de la evolución. El vehemente, sensible y joven Darwin que surge de estas páginas es muy distinto de la imagen solemne que sugieren sus últimos retratos.

Huxley J y Kettlewel HDB. Darwin. Barcelona: Biblioteca Científica Salvat; 1994.
El biólogo Julian Huxley, nieto de T. H. Huxley, uno de los principales seguidores de Darwin, y el especialista en genética H. B. D. Kettlewel ofrecen en este libro un documentado y ameno acercamiento a un personaje y una obra que han suscitado el interés de sucesivas generaciones de investigadores.

Klimovsky G. Las desventuras del conocimiento científico. Buenos Aires: A-Z; 1994.
Este libro es una introducción a la epistemología en la que se analiza a la ciencia misma. En él se pueden encontrar no sólo una descripción de algunos de los procedimientos que emplean los científicos para acceder al conocimiento, sino también diversas controversias entre distintas tendencias epistemológicas actuales que debaten la naturaleza de la ciencia, sus métodos y sus posibilidades.

Lamarck JB. Filosofía zoológica. Barcelona: Editorial Mateu; 1971.
En esta obra, Lamarck expone sus ideas transformistas. Es un bello texto, lleno de ejemplos que vale la pena analizar y reinterpretar sobre la base de las ideas evolutivas que se desarrollaron posteriormente.

Leith B. El legado de Darwin. Barcelona: Biblioteca Científica Salvat; 1994.
Este libro reseña de una manera amplia y sin tomar partido muchas de las principales polémicas actuales de la teoría evolutiva.

Mayr E. *Así es la biología*. Madrid: Debate Pensamiento; 1998.
Escrito por una figura sobresaliente en el estudio de la evolución, este libro brinda un análisis notable de la filosofía y la metodología de las ciencias biológicas. Establece relaciones entre los conceptos evolutivos y ecológicos y destina un capítulo para analizar el lugar del hombre en la naturaleza.

Mayr E. The growth of biological thought: Diversity, Evolution, and Inheritance. Harvard: Belknap Press; 1985.
Un punto de vista interesante acerca de la historia de la biología.

Moorhead A. Darwin: La expedición en el Beagle. Barcelona: Ediciones del Serbal; 1980.
Una narración deliciosa del viaje de Darwin, bellamente ilustrada con pinturas, litografías y dibujos contemporáneos o casi contemporáneos.

Ruiz R, Ayala FJ. El método en las ciencias. Epistemología y darwinismo. México: Fondo de Cultura Económica; 1998.
Esta obra aborda las vías discrepantes con las que varias teorías pueden dar cuenta del mismo problema. Su propósito es estimular el interés en estas teorías, reconocer sus fundamentos y definir sus límites.

Sitios de internet

http://www.literature.org
http://www.gutenberg.net/
Incluyen los principales textos de Darwin, entre ellos *El origen de las especies* y *El viaje del Beagle* en su idioma original (inglés).

http://www.lib.cam.ac.uk/Departments/Darwin/
http://www.nap.edu/books/0309063647/html/
Aportan información valiosa sobre la enseñanza y el aprendizaje de la evolución.

http://echo.gmu.edu/center
Presenta varias herramientas para introducirse en la historia y la filosofía de la ciencia.

Sección 1

Libros

Alberts B, Johnson A, Lewis J, Raff M, Roberts K, Walter P. Biología molecular de la célula. 4ª ed. Barcelona: Omega; 2004.
Un texto de biología celular sobresaliente. Incluye una discusión clara y actualizada de los procesos celulares, así como una revisión completa de los capítulos sobre genética molecular. Cuenta además con un nuevo capítulo sobre patogénesis, infección e inmunidad innata. Incluye un CD-ROM interactivo en inglés.

Alberts B, Bray D, Hopkin K, Johnson A, Leis J, Raff M, Roberts K, Walter P. Introducción a la Biología Celular. 2ª ed. Madrid: Editorial Médica Panamericana; 2006.
Este libro pone un renovado énfasis en los genomas y una visión global de la secuencia del genoma humano. Contiene nuevos capítulos sobre la evolución de los genes y los genomas y genética, meiosis y bases moleculares de la herencia. Contiene secciones sobre temas de gran interés y actualidad como las células madre, la clonación y la muerte celular programada.

Atkins P, Jones L. Principios de Química. Los caminos del descubrimiento. Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana; 2006.
Esta obra aborda la química como una disciplina viva y dinámica y pone especial énfasis en las técnicas modernas, sus aplicaciones y la resolución de problemas.

Kolman J, Roehm K-H. Bioquímica. Texto y Atlas. 3ª ed. Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana; 2005.
Esta edición, actualizada y ampliada, incluye gráficos claros y textos breves que ofrecen un amplio panorama del estado actual de los conocimientos de bioquímica y facilitan una consulta rápida y visual de la materia.

Lodish H, Darnell J, Berk A, Zipursky L, Matsudaira P, Baltimore D. Biología molecular de la célula. 5ª ed. Madrid: Editorial Médica Panamericana; 2005.
Un tratamiento profundo de la biología celular moderna, ricamente ilustrado con diagramas y microfotografías. Incluye un CD-ROM interactivo en inglés.

De Robertis E (h), Hib J. Fundamentos de biología celular y molecular de De Robertis. 4ª ed. Buenos Aires: El Ateneo Jenny SA; 2004.
Esta obra, cuyas primeras ediciones fueron realizadas por el Dr. Eduardo De Robertis, profundiza sobre conceptos de biología celular y molecular.

Feynman RP. Física. Vol I. Ed. bilingüe. USA: Fondo Educativo Interamericano; 1971.
Un clásico dentro de los libros de física que puede contribuir a la comprensión de los fenómenos que involucran transformaciones de energía.

Nelson DL, Cox M. Lehninger Principles of Biochemistry. 4th ed. New York: WH Freeman; 2004.
Un texto introductorio ya clásico. Presenta los fundamentos de la bioquímica a través de temas seleccionados e incorpora los descubrimientos más recientes, que incluyen regulación metabólica, tecnologías de DNA y nuevas aplicaciones médicas.

Needham J. La química de la vida. México: Fondo de Cultura Económica; 1970.
Reúne ocho conferencias sobre la historia de la bioquímica, impartidas por especialistas de la Universidad de Cambridge entre 1958 y 1961. Contiene entre otros temas historia de la fotosíntesis y de las enzimas.

Berg J, Tymoczko J, Stryer L. Biochemistry. 6th ed. New York: WH Freeman & Co; 2006.
Texto introductorio, con muchos ejemplos de aplicaciones médicas de la bioquímica. Bellamente ilustrado. Las secciones de metabolismo son muy claras y no requieren un conocimiento previo de química.

Margulis L. El origen de la célula. Barcelona: Editorial Reverté; 2001.
Presenta un entretenido relato del origen de los primeros seres vivos, que incluye la aparición de los primeros organismos eucariontes por medio del proceso de endosimbiosis, propuesto por la misma Margulis.

Schopf JW. La cuna de la vida. Barcelona: Colección Drakontos; 2000.
Schopf, pionero de la paleobiología moderna, cuenta la fascinante historia de los orígenes y la evolución de los primeros seres vivos a la luz de sus investigaciones.

Schrödinger E. ¿Qué es la vida? Buenos Aires: Espasa-Calpe; 1947.
Este libro es un texto de referencia en cualquier estudio de la biología básica.

Voet D, Voet JG. Bioquímica. Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana; 2006.
La bioquímica es un cuerpo de conocimientos compilado mediante la experiencia, por lo que los autores han puesto el acento en trabajar sobre estos aspectos. En segundo lugar tuvieron en cuenta la unidad de la vida y la diversidad. El tercer aspecto consiste en que los procesos biológicos están organizados en una red elaborada e interdependiente. Por último, el libro destaca las consecuencias médicas de la bioquímica.

Sitios de internet

http://www.johnkyrk.com/
Presenta más de una docena de animaciones que cubren en forma sencilla y amena procesos celulares complejos, como la fotosíntesis, la síntesis de proteínas y la meiosis.

http://www.cellnucleus.com/
Docenas de animaciones y películas muestran los componentes del núcleo en un despliegue espectacular.

http://deepgreen.stanford.edu/
Proteínas como la proteína verde fluorescente han permitido a los investigadores localizar moléculas y componentes celulares en su marcha dentro de la célula. Este sitio presenta una compilación de imágenes fijas y animadas que muestran cromosomas separándose durante la división celular, microtúbulos alargándose y muchos otros procesos dinámicos.

Sección 2

Libros

Griffiths AJF, Miller JH, Suzuki DT, Lewontin RC, Gelbart WM. Introduction to genetic analysis. WH Freeman & Co; 2000.
Un texto clásico actualizado con discusiones sobre los últimos avances de la ciencia. Incluye un CD-ROM.

Díaz A, Golombek D (comps.). ADN, 50 años no es nada. Buenos Aires: Siglo XXI Editores; 2004.
Este libro celebra el aniversario de la descripción de la estructura del DNA y repasa lo acaecido en la ciencia desde el siglo XX hasta el presente.

Jacob F. The logic of life: a history of heredity. New York: Pantheon Books; 1973.
Gira alrededor de los cambios en la forma en que las personas ven la naturaleza de los seres vivos. Estos cambios, que son parte de nuestra historia intelectual total, determinan el ritmo y la dirección de la investigación científica. Los capítulos introductorios son particularmente brillantes.

Judson HF. The eight day of creation: makers of the revolution in biology. New York: Simon & Schuster; 1979.
Estudio abarcador de los aspectos humanos y científicos de la biología molecular desde la década de 1930 hasta la mitad de la de 1970. A medida que se desarrollan los hechos se cuenta la historia desde el punto de vista del participante. Presenta una visión personal y esclarecedora del desarrollo del pensamiento científico.

Morange M. A History of Molecular Biology. Cambridge Massachusetts: Harvard University Press; 1998.
Delinea el nacimiento del campo de la biología molecular hasta el comienzo de la era genómica.

Passarge E. Genética. Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana; 2004.
Atlas color que utiliza un enfoque visual para desarrollar conceptos. Está basado en láminas en color, cada una acompañada por un texto explicativo y provee las bases para una introducción.

Pierce BA. Genética. Un enfoque conceptual. Madrid: Editorial Médica Panamericana; 2005.
Introduce los conceptos y la mecánica de la genética de una manera general y abarcadora, sin perderse en detalles.

Russell PJ. Genetics. 5[th] ed. New York: Harper/Collins; 2001.
Un texto que presenta variados temas de genética.

Stern C, Sherwood ER, editors. The Origin of Genetics: A Mendel Source Book. New York: WH Freeman; 1966.
Una compilación de varios ensayos escritos por investigadores que iluminan los primeros días de la genética. Incluye traducción de los artículos publicados por Mendel.

Watson JD. La doble hélice. New York: Atheneum; 1968.
Un texto cautivante, y para algunos exasperante, en el cual Watson narra los eventos que llevaron al descubrimiento de la estructura del DNA.

Sitios de internet

http://history.nih.gov/exhibits/genetics
Presenta en forma simple y didáctica temas como las bases de la herencia, la ingeniería genética, la terapia génica y el Proyecto Genoma Humano. Analiza también interesantes problemas éticos que surgen de la aplicación de la genética en medicina.

http://www.history.nih.gov/exhibits/nirenberg/
Una crónica de los descubrimientos que llevaron a descifrar el código genético.

http://genome.wellcome.ac.uk/
Excelente introducción a la investigación genómica y a su posible impacto en la sociedad. Presenta cada cromosoma con sus principales genes, diversas enfermedades genéticas, sus causas y sus posibles tratamientos y las implicaciones éticas de la investigación genómica, entre muchos otros temas.

http://www.dnaftb.org/dnaftb/
Ofrece una introducción a la genética mendeliana, a través de videoclips de científicos e historiadores, animaciones, fotos de archivos, entre muchos otros medios.

http://www.dnalc.org/home.html
Abarca una muy amplia variedad de temas, entre ellos, genética básica, la base genética de algunas enfermedades y el descubrimiento de la estructura del DNA.

Sección 3

Libros

Alberts B, Johnson A, Lewis J, Raff M, Roberts K, Walter P. Biología molecular de la célula. 4ª ed. Barcelona: Omega; 2004.
Un texto de biología celular sobresaliente. Incluye una discusión clara y actualizada de los procesos celulares, así como una revisión completa de los capítulos sobre genética molecular. Cuenta además con un nuevo capítulo sobre patogénesis, infección e inmunidad innata. Incluye un CD-ROM interactivo en inglés.

Carrol SB, Grenier JK, Wheatherbee SD. From DNA to Diversity. Oxford: Blackwell Publishing; 2005.
Los autores nos cuentan de manera sencilla una historia altamente compleja, sin distorsionar la esencia o el rigor propio de la ciencia. Esta historia nos lleva a través de los distintos niveles de organización biológica, comenzando por los detalles de la regulación génica hasta alcanzar un conocimiento profundo de la diversidad biológica.

Gerhart J, Kirschner M. Cells, embryos and evolution. Malden (Massachusetts, Estados Unidos), Oxford y Londres (Inglaterra), Edinburg, Carlton (Australia), Paris, Berlin, Viena: Blackwell Science; 1997.
Analiza los mecanismos celulares y genéticos que gobiernan el desarrollo de una enorme serie de animales. El enfoque es comparativo y abunda en especulaciones sobre los posibles modos en que la diversidad de tipos de desarrollo puede haber surgido en el curso de la evolución.

Gibert SF. Biología del desarrollo. 7ª ed. Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana; 2005.
Un texto básico pero muy completo sobre el desarrollo animal. Explora fenómenos a nivel organísmico, celular y molecular, así como los aspectos médicos, ambientales y evolutivos de la biología del desarrollo.

Gomperts BD, Kramer IM, Tatham PER. Signal Transduction. Oxford: Elsevier. Academic Press; 2002.
Texto específico que aporta elementos clave para comprender los procesos de transducción de señales.

Jacob F. El ratón, la mosca y el hombre. Barcelona: Drakontos Crítica; 1998.
Este científico, Premio Nobel de Medicina, encara las concepciones sobre la vida y la evolución en un libro ameno que trasciende la divulgación científica.

Lewin B. Genes IX. Massachusetts: Jones and Bartlett Publishers, 2007.
Este clásico texto universitario de Lewin suministra una excelente actualización de la estructura y la función de los genes. Analiza con una visión fundamentalmente molecular la biología de procariontes y eucariontes y aborda en profundidad temas como la perpetuación del material genético y su expresión.

Lewontin R. El sueño del genoma humano y otras ilusiones. Barcelona, Editorial Paidós; 2001.
Lewontin combina fuertes críticas a ciertas pretensiones científicas excesivamente ambiciosas, con lúcidas descripciones del estado en que se encuentra hoy en día el conocimiento científico. Aborda la herencia y la selección natural, la psicología evolutiva y el altruismo, la novela naturalista del siglo XIX, los estudios de la sexualidad, la clonación y el Proyecto Genoma Humano, entre muchos otros temas.

Lewontin R, Rose S, Kamin LJ. No está en los genes. Racismo, genética e ideología. México DF: Editorial Crítica; 1987.
En este libro, Lewontin analiza en profundidad el papel de la ideología en las ciencias. Incluye una fuerte crítica al determinismo biológico y a

la sociobiología, así como una convincente refutación a las teorías sobre la determinación genética de la inteligencia.

Lodish H, Darnell J, Berk A, Zipursky L, Matsudaira P, Baltimore D. Biología molecular de la célula. 5ª ed. Madrid: Editorial Médica Panamericana; 2005.
Un tratamiento profundo de la biología celular moderna, ricamente ilustrado con diagramas y microfotografías. Incluye un CD-ROM interactivo en inglés.

Rifkin J. El siglo de la biotecnología. Barcelona: Editorial Crítica; 1999.
El autor del celebrado *best-seller El fin del trabajo* se embarca en un polémico libro sobre las consecuencias que la biología y la genética molecular tendrán sobre la humanidad. Desde los animales y las plantas transgénicas hasta la fabricación de órganos "de repuesto".

Solari AJ. Genética humana. Fundamentos y aplicaciones en medicina. 3ª ed. Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana; 2004.
Introducción clara y concisa a la genética humana actual; analiza el enfoque y las aplicaciones médicas en forma didáctica.

Sulston J, Ferry G. El hilo común de la humanidad: una historia sobre la ciencia, la política, la ética y el genoma humano. Madrid: Siglo XXI de España Editores, S.A.; 2003.
John Sulston, Premio Nobel de Medicina 2002 y uno de los máximos responsables del Proyecto Genoma Humano, junto con G. Ferry aborda el tema de la secuencia del genoma humano, un año después de haberse completado. ¿Somos capaces de comprender el dilema ético y las consecuencias de su propiedad y uso?, ¿cambiará nuestra vida y manera de entendernos?

Watson J, Baker S, Bell S, Gann A, Levine M, Losick R. Biología molecular del gen. 5ª ed. Madrid: Editorial Médica Panamericana; 2006.
Esta edición, si bien conserva su filosofía original, es decir, describir de manera clara y sencilla qué son los genes y cómo funcionan, refleja los avances espectaculares ocurridos en esta disciplina desde la última edición.

Sitios de internet

http://www.ncbi.nlm.nih.gov/
Uno de los sitios más importantes de bases de datos y software para análisis de secuencias de DNA de genomas desde virus a mamíferos.

http://www.genomesonline.org/
Página dedicada a bases de datos de genomas y de proyectos en curso de secuenciación de genomas.

http://www.dnaftb.org/dnaftb/
DNA from the beginning es un excelente sitio en el cual se explora mediante imágenes y animaciones didácticas los conceptos básicos de la genética, la organización de los genes, su regulación, y mucho más.

http://www.dnai.org/index.htm
Explora el mundo del DNA a través de interesantes imágenes y animaciones. Desde la historia de su descubrimiento hasta la manipulación de los genes.

http://www.cellsalive.com
En *Cells Alive* se encuentran cientos de fotos y videos de diversas células y microorganismos. Además, decenas de animaciones que explican procesos como la mitosis, la meiosis, el ciclo celular, etc.

http://www.rothamsted.bbsrc.ac.uk/notebook/courses/guide/
Una guía para familiarizarse con los términos de la biología molecular.

http://on.to/dictionary
Diccionario de biología celular y molecular.

http://history.nih.gov/exhibits/genetics/
Explica cómo la genética está transformando la medicina y sirve de introducción a conceptos básicos.

http://www.eugenicsarchive.org/eugenics/branch.pl
Ofrece un archivo con más de 1.200 fotos, gráficos y documentos de principios del siglo XX que exponen una era oscura en la ciencia estadounidense, en la cual muchos científicos pensaban que podían crear poblaciones humanas más aptas a través de reproducción dirigida. Presenta interesantes problemas éticos actuales derivados de los avances de la genética moderna.

http://ghr.nlm.nih.gov/ghr/page/Home
Examina diversas enfermedades con la presentación de los últimos descubrimientos disponibles sobre cada una, además de una breve descripción de los síntomas, su herencia y las mutaciones involucradas.

http://flymove.uni-muenster.de/
FlyMove es un excelente recurso para estudiar el desarrollo de la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster*. Contiene imágenes, videos y actividades interactivas.

Sección 4

Libros

Alcock J. Animal behavior. An evolutionary approach. Sunderland, Mass: Sinauer Associates Inc; 1998.
Una aproximación evolutiva al estudio del comportamiento de los animales; incluye un capítulo sobre evolución del comportamiento humano.

Benton M y otros. La lógica de las extinciones. Colección Libros para Pensar la Ciencia. Barcelona: Editorial Tusquets; 1996.
Exposiciones y debates de seis especialistas reunidos en Barcelona, en 1993, en los que discuten la existencia de patrones comunes y modelos representativos de la dinámica de las extinciones en masa que permitan evaluar y predecir las perspectivas de la actual crisis de la biodiversidad.

Cavalli Sforza LL. Genes, pueblos y lenguas. Barcelona: Editorial Crítica SA, Colección Drakontos; 1997.
Un interesante recorrido por los últimos 100.000 años de evolución humana que integra datos paleontológicos, genéticos, arqueológicos y lingüísticos. El autor demuestra cómo el análisis de estos diferentes enfoques arroja resultados concordantes que permiten reconstruir las rutas migratorias de *Homo sapiens* desde África.

Darwin C. El origen de las especies. Barcelona: Editorial Planeta-De Agostini; 1992.
La "larga argumentación" de Darwin. Su lectura es indispensable.

Fontdevila A, Moya A. Evolución. Madrid: Editorial Síntesis; 2003.
Una revisión actualizada de los principales tópicos de la teoría evolutiva.

Futuyma D. Evolution. Sunderland: Sinauer Public; 2005.
Un texto general y muy completo sobre el actual marco teórico de la biología contemporánea, con una visión plural respecto de aspectos controversiales.

Gould SJ. La vida maravillosa. Barcelona: Editorial Crítica SA, Colección Drakontos; 1991.
Un libro que trata de contestar, desde una perspectiva científica, las preguntas acerca de la historia de la vida y de su punto de partida, a partir de los fósiles que se encontraron en 1909 en los yacimientos de Burguess Shale.

Gould SJ. La estructura de la teoría de la evolución. Barcelona: Tusquets, Colección Metatemas; 2004.
Gould intenta definir y revisar el marco de pensamiento establecido por Charles Darwin en *El origen de las especies*. Realiza una admirable tarea al examinar los fundamentos de la teoría evolutiva para luego señalar los puntos en los que la teoría evolutiva moderna parece haber "perdido el rumbo". Finalmente, utiliza su propio sistema para reconciliar los argumentos básicos de Darwin con las críticas de los científicos actuales.

Hasson E. Evolución y Selección Natural. Buenos Aires: Eudeba; 2005.
Se trata de un texto ameno y didáctico pero no menos riguroso, muy útil como introducción a los principales conceptos de la teoría evolutiva.

Hutchinson E. The Ecological Theater and the Evolutionary Play. New Haven, Conn: Yale University Press; 1965.
Este grupo de ensayos sobre ecología acuática es un relato muy ameno sobre la influencia de la evolución en el ambiente.

Krebs JR, Davies NB. An Introduction to Behavioural Ecology. Oxford: Backwell Scientific Publications; 1993.
Analiza la influencia de la selección natural en la lucha por la supervivencia entre los animales. Escrito en un estilo lúcido, la última edición de este libro clásico estudia diversas estrategias de explotación de recursos, de evitación de depredadores y de maximización del éxito reproductivo en un contexto evolutivo.

Leakey R, Lewin R. La sexta extinción. Barcelona: Colección Libros para Pensar la Ciencia, Editorial Tusquets; 1997.
En el marco del patrón que parecen compartir las cinco principales extinciones masivas que ocurrieron a lo largo de la historia de la vida, los autores analizan la actual crisis planetaria y caracterizan la extinción masiva en curso. Es un texto actualizado y accesible que destaca la importancia de la capacidad predictiva que proporciona el conocimiento de los procesos evolutivos.

Leith B. El legado de Darwin. Barcelona: Biblioteca Científica Salvat, Salvat Editores; 1995.
Este volumen refleja las principales controversias que existen en el seno de la biología evolutiva de un modo ameno y al mismo tiempo preciso, con exposición de argumentos y pruebas.

Lewin R. Evolución humana. Barcelona: Colección Científica Salvat, Salvat Editores; 1994.
Una buena síntesis de los conocimientos reunidos en los diferentes campos que actualmente abordan el estudio de la evolución humana. Un texto de divulgación, accesible pero riguroso.

Mayr E. One Long Argument: Charles Darwin and the Genesis of Modern Evolutionary Thought. Harvard: Harvard University Press; 1993.
El reconocido evolucionista Ernst Mayr traza la evolución del pensamiento evolutivo en nuestra época y sintetiza brillantemente la teoría de Darwin.

Ridley M. Evolution. Londres: Blackwell Scientific; 2005.
Se trata de un texto actualizado y abarcador de la teoría neodarwinista, con especial énfasis en los aspectos relacionados con la genética de poblaciones.

Tattersall I. The fossil trail. How we know what we think we know about human evolution. Oxford: Oxford University Press; 1997.
Una narrativa vigorosa por parte del director del departamento de antropología del Museo Americano de Historia Natural de Nueva York acerca de los esfuerzos de diversos paleontólogos para reconstruir el origen de la especie humana.

Sitios de internet

http://www.literature.org
Incluye los principales textos de Darwin, entre ellos, *El origen de las especies* y *El viaje del Beagle* en su idioma original (inglés).

http://www.gutenberg.net/
Ofrece acceso a las obras de varios autores relevantes, entre otros, Darwin.

http://pages.britishlibrary.net/charles.darwin/

http://evolution.berkeley.edu

http://www.pbs.org/wgbh/evolution/
Ofrece herramientas históricas y didácticas sobre evolución.

http://www.nceas.ucsb.edu/~alroy/lefa/lophodon.html
Este sitio toma su nombre, *Lophodon*, de un género de mamíferos extintos. Presenta a los científicos que inspiraron, defendieron y alimentaron la biología evolutiva.

http://www.ucmp.berkeley.edu
Este sitio puede recorrerse como un museo de paleontología. Está diseñado por la Universidad de California, Berkeley.

Sección 5

Libros

Alexopoulos CJ, Mims A, Blackwell M. Introductory Mycology. New York: Ed John Wiley & Sons, Inc N; 1996.

Es un clásico revisado y actualizado. Contiene descripciones de grupos tradicionalmente clasificados como hongos tales como Oomycetes y Myxomycetes.

Atlas RM, Bartha R. Ecología microbiana y Microbiología ambiental. Madrid: Pearson Educación S.A.; 2002.

Presenta un enfoque ambiental de la microbiología. Se centra en las características fisicoquímicas del ambiente y como éstas condicionan y regulan la actividad y las interacciones entre microorganismos. Analiza la función de los microorganismos en generar y mantener las condiciones de la biosfera y los aspectos ecológicos que se utilizan en biotecnologías de producción y remediación.

Blunt W. El Naturalista. Vida, obra y viajes de Carl von Linné (1707-1778). Barcelona: Ediciones del Serbal, Libros del Buen Andar; 1982.

Un relato evocativo de la vida de Linneo y de su papel como fermento intelectual del siglo XVIII al mostrar cómo el sistema de Linneo fue utilizado por diversos viajeros. Presenta a Linneo como un personaje lleno de vida y con un gran sentido del humor, como lo demuestran algunos de los nombres con que designó a ciertas especies.

Brooks DR, McLennan DA. The Nature of Diversity. An Evolutionary Voyage of Discovery. Chicago: University of Chicago Press; 2002.

Una síntesis del papel que juegan los estudios filogenéticos en las investigaciones evolutivas, biogeográficas, ecológicas y comportamentales.

Brusca RC, Brusca GJ. Invertebrates. Sunderland, Mass: Sinauer Associates Inc; 2002.

Un libro de referencia indispensable para profundizar los estudios sobre estos animales. Define muy sucintamente los grupos animales y los relaciona mediante cuadros filogenéticos.

Carroll RL. Patterns and Processes of Vertebrate Evolution. Cambridge, UK: Cambridge University Press; 1997.

Numerosos aspectos de la evolución de los vertebrados discutidos en un marco teórico sólido y con una bibligrafía muy actualizada.

Cavalier-Smith, T. Only six kingdoms of life. London: Proc R Soc London; 2004.

Es una revisión de los artículos aparecidos en los últimos tiempos en los que se proponen nuevos reinos. Adopta una posición que podría llamarse conservadora pese a ser uno de los investigadores que más innovaciones ha aportado a la filogenia de protistas.

Darley WM. Biología de las Algas. Enfoque Fisiológico. México: Limusa; 1987.

Un libro muy ameno, con interesantes explicaciones sobre mecanismos fisiológicos desarrollados por algas y organismos con los que realizan simbiosis.

Fenchel T, King G, Blackburn TH. Bacterial biogeochemistry: the ecophysiology of mineral cycling. 2nd ed. London: Elsevier Academic Press; 1998.

Es una revisión de los procesos biogeoquímicos en los que intervienen los microorganismos y de las condiciones ambientales en que ocurren. Se comparan esos procesos en diferentes ambientes (agua dulce, marina y suelos).

González Bueno A. Los sistemas de clasificación de los seres vivos. Historia de la Ciencia y de la Técnica Nº 26. Madrid: Akal; 1998.

Una formulación de los sistemas clasificatorios de los seres vivos desde la antigüedad hasta nuestros días. El autor se detiene, además, en la explicación de los conceptos fundamentales y en la caracterización y diferenciación de los distintos sistemas de clasificación.

Hennig W. Elementos de una sistemática filogenética. Buenos Aires: Eudeba; 1968.

Esta obra, un clásico, trata sobre los métodos de la sistemática filogenética.

Hickman CP, Roberts LS, Hickman FM. Principios integrales de zoología. 13ª ed. Madrid: McGraw-Hill Interamericana; 2006.

Nueva edición, completamente actualizada y revisada, de un clásico de la zoología. Expone con claridad los conceptos y los principios en los que se basa la zoología.

Houdou G. El mundo de las setas. Barcelona: Iberlibro, Ultramar Editores; 1996.

Es una hermosa guía ilustrada de los hongos conocidos como hongos de sombrero.

Lengeler JW, Drews G, Schlegel HG. Biology of the Procaryotes. Oxford: Blackwell Science; 1999.

Enfoca con mucho detalle la bioquímica de los componentes celulares y de las reacciones metabólicas de los microorganismos. Analiza las vías metabólicas que permiten utilizar diferentes tipos de sustratos y cómo los microorganismos aprovechan esa capacidad en la biosfera.

Madigan MT, Martinko JM, Parker J. Brock biología de los microorganismos. 10ª ed. Madrid: Pearson Educación; 2003.

Es un libro muy didáctico, con muy buenos gráficos, actualizado en los aspectos metodológicos que han evolucionado muy rápido en los últimos años, como en biología molecular o en biotecnología. Cubre las necesidades del alumno que ingresa y gran parte de lo que necesita el que cursa una carrera de Biología en la universidad.

Margulis L. El origen de la célula. México: Editorial Reverté S.A.; 2001.

Una discusión fascinante que propone el origen de las células eucariontes mediante una serie de acontecimientos simbióticos.

Margulis L, Schwartz KV. Cinco reinos. Guía ilustrada de los phyla de la vida en la Tierra. Madrid: Ed Labor S.A.; 1985.

Una presentación concisa de la diversidad de la vida en la Tierra, organizada de acuerdo con un sistema de cinco reinos. Aunque muchos biólogos están en desacuerdo con algunas de las decisiones taxonómicas realizadas por las autoras, este libro contiene información fascinante acerca de los organismos y sus estilos de vida, junto con notables microfotografías y diagramas.

Margulis L, Sagan D. Microcosmos. Barcelona: Tusquets; 1995.
Un libro en el que se describe la evolución de los microorganismos en 4.000 millones de años. Pone énfasis en las relaciones y la interdependencia entre todos los seres vivos.

Margulis L, Corliss JO, Melkonian M, Chapman DJ. Handbook of Protoctista. Boston: Jones and Barlett Publishers; 1990.
Uno de los pocos tratados que analiza en forma completa el diverso grupo de los protistas desde los unicelulares microscópicos, tanto autótrofos como heterótrofos, hasta las inmensas algas marinas con las que están emparentados.

Mayr E. The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance. Harvard: Belknap Press; 1985.
Una interesante historia de la biología que incluye la historia de la clasificación biológica.

Nielsen C. Animal Evolution: Interrelationships among the Living Phyla. Oxford: Oxford University Press; 2001.
Este libro profundiza en las relaciones evolutivas entre los grupos de animales y sus patrones de evolución.

Raven PH, Evert RF, Eichhorn SE. Biology of Plants. New York: WH Freeman/Worth Publishers Inc; 1999.
Esta edición del clásico texto de botánica general contiene los avances más recientes en la investigación molecular y los análisis cladísticos, además de un marco pedagógico innovador y una tecnología educativa.

Ridley M. Evolution and Classification: The Reformation of Cladism. London: Longman Group Ltd; 1986.
Una evaluación crítica de las principales corrientes de pensamiento en sistemática.

Sleigh M. Biología de los Protozoos. Madrid: H Blume; 1979.
Un pequeño libro escrito por un gran investigador y docente en el que se pone de relieve la riqueza en estructuras y fisiología de los protozoos. Posteriormente ha escrito *Protozoa and other Protists* (Cambridge University Press; 1992), que no se ha traducido al castellano.

Tudge C. La variedad de la vida. Historia de todas las criaturas de la Tierra. Barcelona: Crítica; 2001.
Presenta una interesante introducción a la ciencia de la clasificación y un recorrido por los árboles filogenéticos de los seres vivos actuales y extinguidos.

Uno GR, Storey R, Moore R. Principles of Botany. New York: McGraw-Hill; 2001.
Este libro permite introducirse en la botánica en todos los niveles.

Sitios de internet

http://animaldiversity.ummz.umich.edu
Contiene información relativa a las características particulares y relaciones filogenéticas de los distintos grupos animales.

http://tolweb.org/tree/
Integra toda la información disponible sobre las relaciones que existen entre los seres vivos. Incluye datos actualizados con amplias referencias bibliográficas, además de otros sitios con información adicional sobre aspectos particulares.

http://www.microbeworld.org
Presenta abundante información sobre los principales microorganismos y un análisis detallado y actualizado de temas de actualidad en microbiología. Incluye también actividades para el aula y fotos extraordinarias.

http://www.dsmz.de/dsmz/
Página de la Colección Alemana de microorganismos y de líneas celulares. Tiene más de 14.000 microorganismos, 900 virus de plantas, 550 líneas celulares humanas y animales, 500 líneas celulares vegetales.

http://www.textbookofbacteriology.net/
Libro de texto de microbiología de grado, escrito por el profesor Kenneth Todar de la Universidad de Wisconsin y publicado en Internet. Muy completo, cubre todos los temas de importancia en microbiología, se actualiza permanentemente.

http://141.150.157.117:8080/prokPUB/index.htm
La obra más importante acerca de los procariontes que hasta hace unos años sólo se editaba en papel, en una colección de muchos tomos. Abarca todos los aspectos: bioquímica, metabolismo, ecología y biotecnología. En esta página se encuentra la información última y más detallada.

http://www.mycolog.com/
Presenta un clásico de la micología escrito por Bryce Kendrick: *The Fifth Kingdom*. Integra toda la información disponible sobre los hongos en un e-book editado en CD.

http://www.ucmp.berkeley.edu/help/index/protista.html
Este sitio ofrece una buena y amena introducción al grupo de protistas.

http://www.ucmp.berkeley.edu/alllife/eukaryota.html
Desarrolla una visión evolutiva actualizada y muy bien ilustrada con fotografías de los grupos integrantes de distintos reinos.

http://www.unp.edu.ar/museovirtual/
Incluye un archivo fotográfico, clasificación y explicaciones sobre algas marinas, flora y fauna patagónica.

Sección 6

Libros

Abbas AK, Lichtman AH, Pober JS. Inmunología celular y molecular. 3ª ed. Madrid: McGraw-Hill Interamericana; 1999.
Sus principales cualidades son su claridad y concisión, ayudado por una maquetación y diagramación muy didácticas. Ciertos aspectos especializados están intercalados en el texto principal en forma de cuadros que hacen posible una lectura dinámica.

Best CH, Taylor NB, Dvorkin M, Cardinali D. Bases fisiológicas de la práctica médica. 13ª ed. Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana; 2003.
Texto básico de fisiología humana que desarrolla en forma extensa la anatomía en relación con la función de los diferentes sistemas y apara-

tos del cuerpo humano. Aporta además las bases fisiológicas necesarias para interpretar las enfermedades y comprender su terapéutica.

Bouchet A, Cuilleret J. Anatomía Descriptiva, Topográfica y Funcional. Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana; 1979.
Reúne la precisión y el detalle de la escuela francesa encarados con un criterio moderno y dinámico.

Eckert R, Randall D, Augustine G. Fisiología animal: mecanismos y adaptaciones. 4ª ed. Madrid: McGraw-Hill Interamericana; 1998.
Texto en el que se hace hincapié sobre los principios fisiológicos básicos. Bien redactado y con hermosas ilustraciones.

Fainboim L, Geffner J. Introducción a la Inmunología Humana. Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana; 2005.
Esta obra intenta explicar el cómo y el porqué de muchas preguntas que se formulan los inmunólogos sobre las cuales se ha encontrado un nuevo marco de comprensión. Estas últimas, a su vez, encuentran una rápida transferencia a la comprensión de las enfermedades de base inmunológica.

Ganong WT. Review of medical physiology. 21ª ed. McGraw-Hill/Appleton & Lange; 2003.
Libro conciso, preciso y actualizado de la fisiología humana. Excelente texto de referencia.

Gardner H. La nueva ciencia de la mente. Barcelona: Paidós; 1988.
Un excelente texto sobre la historia de las ciencias cognitivas.

Geneser F. Histología sobre Bases Biomoleculares. Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana; 2000.
Presenta el avance del conocimiento producido en las disciplinas médicas durante la última década a través del desarrollo de las tecnologías genética e inmunitaria.

Gilbert SF. Biología del desarrollo. 5ª ed. Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana; 2005.
Aborda el estudio de la biología del desarrollo animal, de manera profunda y clara a la vez; ayuda a comprender desde la fertilización hasta todos los procesos involucrados en la formación de un organismo animal completo.

Golombek DA. Cavernas y palacios. En busca de la conciencia en el cerebro. Buenos Aires: Ada Korn; 1999.
Una revisión de las ideas filosóficas, fisiológicas, psicológicas e incluso literarias acerca del funcionamiento del cerebro y de cómo actividades superiores como la conciencia serían correlatos de las actividades cerebrales.

Hickman CP, Roberts LS, Hickman FM. Principios integrales de zoología. 11ª ed. Madrid: McGraw-Hill Interamericana; 2002.
Texto de zoología general que, si bien desarrolla extensamente la sistemática animal en forma global, en su tercera parte, actividad vital, presenta una excelente integración anatomofuncional de los diferentes componentes del cuerpo de los vertebrados, con particular énfasis en los mamíferos.

Hill RW, Wyse GA, Anderson M. Animal Physiology. Massachusetts: Sinauer Assoc, Inc; 2004.
Una excelente actualización de la fisiología animal, tanto general como comparada, con un nivel didáctico realmente destacable. Un libro especialmente recomendable para docentes y alumnos interesados en la fisiología de sistemas con un enfoque comparado.

Kandel E, Schwartz J, Jessell T. Principios de Neurociencia. 4ª ed. Madrid: McGraw-Hill Interamericana; 2000.
Obra fundamental de la neurociencia, con una clara orientación hacia la neurociencia cognitiva. En este extenso libro se repasan todos los aspectos que hacen al funcionamiento de las neuronas y de los circuitos neuronales, las características anatomofuncionales de las distintas regiones del sistema nervioso y los principios que subyacen a los procesos cognitivos y sus alteraciones. Obra con cierto grado de complejidad, orientada a estudiantes avanzados y profesionales.

Kandel E, Schwartz J, Jessell T. Neurociencia y conducta. Madrid: Prentice Hall; 1997.
Compendio que extracta los principales conceptos del clásico libro de estos autores, *Principios de Neurociencia*. Obra accesible que, con rigor científico pero con un lenguaje ameno, explica los mecanismos neurofisiológicos subyacentes a la conducta.

Langman-Sadler. Embriología médica. 9ª ed. Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana; 2004.
Aborda el estudio del desarrollo humano de una manera clara, concisa y especialmente gráfica que ayuda a comprender este tema tan complejo e interesante a la vez.

Latarjet M, Liard R, Pró E (director de la 4ª ed). Anatomía humana. Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana; 2003.
Un clásico de la anatomía descriptiva, detallado y riguroso. Contiene numerosas ilustraciones de cortes anatómicos.

Lorenz K. Fundamentos de la etología. Barcelona: Paidós Studio; 1986.
El autor, naturalista y uno de los fundadores de la etología, presenta en este libro una exposición sistemática de los fundamentos de esta, por entonces, joven ciencia.

Margni RA. Inmunología e inmunoquímica. Fundamentos. 5ª ed. Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana; 1996.
Texto general de inmunología de amplia cobertura, buenas ilustraciones y excelentes actualizaciones metodológicas.

Marques N, Menna-Barreto L, Golombek DA. Cronobiología: principios y aplicaciones. Buenos Aires: Eudeba; 1997.
En esta obra se exponen las bases de la cronobiología en animales, plantas y humanos, así como sus aplicaciones en el campo de la salud. Es el primer libro de texto en español sobre el tema, editado en forma conjunta en portugués en Brasil, a cargo de investigadores latinoamericanos.

Moreno Esteban B, Monereo Megías S, Álvarez Hernández J. La Obesidad en el Tercer Milenio. Madrid: Editorial Médica Panamericana; 2005.

Consiste en planteamientos actuales que giran en torno de una enfermedad metabólica frecuente y con grandes repercusiones sociosanitarias.

Parham P. Inmunología. Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana; 2006.
Este libro está dirigido a estudiantes que se encuentran por primera vez con la inmunología. En todo el libro se hace hincapié en el sistema inmunitario humano y cómo sus éxitos, fracasos y compromisos afectan las vidas de todos y cada uno de nosotros.

Purves D. Invitación a la Neurociencia. Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana; 2001.
En este libro se discuten diversos aspectos del sistema nervioso, a través de sus niveles molecular, celular, orgánico y sistémico, así como principios del comportamiento humano. Importante obra con muchas ilustraciones.

Roitt I, Delves P. Inmunología. Fundamentos. 10ª ed. Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana; 2003.
El texto y las ilustraciones transitan los intrincados conceptos de la inmunología con claridad y una visión actualizada.

Romer A, Parsons TS. The vertebrate body. Philadelphia: Thomson Learning; 1986.
Un relato completo de la anatomía comparada de los vertebrados.

Schmidt-Nielsen K. Animal physiology: Adaptation and environment. 5th ed. New York: Cambridge University Press; 1997.
El autor se ocupa de los principios básicos de la fisiología animal y de los problemas que los animales enfrentan. Profundiza en la fisiología comparada y la exposición clara está ilustrada con numerosos ejemplos interesantes.

Schünke M, Schulte E, Schumacher U, Voll M, Wesker K. Prometheus. Texto y atlas de Anatomía. Madrid: Editorial Médica Panamericana; 2006.
El método didáctico-constructivo le permite al estudiante analizar la anatomía sistemática, la anatomía topográfica y seccional. Este estudio se ve enriquecido por las técnicas diagnósticas, por las imágenes como RM, TC y ecografías reales, que permiten identificar los órganos estudiados.

Sobota J, Putz R, Pabst R, editores. Atlas de Anatomía Humana. Madrid: Editorial Médica Panamericana; 2001.
Un libro abarcador pero no intimidante. Un atlas práctico y claramente ilustrado.

Sitios de internet

http://www.latincancer.org
Información general sobre cáncer presentada en forma didáctica y actualizada.

www.roitt.com
Recorre temas de inmunología, con conceptos clave, imágenes y autoevaluaciones.

http://www.nih.gov/
Una rica compilación de investigaciones médicas. Presenta, entre muchos otros, recursos relacionados con la salud, ensayos clínicos y acceso a publicaciones de investigación periódicas.

http://www.ncbi.nlm.nih.gov
Brinda libre acceso a resúmenes y en ocasiones a publicaciones científicas completas.

http://anthro.palomar.edu/blood/default.htm
Una introducción a los componentes y tipos de sangre humana. Incluye autoevaluaciones.

http://embryo.soad.umich.edu/
Imágenes tridimensionales de embriones humanos basadas en estudios de resonancia magnética.

http://www.exploratorium.edu/memory/index.html
Como parte del museo Exploratorium de San Francisco, Estados Unidos, este sitio provee algunas exhibiciones sobre memoria que incluyen juegos interactivos, ensayos y una serie de conferencias.

http://www.csuchico.edu/anth/Module/skull.html
Descripción anatómica minuciosa del cráneo humano, imágenes tridimensionales de cada hueso. Ofrece la posibilidad de "moverlos" en el espacio.

http://www.sc.edu/library/spcoll/nathist/jenner.html
Una colección de documentos relacionados con el descubrimiento de la vacunación por Edward Jenner, presentados originalmente en 1996 en la biblioteca Thomas Cooper de la Universidad de Carolina del Sur.

http://www.ugr.es/~eianez/inmuno/cap_03.htm
Curso de Inmunología general dictado por Enrique Iáñez Pareja, Universidad de Granada, España. Información sobre los órganos y tejidos que integran el sistema inmunitario con una amplia descripción anatómica y funcional.

http://www.ub.es/biocel/wbc/tecnicas/anticuerpos.htm
Estos textos analizan en forma didáctica y amena conceptos básicos de inmunocitoquímica que incluyen la producción de anticuerpos monoclonales y los métodos tradicionales de marcado de moléculas de anticuerpos en investigación básica.

http://www.meb.uni-bonn.de/cancernet/spanish/600072.html
Se debate el papel de la inmunología como una herramienta alternativa a la familia de tratamientos para el cáncer que incluye la cirugía, la quimioterapia y la radioterapia.

Sección 7

Libros

Azcón-Bieto J, Talón M. Fundamentos de fisiología vegetal. Madrid: McGraw-Hill/Interamericana; 2000.
Una visión básica, actualizada y pedagógica del funcionamiento de las plantas en distintos niveles de organización.

Cutler DF. Applied Plant Anatomy. New York: Longman Inc; 1983.
Un libro de texto escrito de manera interesante sobre los fundamentos

de la anatomía de las plantas y que muestra parte de las formas en que se aplica el conocimiento de la anatomía vegetal para resolver muchos problemas cotidianos importantes.

Ferrer Amorós J. Las células de los tejidos vegetales. Barcelona: Editorial Vedrà; 1997.
Este libro constituye una síntesis de los conocimientos actuales sobre la célula vegetal y hace especial hincapié en la diversidad celular.

Galston AW. Life Processes of Plants. New York: WH Freeman; 1994.
Una breve introducción a la fisiología de las plantas.

Heywood VH. editor. Flowering Plants of the World. New York: Oxford University Press; 1993.
La mejor guía disponible para estudiantes de las familias de las plantas con flor.

Jensen W, Salisbury F. Botánica. México: McGraw-Hill; 1988.
Este libro aborda la botánica en general y profundiza en la citología, la fisiología, la morfología vegetal. Tiene un lenguaje muy claro y está muy bien organizado.

Ledbetter MC, Porter K. Introduction to the Fine Structure of Plant Cells, New York: Springer-Verlag; 1970.
Un atlas excelente de microfotografías electrónicas de células vegetales, con una explicación detallada de cada una de ellas.

Mauseth JD. Botany: An introduction to plant biology. 2nd ed. Philadelphia: Saunders College Publishing; 1995.
Este libro constituye una introducción a la botánica general.

Raven PH, Evert RF, Eichhorn SE. Biology of Plants. 6th ed. New York: WH Freeman/Worth Publishers Inc; 1999.
Esta edición del clásico texto de botánica general contiene los más recientes avances en la investigación molecular y los análisis cladísticos, además de un marco pedagógico innovador y una tecnología educativa.

Taiz L, Zeiger E. Plant Physiology. 4th ed. Massachusetts: Sinauer Associates Inc; 2006.
Obra muy completa y de nivel avanzado.

Troughton JH, Sampson FB. Plants: A Scanning Electron Microscope Sillvey. New York: John Wiley & Sons Inc; 1973.
Un estudio con microscopia electrónica de barrido, de algunas características anatómicas de las plantas y las relaciones de estas características con los procesos fisiológicos.

Zimmermann MH. Xylem structure and the Ascent of Sap. New York: Springer-Verlag; 1983.
Un libro deliciosamente escrito, con "ideas" acerca de la estructura del xilema y la función, por uno de los autores que contribuyeron en gran medida a nuestra comprensión de la anatomía funcional del xilema y del movimiento de la savia.

Sitios de internet

http://www.ucmp.berkeley.edu/glossary/gloss8/monocotdicot.html
Presenta las principales diferencias entre monocotiledóneas y dicotiledóneas.

http://sunflower.bio.indiana.edu/~rhangart/plantmotion/starthere.html
Filmaciones en cámara lenta de procesos de desarrollo, como la germinación, la elongación y los tropismos.

Sección 8

Libros

Attenborough D. El planeta viviente. Los ecosistemas de la Tierra. Barcelona: Biblioteca Científica Salvat; 1993.
Basado sobre una famosa serie de televisión de la BBC, revela la mirada escrutadora del autor y su entusiasmo por las relaciones entre los seres vivos de este planeta.

Begon ME, Harper JL, Townsend CR. Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades. 3ª ed. Barcelona: Ediciones Omega; 1999.
Un tratamiento completo, actualizado y equilibrado de la ecología contemporánea.

Lomolino MV, Heaney LR. Frontiers of Biogeography: New Directions in the Geography of Nature. Massachusetts Sinauer Associates Incorporated; 2005.
Se centra en el período 1975-2000, en el que ocurrieron cambios fundamentales en los campos de la biogeografía histórica, la biogeografía de islas y la biogeografía marina y en el que surgieron nuevos campos como la fitogeografía y la macroecología. En este período también se profundizan las aplicaciones hacia la conservación de la diversidad.

Ehrlich PR, Roughgarden J. The science of ecology. New York: The Macmillan Company; 1987.
Los autores brindan una introducción sólida a las diferentes facetas de la ecología. Dan una visión general y amplia de esta ciencia e incluyen una gran cantidad de información acerca de la ecología del comportamiento y de la sociobiología.

Folch R. Ambiente, emoción y ética. Actitudes ante la cultura de la sostenibilidad. Barcelona: Ariel; 1998.
Ensayo vibrante y no dogmático que deja abiertos interesantes interrogantes.

Futuyma DJ, Slatkin M, editors. Coevolution. Sunderland Mass: Sinauer; 1983.
Serie de ensayos acerca de las relaciones evolutivas entre los seres vivos.

Hedrick PW. Population biology: the evolution and ecology of populations. Boston: Jones and Bartlett; 1984.
Un texto moderno que brinda una cobertura completa de la ecología, el comportamiento y la evolución de las poblaciones. Es fuerte en genética y contiene explicaciones claras de los modelos matemáticos básicos utilizados en biología de poblaciones.

Lovelock J. Las edades de Gaia. Una biografía de nuestro planeta vivo. Barcelona: Tusquets Editores; 1993.
El autor desarrolla la hipótesis de que nuestro planeta se comporta como un organismo. Esta hipótesis ha sido la base de numerosos desarrollos filosóficos y contribuyó a la comprensión de los riesgos de los posibles cambios globales.

Press F, Siever R. Understanding Earth. 2nd ed. New York: WH Freeman and Company; 1998.
Un texto introductorio que presenta en forma didáctica y apasionante el campo de la geología. Incluye un CD ROM.

Ricklefs RE. Invitación a la ecología, la economía de la naturaleza. Traducción al castellano de la 4ª ed. Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana; 1998.
Este sobresaliente libro brinda una introducción completa a los conceptos básicos de la ecología moderna. Bellamente escrito, rico en ejemplos, es altamente recomendable.

Smith RL. Ecology and field biology. 4th ed. New York: Harper & Row Publishers, Inc; 1989.
Las secciones sobresalientes de este texto son las que tratan de descripciones de los biomas y las comunidades y de las plantas y los animales que los habitan. Aunque fue ideado para acompañar a un curso de biología de campo, este libro le resultará provechoso y placentero al naturalista aficionado.

Storer J. The web of life. New York: New American Library, Inc; 1966.
Uno de los mejores libros escritos sobre ecología para el público general. En su presentación simple de la dependencia mutua de los seres vivos sigue siendo un clásico.

Wilson EO. La diversidad de la vida. Barcelona: Editorial Crítica SA, Colección Drakontos; 1994.
Wilson proporciona una gran cantidad de ejemplos acerca de la extinción de la flora y de la fauna de las selvas tropicales, denuncia la dramática tasa de disminución de la biodiversidad y alerta al mismo tiempo acerca de la urgente necesidad de llevar a cabo acciones reparadoras.

World Conservation Monitoring Centre. Global Biodiversity, Status of the Earth's Living Resources. London: The Natural History Museum (London), IUCN, UNEP, WWF, WRI. Chapman & Hall; 1992.
Cubre todos los aspectos concernientes a la biodiversidad a escala planetaria: taxonómicos, ecosistémicos, usos y valores, amenazas y extinciones, evaluación, políticas e instrumentos jurídicos.

Sitios de internet

http://www.nationalgeographic.com/elnino
http://www.pmel.noaa.gov
http://amdisa.ho.bom.gov.au/climate/glossary/elnino
http://nic.fb.4.noaa.gov/products/stratosphere/tovsto/
Estos sitios aportan predicciones basadas en modelos matemáticos de fenómenos meteorológicos, como La Niña o El Niño, así como información permanentemente actualizada sobre el estado de diversos indicadores atmosféricos.

http://geodata.grid.unep.ch/
Aporta datos de más de 450 variables económicas y ecológicas en forma de mapas, gráficos o tablas.

http://sustsci.harvard.edu/
Aporta recursos sobre cómo la ciencia puede contribuir a un desarrollo sustentable. Provee una serie de artículos, libros en línea e informes, así como un calendario de conferencias y talleres internacionales.

http://www.ecoportal.net/
Portal en español dedicado al Medio Ambiente, la Naturaleza, los Derechos Humanos y la Calidad de Vida.

http://earth.google.es/
http://maps.google.com/
Ambos sitios, en diferente forma, constituyen una visión interactiva del mundo a través de imágenes satelitales.

http://earthobservatory.nasa.gov/Observatory/
Imágenes satelitales del planeta tomadas por diferentes satélites. Históricas y actuales, muestran también mapas de productividad primaria globales y de temperaturas calculados a partir de imágenes.

Glosario

abdomen: en los vertebrados, la porción del tronco que contiene los órganos viscerales, con excepción del corazón y los pulmones; en los artrópodos, la porción posterior del cuerpo, constituida por segmentos similares que contienen los órganos reproductores y parte del tubo digestivo.

abscisión [Lat. *ab*, fuera + *scissio*, en división]: en las plantas, la caída de las hojas, las flores, los frutos o los tallos al final de la estación de crecimiento como consecuencia de la formación de una zona que consiste en dos capas de células especializadas (la zona de abscisión).

abscisina II [Lat. *ab*, fuera + *scissio*, en división]: hormona que interviene en la abscisión de las hojas, proceso que tiene lugar estacionalmente o en respuesta a desfavorabilidad ambiental, aumentando por ejemplo la tolerancia al estrés por sequía, salinidad o temperatura. Desde el punto de vista funcional, es antagonista de las auxinas y las giberelinas; desde el punto de vista estructural/químico, está formada por ácido absícico.

absorción [Lat. *absorbere*, absorber]: movimiento neto de agua y sustancias disueltas en ella hacia el interior de una célula, tejido u organismo.

acción capilar: el movimiento del agua o de cualquier líquido a lo largo de la superficie interna de los tubos delgados (capilares); resulta del efecto combinado de la cohesión y la adhesión.

aceptor de electrones: sustancia que acepta o recibe electrones en una reacción de oxidación-reducción y se reduce en el proceso.

acetil CoA: forma reactiva que es producto de la transformación del ácido pirúvico. Constituye un compuesto intermediario clave en el metabolismo.

acetilcolina: uno de los principales neurotransmisores; responsable de la transmisión de impulsos nerviosos a través de la sinapsis. Participa en la unión neuromuscular, en el sistema nervioso autónomo y en diversas sinapsis del sistema nervioso central.

ácido [Lat. *acidus*, agrio]: una sustancia que produce un incremento en el número de iones hidrógeno (H^+) en una solución y una disminución en el número de iones hidróxido (OH^-); que tiene un pH inferior a 7; en el logaritmo de la concentración de iones hidrógeno es inferior a 7 en una escala que va de 1 a 14; es lo opuesto a una base.

ácido abscísico (ABA) [Lat. *ab*, fuera + *scissio*, en división]: hormona vegetal que interviene activamente en la respuesta de las plantas a diversas condiciones de estrés.

ácido desoxirribonucleico (DNA): el portador de la información genética en las células, compuesto por dos cadenas complementarias de nucleótidos enrolladas en una doble hélice, capaz de autorreplicarse y de dirigir la síntesis de RNA.

ácido graso: molécula formada por un grupo –COOH y una cadena hidrocarbonada larga. Los ácidos grasos son componentes de grasas, aceites, fosfolípidos, glucolípidos y ceras.

ácido pirúvico: compuesto ácido de tres carbonos, producto final de la glucólisis en el citoplasma de las células.

ácido nucleico: macromolécula formada por nucleótidos. Los tipos principales son el ácido desoxirribonucleico (DNA) y el ácido ribonucleico (RNA).

ácido ribonucleico (RNA): ácido nucleico que se distingue por la presencia del azúcar ribosa y la pirimidina uracilo; incluye mRNA, tRNA y rRNA. El RNA es el material genético de muchos virus, llamados retrovirus.

ácido úrico [Gr. *ouron*, orina]: producto de desecho nitrogenado insoluble; es el principal producto excretado por aves, reptiles e insectos.

acoplamiento quimiosmótico: el mecanismo por el cual el ADP se fosforila a ATP en las mitocondrias y los cloroplastos. La energía liberada por los electrones que "descienden" por una cadena de transporte de electrones da lugar al establecimiento de un gradiente protónico a través de la membrana interna de la organela; cuando los protones fluyen posteriormente a favor de este gradiente electroquímico, la energía potencial liberada es capturada en los enlaces fosfato terminales del ATP.

actina [Gr. *aktis*, un rayo]: una proteína compuesta por subunidades globulares que forma filamentos; éstos se encuentran entre los componentes principales del citoesqueleto. También es una de las dos proteínas principales del músculo (la otra es miosina); el constituyente principal de los filamentos delgados.

acuaporinas: canales proteicos de la membrana celular, altamente específicos por los que puede difundirse el agua.

ACTH: hormona adrenocorticotropa, también llamada corticotrofina. Se considera que es una "estimulina". Se origina por la secreción de células de la adenohipófisis y actúa sobre la corteza suprarrenal.

adaptación [Lat. *adaptare*, acomodar]: 1. Estado de encontrarse ajustado al ambiente como resultado de la selección natural. 2. Una peculiaridad de la estructura, la fisiología o el comportamiento que le permite al organismo vivir en su ambiente. 3. Adaptación fisiológica, proceso que puede ocurrir ya sea en el curso de la vida de un organismo individual –como la producción de más glóbulos rojos en respuesta a la exposición a grandes altitudes– o bien en una población, durante el curso de muchas generaciones.

adenina: base nitrogenada purínica; componente de ácidos nucleicos y de moléculas con capacidad de establecer uniones energéticas con grupos fosfato.

adenohipófisis: porción anterior de la glándula hipófisis. Interviene en procesos vitales a través de la secreción de sustancias químicas que tienen como blanco diferentes partes del cuerpo en cuyas células se "disparan" o desencadenan procesos químicos relacionados con el crecimiento y la reproducción. A su vez, esta regulación está inducida por factores liberadores o inhibidores provenientes del hipótalamo.

adenosina, difosfato de (ADP): un nucleótido compuesto por adenina, ribosa y dos grupos fosfato; su fuente más común es la eliminación de un fosfato de una molécula de ATP.

adenosina, monofosfato de (AMP): un nucleótido compuesto por adenina, ribosa y un grupo fosfato; puede formarse por la eliminación de dos grupos fosfato de una molécula de ATP; en su forma cíclica funciona como un "segundo mensajero" para varias hormonas y neurotransmisores de los vertebrados.

adenosina, trifosfato de (ATP): el nucleótido que suministra la moneda corriente energética para el metabolismo celular; compuesto por adenina, ribosa y tres grupos fosfato. Al hidrolizarse, el ATP pierde un grupo fosfato y un ion hidrógeno y se transforma en difosfato de adenosina (ADP) y libera energía en el proceso. El ATP se forma a partir de ADP y fosfato inorgánico en una reacción enzimática que atrapa energía liberada por el catabolismo o por energía capturada en la fotosíntesis.

ADH: abreviatura de hormona antidiurética.

ADN: véase *ácido desoxirribonucleico*.

ADP: abreviatura de difosfasto de adenosina.

adrenalina: una hormona producida por la médula de la glándula suprarrenal que incrementa la concentración de azúcar en la sangre, eleva la presión sanguínea y la frecuencia cardiaca y aumenta la potencia muscular y la resistencia a la fatiga. Además funciona como neurotransmisor en algunas uniones sinápticas. También llamada epinefrina.

adventicio [Lat. *adventicius*, suplementario, no habitual]: se refiere a una estructura que reemplaza o suplementa otras de función similar, como las raíces que se forman en la base de los tallos y cuya actividad se suma a la desplegada por las raíces originadas desde la semilla.

aerobio [Gr. *aer*, aire + *bios*, vida]: cualquier proceso biológico que pueda o deba ocurrir en presencia de oxígeno molecular (O_2).

aferente [Lat. *afferens*, -*entis*, que lleva]: que lleva hacia el interior de una parte central; se puede aplicar a los nervios y a los vasos sanguíneos.

agar: una sustancia (polisacárido) gelatinosa preparada con ciertas algas rojas que se usa en el laboratorio para solidificar medios nutritivos para el crecimiento de microorganismos.

aislamiento genético: la ausencia de intercambio genético entre poblaciones o especies como resultado de la separación geográfica o de mecanismos de preapareamiento o posapareamiento (anatómicos, fisiológicos o de comportamiento) que evitan la reproducción.

alantoides [Gr. *allant*, salchicha + oides, forma]: una de las cuatro membranas extraembrionarias que se forman durante el desarrollo de los reptiles, las aves y los mamíferos. Esta membrana acumula el material de desecho del metabolismo embrionario.

albura: parte de tejido vivo de los tallos de árboles añosos, por la cual se mueven el agua y los minerales desde la raíz a las hojas.

alcalino: se aplica a sustancias que aumentan el número de iones hidróxido (OH^-) en una solución; que tiene un pH superior a 7; básico; opuesto a ácido.

aldosterona [Gr. *aldainō*, hacer crecer + *stereō*, sólido]: una hormona producida por la corteza suprarrenal, que afecta la concentración de iones en la sangre; estimula la reabsorción de sodio y la excreción de potasio por el riñón.

alelo dominante: alelo que se expresa aun frente a la presencia de su otro alelo (recesivo), generalmente dando el mismo fenotipo tanto cuando se encuentra en condición heterocigótica como homocigótica. Suele indicarse con letras mayúsculas.

alelo recesivo [Lat. *recedere*, retroceder]: alelo cuyo efecto fenotípico está enmascarado en el heterocigoto por el de otro alelo dominante. Suele indicarse con letras minúsculas.

alelos [Gr. *allelon*, el uno del otro]: dos o más formas diferentes de un gen. Los alelos ocupan la misma posición (locus) en los cromosomas homólogos y se separan uno de otro en la meiosis.

alérgeno: sustancia que produce una reacción alérgica (polen, polvo, medicamentos, etc.).

alergia: respuesta de hipersensibilidad a una sustancia del ambiente.

alga: organismo eucarionte fotosintético, unicelular o multicelular simple.

almidón: grupo de carbohidratos complejos e insolubles que constituyen la principal sustancia almacenadora de materia y energía en las plantas; compuesto por mil o más unidades de glucosa y fácilmente degradado por enzimas en estas unidades.

alternancia de generaciones: por ejemplo, en un ciclo de vida sexual haplodiplonte en el que alterna una fase haploide *(n)* con una fase diploide *(2n)*. El gametofito *(n)* produce gametos *(n)* por mitosis. La fusión de los gametos da por resultado la formación de un cigoto *(2n)*. Cada cigoto desarrolla un esporofito *(2n)* que –por meiosis– forma esporas haploides *(n)*. Cada espora haploide forma un gametofito nuevo y así completa el ciclo.

altruismo: autosacrificio en beneficio de los otros; cualquier forma de comportamiento que aumente la aptitud del receptor y reduzca la aptitud del individuo altruista.

alvéolo [Lat. dim. de *alveus*, cavidad, hueco]: 1. Uno de los muchos sacos aéreos pequeños dentro de los pulmones en los que terminan los bronquiolos. Las paredes delgadas de los alvéolos contienen nume-

rosos capilares por donde se produce el intercambio gaseoso entre el aire (que está en los alvéolos) y la sangre. 2. Cavidades donde se insertan los dientes de ciertos reptiles y mamíferos

amebocito: tipo de célula con capacidad de emitir estructuras dinámicas denominadas seudópodos, que son formas cambiantes producto de transformaciones citoplasmáticas. En las esponjas, células que cumplen funciones importantes en la reproducción, secretan el esqueleto de espículas inorgánicas o de fibras orgánicas y llevan partículas de alimento desde los coanocitos a las células epiteliales y a otras células.

ameboide [Gr. *amoibé* cambio, transformación + *éidos*, forma]: 1. Con aspecto de ameba. 2. Que se mueve o se alimenta por medio de seudópodos (prolongaciones citoplasmáticas temporales del cuerpo de la célula).

amígdala: [Gr. amigdalée, almendra]: 1. Masa pequeña redondeada de tejido, en especial de tejido linfoide. 2. estructura perteneciente al cerebro medio que forma parte de un circuito funcional denominado sistema límbico y que tiene importancia en el proceso de aprendizaje-memoria y de almacenamiento, consolidación y recuperación oportuna de la información.

amilasa pancreática: enzima secretada por las células pancreáticas, que cataliza la degradación del almidón.

aminoácidos [Gr. *ammon*, se refiere al Dios egipcio del Sol, cerca de cuyo templo se prepararon por primera vez sales de amonio con estiércol de camello]: moléculas orgánicas que contienen nitrógeno en forma de amonio, $-NH_2$ y un grupo carboxilo, $-COOH$, unidos al mismo átomo de carbono; son los "bloques estructurales" de las moléculas de proteína.

amnios [Gr. dim. de *amnos*, cordero]: una de las cuatro membranas extraembrionarias que se forman durante el desarrollo de los reptiles, las aves y los mamíferos; encierra un espacio lleno de líquido, la cavidad amniótica, que rodea al embrión en desarrollo, protegiéndolo.

amonificación: el proceso por el cual los descomponedores degradan las proteínas y los aminoácidos y liberan el exceso de nitrógeno en forma de amoníaco (NH_3) o ion amonio (NH4+).

AMP cíclico: forma de monofosfato de adenosina (AMP) en la cual los átomos del grupo fosfato forman un anillo; funciona en la comunicación química en los mohos mucilaginosos, en la regulación positiva de los operones y como "segundo mensajero" para muchas hormonas y neurotransmisores de los vertebrados.

anabolismo: proceso del metabolismo que hace referencia a la síntesis de sustancias, de simples a complejas, e involucra gasto de energía, producción de nuevos materiales y crecimiento.

anaeróbico [Gr. *an*, sin + *aer*, aire + *bios*, vida]: se aplica a un proceso que puede o debe ocurrir sin oxígeno, como la fermentación.

anaerobio [Gr. *an*, sin + *aer*, aire + *bios*, vida]: se aplica a organismos que deben o pueden vivir sin oxígeno libre.

anafase [Gr. *ana*, igual cantidad de cada uno + *phasis*, forma]: en la mitosis y en la meiosis II, la etapa en la cual las cromátidas de cada cromosoma se separan y se mueven a polos opuestos; en la meiosis I, la etapa en la cual los cromosomas homólogos se separan y se mueven hacia polos opuestos.

anagénesis: cambio filético. Es el cambio gradual que se expresa a nivel macroevolutivo.

analogía [Gr. *analogos*, proporcional]: similitud que resulta de la adaptación de especies distintas a ambientes semejantes. En este caso, la evolución se denomina convergente. Una característica constituye una analogía cuando es compartida por un conjunto de especies pero no se observa en el ancestro común más cercano de todas ellas. Véanse *análogo* y *homología*.

análogo [Gr. *analogos*, proporcional]: se aplica a estructuras que desempeñan funciones similares pero tienen un origen evolutivo diferente, como el ala de un ave y el ala de un insecto.

androceo [Gr. *andros*, hombre]: en las plantas con flor, el conjunto de estambres.

andrógenos [Gr. *andros*, hombre + *genos*, origen, descendiente]: hormonas sexuales masculinas; cualquier sustancia química con acciones semejantes a las de la testosterona.

anélido: tipo de organismo animal pluricelular complejo que presenta segmentación (somitos en todo el cuerpo a modo de anillos, esencialmente semejantes). Se agrupa dentro de los invertebrados, celomados, de simetría bilateral, reproducción sexual o asexual, hermafroditas o de sexos separados.

angiospermas [Gr. *angeion*, vaso + *sperma*, semilla]: las plantas que dan flores, frutos y semillas. Literalmente, es una semilla llevada en un recipiente, de aquí que este término designa a cualquier planta cuyas semillas son llevadas dentro de un ovario maduro (fruto).

angiotensina II: hormona vasoconstrictora que cuando circula disuelta en el plasma, aumenta la presión sanguínea.

anillo: en los anélidos, metámera o segmento corporal.

anillo contráctil: anillo compuesto principalmente por filamentos de actina y miosina, que produce la constricción que inicia la separación del citoplasma durante la citocinesis.

antenas: par de apéndices sensoriales largos en la cabeza de muchos artrópodos.

antera [Gr. *anthos*, flor]: en las flores, aquella porción que lleva el polen en un estambre.

anteridio: en las briofitas y algunas plantas traqueofitas, el órgano multicelular productor de espermatozoides.

antibiótico [Gr. *anti*, contra + *bios*, vida]: un compuesto orgánico, inhibidor o tóxico para otras especies, por lo general bacterias, que es formado y secretado naturalmente por un organismo.

anticodón: en una molécula de tRNA, la secuencia de tres nucleótidos que se aparea con el codón del mRNA y que codifica el aminoácido transportado por ese tRNA particular.

anticuerpo [Gr. *anti*, contra]: una proteína globular, sintetizada por un linfocito B, que es complementaria de una sustancia extraña determinada (antígeno) con la que se combina específicamente.

antígeno [Gr. *anti*, contra + *genos*, origen, descendencia]: sustancia extraña, habitualmente una proteína o polisacárido que, cuando se une a un anticuerpo complementario que se expone en la superficie de un linfocito B o a un receptor complementario de un linfocito T, estimula una respuesta inmunitaria.

antocerofitas: tipo de plantas con estomas que se caracteriza por poseer tallos incipientes, no verdaderos conductores.

aorta [Gr. *aeirein*, levantar]: la arteria principal en los sistemas de circulación sanguínea; la aorta parte del corazón y envía sangre a los otros tejidos del cuerpo.

apéndice: partes salientes de algunos organismos que intervienen en la alimentación, locomoción u otras funciones. También se refiere a una prolongación de 2 a 3 cm de la porción distal del ciego en el aparato digestivo humano.

apoptosis: serie de eventos que constituyen la muerte celular programada genéticamente.

aprendizaje: el proceso que lleva a la modificación del comportamiento individual como resultado de la experiencia.

aptitud: la contribución genética de un individuo a las siguientes generaciones en relación con las contribuciones de otros individuos de la población. En inglés, *fitness*.

apoplasto: en una planta, el continuo de paredes celulares y espacios extracelulares interconectados.

árbol filogenético: diagrama en forma de árbol que ilustra con sus ramificaciones descendencias y grupos emparentados.

área de Broca: zona de la corteza cerebral del hemisferio izquierdo, estudiada por Broca, quien demostró su importancia en el habla.

área de Wernicke: zona de la corteza cerebral del hemisferio izquierdo, estudiada por Wernicke, quien demostró su importancia en la articulación y la comprensión del lenguaje.

ARN: véase *ácido ribonucleico*.

arquegonio [Gr. *archegonos*, origen o causa de algo]: en las briofitas y algunas plantas traqueofitas, el órgano multicelular productor de ovocélulas u oosferas.

arquenterón [Gr. *arch*, primero o principal + *enteron*, intestino]: la principal cavidad del embrión temprano (gástrula) de muchos animales. Revestida de endodermo, se abre al exterior por medio del blastoporo y finalmente se transforma en el tubo digestivo.

arteria: vaso que lleva sangre del corazón a los tejidos; las arterias habitualmente tienen paredes gruesas, elásticas y musculosas. Una arteria pequeña se conoce como arteriola.

arteria pulmonar [Lat. *pulmonis*, pulmón]: en las aves y los mamíferos, arteria que lleva sangre carboxigenada desde el ventrículo derecho del corazón a los pulmones, donde se oxigena.

arteriolas: tipo de vasos sanguíneos que se conectan con las arterias. Pertenece al grupo de vasos cuyo torrente interior sale de los ventrículos del corazón hacia las células del cuerpo y son de diámetro pequeño y gran ramificación.

artrópodo: grupo de animales muy diverso y abundante en la naturaleza. Son invertebrados, celomados, alcanzan el nivel de organización de sistema de órganos, son segmentados. Se caracterizan por la articulación de los apéndices y la presencia de exoesqueleto.

asa de Henle [por F. G. J. Henle, patólogo alemán]: porción inferior en forma de horquilla del túbulo renal de los mamíferos, en la que se forma la orina hipertónica por procesos de difusión y transporte activo.

asco [Gr. *askos*, odre, vejiga]: en los hongos ascomicetos, célula especializada dentro de la cual se fusionan dos núcleos haploides que producen un cigoto. Éste se divide inmediatamente por meiosis; en la madurez, un asco contiene ascosporas que por lo general son múltiplo de cuatro y son liberadas en la reproducción.

asimilación: incorporación de nutrientes.

áster: sistema de microtúbulos con forma de estrella, que se expande desde un centrosoma o desde el polo del huso mitótico.

átomo [Gr. *atomos*, indivisible]: la partícula más pequeña en que puede dividirse un elemento químico y continuar manteniendo las propiedades características del elemento; consiste en una zona central, el núcleo, que contiene normalmente protones y neutrones, y en electrones que se mueven alrededor del núcleo.

ATP: abreviatura de trifosfato de adenosina, el principal compuesto celular portador de energía.

ATP sintetasa: el complejo enzimático de la membrana interna de la mitocondria y de la membrana tilacoide del cloroplasto, a través del cual fluyen los protones a favor del gradiente establecido en la primera etapa del acoplamiento quimiosmótico; el sitio de formación de ATP a partir de ADP y fosfato inorgánico durante la fosforilación oxidativa y la fotofosforilación.

aurícula: cámara del corazón de paredes delgadas que recibe sangre que llega del cuerpo (aurícula derecha) o de los pulmones (aurícula izquierda).

autofecundación: la unión de un oocito y un espermatozoide producida por un único organismo hermafrodita.

autopolinización: transferencia de polen de una antera al estigma de la misma flor o a otra flor de la misma planta, que así lleva a la autofecundación.

autosoma [Gr. *autos*, propio + *soma*, cuerpo]: cualquier cromosoma que no sea un cromosoma sexual. Los seres humanos tienen 22 pares de autosomas y un par de cromosomas sexuales.

autótrofo [Gr. *autos*, propio + *trophos*, que alimenta]: un organismo capaz de sintetizar todas las moléculas orgánicas necesarias a partir de sustancias inorgánicas simples (p. ej., H_2O, CO_2, NH_3) y de alguna fuente de energía (p. ej., luz en los fotosintéticos o energía química en los quimiosintéticos); opuesto a heterótrofo. Las plantas, las algas y algunos grupos especializados de procariontes son autótrofos.

auxina [Gr. *auxein*, aumentar + *ina*, de, o perteneciente a]: grupo de hormonas vegetales (p. ej., ácido indolacético o AIA) que producen diversos efectos reguladores del crecimiento.

auxótrofo [Lat. *auxilium*, ayuda + Gr. *trophos*, que alimenta]: organismo mutante con un defecto en la vía enzimática de síntesis de una molécula particular que, por lo tanto, tiene que serle provista para su crecimiento normal.

aves: grupo de vertebrados saurópsidos, termorreguladores, con el cuerpo cubierto de plumas y reproducción ovípara.

axón [Gr. *axon*, eje]: prolongación larga de una neurona, o célula nerviosa, que conduce rápidamente impulsos nerviosos a grandes distancias. En muchos casos se encuentra rodeado de una vaina de mielina, una cobertura provista por células de la glía.

azúcar: se refiere a glúcidos, carbohidratos o hidratos de carbono.

bacilos: formas de bacterias alargadas. En algunos tipos se presentan en forma de bastón o rectas, entre otras.

bacteriófago [Lat. *bacterium*, bacteria + Gr. *phagein*, ingerir]: virus que parasita a una bacteria.

banda de Caspari [por Robert Caspari, botánico alemán]: en las raíces de las plantas, una banda engrosada, de naturaleza cérea, que se extiende alrededor de las paredes tangenciales de las células de la endodermis. La existencia de esta capa restringe la difusión de agua e iones desde la corteza de la raíz hacia el cilindro central.

base: sustancia que produce un incremento en el número de iones hidróxido (OH^-) en una solución y una disminución en el número de iones hidrógeno (H^+); que tiene un pH superior a 7; lo opuesto a un ácido. Véase *alcalino*.

base nitrogenada: una molécula que contiene nitrógeno y tiene propiedades básicas (tendencia a adquirir un ion H^+); generalmente se clasifican en purinas o pirimidinas.

basidio [Lat. *basidium*, pequeño pedestal]: estructura reproductora especializada de los hongos basidiomicetos, frecuentemente con forma de garrote (claviforme), en la que ocurren la fusión de los núcleos y la meiosis, lo cual da origen a cuatro basidiosporas; homólogo al asco.

bastón: célula fotorreceptora que se encuentra en la retina de los vertebrados; sensible a luz muy tenue, responsable entre otras funciones de la "visión nocturna".

biblioteca genómica: conjunto de fragmentos de DNA que representan la totalidad del genoma de una célula u organismo y se encuentran insertados en un vector. También llamada genoteca.

bilateral: los dos lados del cuerpo de algunos organismos considerando un eje imaginario que lo recorre longitudinalmente y deja dos hemipartes; cada una es la imagen especular de la otra aunque no son necesariamente simétricas.

bilis: secreción amarilla del hígado de los vertebrados, almacenada temporalmente en la vesícula biliar y que contiene sales orgánicas que emulsionan grasas en el intestino delgado.

biogeografía: estudio de la distribución geográfica de los organismos.

bioma: región de la Tierra que se diferencia por su vegetación característica. Categorías de sistemas ecológicos característicos que incluyen tanto la vida vegetal como la animal, aunque se clasifican por la comunidad vegetal predominante; por ejemplo, el bioma de pradera, el bioma de la selva lluviosa tropical, etc.

biomasa [Gr. *bios*, vida]: masa total de todos los organismos (o de algún grupo de organismos) que viven en un hábitat o lugar determinado.

biosfera [Gr. *bios*, vida + *sphaira*, globo]: las zonas de aire, suelo y agua de la superficie de la Tierra ocupadas por seres vivos.

biosíntesis [Gr. *bios*, vida + *synthesis*, reunión]: formación, por parte de los organismos vivos, de compuestos orgánicos a partir de elementos o compuestos simples.

blastocele [Gr. *blastos*, brote, yema + *koilos*, hueco]: cavidad llena de líquido en el interior de una blástula.

blastocisto [Gr. *blastos*, brote, yema + *kystis*, saco]: la etapa de blástula de un mamífero en desarrollo; consiste en una masa celular interna que originará al embrión propiamente dicho rodeada de una doble capa de células, el trofoblasto, que es la precursora del corion.

blastodisco [Gr. *blastos*, brote, yema + *diskos*, placa redonda]: área discoidal ubicada en el polo animal de un huevo vitelino grande que posee el citoplasma activo. Al sufrir segmentación, originará el embrión.

blastómera [Gr. *blastos*, brote, yema + *meris*, parte de, porción]: una de las muchas células producidas durante la segmentación del huevo.

blastoporo [Gr. *blastos*, brote, yema + *poros*, vía, sendero]: en la etapa de gástrula de un embrión, la abertura que conecta el arquenterón con el exterior; representa la futura boca en algunos animales (protóstomos) y generalmente el futuro ano en otros (deuteróstomos).

blástula [Gr. *blastos*, brote, yema]: un embrión animal después de la segmentación y antes de la gastrulación. Habitualmente consiste en una esfera llena de líquido, cuyas paredes están compuestas por una sola capa de células.

boca: porción o abertura del cuerpo de un animal.

botánica: el estudio de las plantas.

branquia: el órgano respiratorio de los animales acuáticos, a menudo una extensión de paredes delgadas de alguna parte de la superficie externa del cuerpo o, en los vertebrados, de alguna parte del tubo digestivo. En algunos invertebrados suele llamarse también ctenidio.

briofitas: plantas que tienen un sistema de conducción limitado de agua y azúcares.

bronquio [Gr. *bronchus*, tubo respiratorio]: uno de los tubos respiratorios en que se ramifica la parte inferior de la tráquea y que entran en cada pulmón, se subdividen en pasajes aéreos progresivamente más delgados, los bronquíolos, que culminan en los alvéolos.

bronquíolo: serie de conductos respiratorios de diámetro decreciente en función de su división dicotómica; cada una de las subdivisiones da lugar a una generación de bronquíolos. Entre la 4ª y 10ma generación presentan cartílago en sus paredes; a partir de ésta, los conductos se mantienen abiertos por la fuerza elástica pulmonar. Entre la 17ma y la 19na generación se denominan bronquíolos respiratorios, ya que sus paredes permiten el intercambio gaseoso.

buffer: combinación de las formas dadora y aceptora de H^+ de un ácido débil o una base débil; un buffer evita cambios apreciables de pH en las soluciones a las cuales se añaden pequeñas cantidades de ácidos o bases.

bulbo: 1. Yema subterránea modificada con hojas engrosadas que almacenan alimentos (p. ej., la cebolla). 2. Bulbo raquídeo: porción del sistema nervioso central ubicada entre la médula espinal y la protuberancia, que además de ser una estructura de pasaje es un centro regulador de actividades orgánicas autónomas.

cadena adelantada: en la replicación del DNA, la cadena 5′ a 3′ de la doble hélice de DNA que se sintetiza continuamente.

cadena molde: cadena de DNA a partir de la cual se transcribe una nueva molécula de mRNA, por apareamiento, en función de la complementariedad de las bases nitrogenadas.

cadena respiratoria: cadena transportadora de los electrones que se desprenden de la glucólisis, de la oxidación del ácido pirúvico y del ciclo de Krebs. Desde un nivel energético alto, los electrones van pasando por sustancias intermediarias aceptoras de electrones en un nivel electrónico ligeramente inferior al anterior, liberando energía en el proceso –que se utiliza para sintetizar ATP–, hasta llegar al aceptor final, el oxígeno.

cadena retrasada: en la replicación del DNA, la cadena 3′ a 5′ de la doble hélice de DNA sintetizada como una serie de fragmentos de Okazaki en la dirección 5′ a 3′; estos segmentos posteriormente se unen entre sí en reacciones de condensación, catalizadas por la enzima DNA ligasa.

cadena trófica o alimentaria: relaciones alimentarias entre organismos que se encuentran en un ecosistema, aunque en general varias cadenas se disponen como redes tróficas.

calcitonina: hormona secretada por la glándula tiroides cuya función es inhibir la liberación excesiva de calcio en los tejidos óseos.

caliptra: grupo de células que forman una cubierta que protege el tejido meristemático o de crecimiento del extremo de la raíz.

cáliz [Gr. *kalyx*, cáscara, copa]: colectivamente, los sépalos de una flor.

callo [Lat. *callos*, piel dura]: tejido indiferenciado de plantas.

caloría [Lat. *color*, calor]: la cantidad de energía en forma de calor que se necesita para elevar la temperatura de un gramo de agua en 1 °C; al hacer mediciones metabólicas, generalmente se usa la kilocaloría (caloría). Una caloría es la cantidad de calor requerida para elevar la temperatura de un kilogramo de agua en 1 °C (de 14 °C a 15 °C).

cambio filético: véase *anagénesis*.

cambium suberoso: el meristema lateral que produce súber. También llamado cambio suberoso.

cambium vascular [Lat. *cambium*, intercambio; *vasculum*, pequeño vaso]: en las plantas, vaina cilíndrica de células meristemáticas que se dividen mitóticamente y producen floema secundario a un lado y xilema secundario al otro; pero siempre quedan células del cambio. Llamado también cambio vascular o simplemente cambio.

canal: véase *canal iónico*.

canal iónico: conducto hidrófilo formado por proteínas integrales de membrana celular que sólo es atravesado por ciertas sustancias hidrófilas. Es altamente específico; algunos sólo permiten el pasaje de iones de determinada carga y otros, más específicos, dejan pasar un único tipo de ion, como el Na^+ o el K^+.

canal semicircular: parte del aparato vestibular del oído interno relacionada con el equilibrio.

capa germinal: una capa de células distintivas en un embrión; una capa de tejido embrionario. La mayoría de los animales multicelulares tienen tres capas germinales: ectodermo, mesodermo y endodermo.

capilares [Lat. *capillaris*, relativo al pelo]: los más pequeños vasos sanguíneos de paredes delgadas a través de los cuales ocurren los intercambios entre la sangre y los tejidos; conectan las arterias con las venas.

capilaridad: el efecto del agua o de cualquier líquido a lo largo de una superficie; resulta del efecto combinado de la cohesión y la adhesión.

cápside: la cubierta de proteína que rodea la zona central de ácido nucleico de un virus.

cápsula de Bowman: en el riñón de los vertebrados, la unidad bulbosa de la nefrona que rodea el glomérulo. En la filtración, proceso inicial de la formación de orina, el plasma sanguíneo pasa de los capilares glomerulares a la cápsula de Bowman.

características sexuales secundarias: características de los animales que distinguen a los dos sexos (dimorfismo sexual), pero que no producen ni transportan gametos; incluyen por ejemplo el abundante vello facial en el hombre y las caderas anchas y las mamas desarrolladas en la mujer.

carbohidrato [Lat. *carbo*, carbón + *hydro*, agua]: hidrato de carbono. Compuesto orgánico que consiste en una cadena o anillo de átomos de carbono a los que están unidos el hidrógeno y el oxígeno en una relación aproximada de 2:1; los carbohidratos incluyen azúcares, almidón, glucógeno, celulosa, etc. Véase *azúcar*.

cardias: abertura que vincula el esófago con el estómago en el ser humano; funciona a modo de válvula de ingreso a la bolsa gástrica.

cariotipo [Gr. *karo*, cabeza + *typos*, estampar o imprimir]: identificación y ordenamiento sistemático de los pares cromosómicos.

carnívoro [Lat. *caro*, carnis, carne + *voro*, devorar]: el depredador que obtiene sus nutrientes y su energía comiendo carne, en rigor, matando a otros animales.

carofitas: grupo que forma parte de la "línea verde", caracterizada por la presencia de cloroplastos; son pequeñas, de agua dulce, con tejidos incipientes.

carotenoides [Lat. *carota*, zanahoria]: clase de pigmentos que incluye los carotenos (amarillos, anaranjados y rojos) y las xantófilas (amarillas); pigmentos accesorios que actúan como antenas durante la fotosíntesis.

carpelo [Gr. *karpos*, fruto]: estructura floral foliácea que contiene el óvulo u óvulos de las angiospermas, dividida típicamente en ovario, estilo y estigma. Una flor puede tener uno o más carpelos, simples o fusionados. Un solo carpelo o un grupo de carpelos fusionados se conoce también como gineceo o pistilo.

cartílago [Lat. *cartilago*]: tejido conectivo generalmente elástico de los esqueletos de los vertebrados que forma la mayor parte del esqueleto de algunos vertebrados adultos (como los tiburones) y de algunos vertebrados inmaduros.

catabolismo [Gr. *katabole*, derribar]: dentro de una célula o de un organismo, la suma de todas las reacciones químicas en las cuales las moléculas grandes se desintegran en partes más pequeñas.

catalizador [Gr. *katalysis*, disolución]: sustancia que disminuye la energía de activación de una reacción química formando una asociación temporal con las moléculas reactivas; como resultado, la velocidad de la reacción se acelera. Las enzimas son catalizadoras.

categoría [Gr. *kategoria*]: en un sistema de clasificación jerárquica, categoría es el nivel en el que se coloca a un grupo de organismos. La especie como categoría clasificatoria debe diferenciarse de la especie como taxón y del concepto biológico de especie.

cavidad amniótica: es la región delimitada por el amnios y llena de líquido amniótico donde se desarrollará el embrión y luego el feto protegido de la desecación y de los golpes.

cavidad gastrovascular [Gr. *gaster*, estómago + Lat. *vasculum*, vaso pequeño]: cavidad digestiva con sólo una abertura, característica de los cnidarios (medusa, hidra, corales, etc.) y ctenóforos (peines de mar, nueces de mar); el agua que circula a través de la cavidad suministra oxígeno disuelto y arrastra dióxido de carbono y otros productos de desecho.

cefalización [Gr. *kephale*, cabeza]: fenómeno de concentración de estructuras sensoriales, nerviosas y de toma de alimento, en la parte anterior del cuerpo de los animales.

cefalocordados: subgrupo de los cordados que representa formas primitivas o ancestrales de los cordados. Poseen notocorda a lo largo de todo el cuerpo, cordón nervioso dorsal hueco, faringe con hendiduras branquiales y cola posterior al ano.

celoma [Gr. *koilos*, un hueco]: cavidad corporal formada entre capas de mesodermo, en la cual se encuentran suspendidos el tubo digestivo y otros órganos internos.

célula [Lat. *cella*, celda o cámara]: la unidad estructural de los organismos, rodeada por una membrana y compuesta por citoplasma y, en los eucariontes, uno o más núcleos. En la mayoría de las plantas, hongos y bacterias hay una pared celular por fuera de la membrana.

célula acompañante: en las angiospermas, una célula parenquimatosa especializada, asociada con un miembro de tubo criboso y que se origina de la misma célula madre que el miembro del tubo criboso.

célula neurosecretora: neurona que libera una o más hormonas en el sistema circulatorio.

célula plasmática: célula productora de anticuerpos que resulta de la diferenciación y la proliferación de un linfocito B en interacción con un antígeno complementario a los anticuerpos que despliega en su superficie.

células germinales [Lat. *germinare*, gemar]: gametos o células que originan directamente gametos.

células madre: células relativamente indiferenciadas capaces de una gran proliferación. Pueden generar células diferenciadas con funciones definidas. Algunas pueden dar origen a un organismo completo, otras a varios tipos de células (pero no a todas las células de un organismo) y otras a células específicas. También llamadas células troncales o *stem cells*.

células oclusivas: células epidérmicas especializadas que rodean a un poro, o estoma, en una hoja o en un tallo verde; los cambios osmóticos de un par de células oclusivas provocan la apertura o el cierre del estoma.

células somáticas [Gr. *soma*, cuerpo]: las células diferenciadas que componen los tejidos corporales de las plantas y animales multicelulares; todas las células del cuerpo, excepto las que originan los gametos.

celulosa [Lat. *cellula*, pequeña celda]: el constituyente principal de la pared celular en todas las plantas y algunos protistas; un carbohidrato complejo insoluble formado por microfibrillas de moléculas de glucosa.

cenocítico [Gr. *koinos*, compartido + *kytos*, recipiente]: organismo o parte de un organismo que consiste en muchos núcleos en un citoplasma común.

centríolo [*kentron*, centro]: estructura citoplasmática semejante a un cuerpo basal; las células flageladas y todas las células animales, incluidas las que carecen de flagelos, tienen centríolos en los polos del huso durante la división.

centrómero [Gr. *kentron*, centro + *meros*, parte]: región de constricción del cromosoma que mantiene a las cromátides hermanas unidas.

centrosoma: estructura de las células animales que funciona primariamente como un centro organizador de microtúbulos y actúa como polo del huso mitótico durante la división celular. En la mayoría de las células animales contiene un par de centríolos.

cerebelo [Lat. dim. de *cerebrum*, cerebro]: una subdivisión del sistema nervioso central de los vertebrados que se encuentra por encima del tallo cerebral y por detrás y debajo del cerebro; coordina actividades musculares y mantiene el equilibrio.

cerebro [Lat. *cerebrum*, cerebro]: la porción del encéfalo de los vertebrados que ocupa la parte superior del cráneo. Consiste en dos hemisferios cerebrales unidos por el cuerpo calloso; coordina la mayoría de las actividades.

ciclo biogeoquímico [Gr. *bios*, vida + *geō*, tierra + *chēmeia*, alquimia]: el circuito que recorre una sustancia inorgánica, como el nitrógeno o el carbono entre otros, a través de un ecosistema. Sus componentes geológicos son la atmósfera, la corteza terrestre, los océanos, los lagos y los ríos; sus componentes biológicos son los productores, los consumidores y los detritívoros, que incluyen a los descomponedores.

ciclo celular: secuencia regular de los fenómenos del crecimiento y división celular a través de los cuales pasan las células que se dividen.

ciclo de Calvin: conjunto de reacciones en las cuales el dióxido de carbono es reducido y da lugar a carbohidratos; constituye la segunda etapa de la fotosíntesis.

ciclo de Krebs: etapa de la respiración celular en la cual los grupos acetilo se degradan a dióxido de carbono; las moléculas reducidas en el proceso pueden utilizarse en la formación de ATP.

ciclo del agua: circulación de las moléculas de agua en el ecosistema, impulsada por el Sol.

ciclo del carbono: circulación y reutilización de los átomos del carbono debido principalmente a los procesos metabólicos de los seres vivos, por ejemplo, en la fotosíntesis y la respiración.

ciclo del nitrógeno: circulación y reutilización de los átomos de nitrógeno, debida principalmente a los procesos metabólicos de los organismos vivos.

ciclo menstrual [Lat. *mensis*, mes]: en los seres humanos y otros primates, los cambios cíclicos regulados por hormonas que ocurren en las células del ovario (células foliculares) y en el revestimiento uterino preparándolo para recibir a un posible embrión; marcado por la descarga periódica de sangre y del revestimiento uterino desintegrado a través de la vagina.

ciclo vital: el lapso entero de existencia de cualquier organismo, desde el momento en que se forma el cigoto (o desde la reproducción sexual) hasta que se reproduce.

cigoto [Gr. *zygon*, yema, par]: la célula diploide *(2n)* que resulta de la fusión de los gametos masculino y femenino (fecundación); un cigoto puede desarrollar un individuo diploide por división mitótica o puede sufrir meiosis y formar individuos haploides *(n)* que se dividen mitóticamente y forman una población de células.

cilindro central: área de la raíz de las plantas terrestres compuesta por los tejidos vasculares, xilema y floema rodeadas por el periciclo.

cilio [Lat. *cilium*, pestaña]: estructura corta, delgada, embebida en la membrana de algunas células eucariontes; habitualmente se presentan en gran cantidad y se disponen en hileras. Tiene una estructura interna altamente característica que consiste en dos microtúbulos internos, rodeados por nueve pares de microtúbulos externos; intervienen en la locomoción y el movimiento de sustancias a través de la superficie celular.

cinasas: enzimas específicas de transferencia de grupos fosfato del ATP a moléculas aceptoras. Activan o desactivan proteínas mediante adición de fosfatos en sitios específicos.

cinetocoro [Gr. *kinetikos*, poner en movimiento + *choros*, lugar, región]: estructura proteica en forma de disco asociada con el centrómero, a la que se unen las fibras del huso durante la mitosis o la meiosis.

cistrón: porción de molécula del cromosoma bacteriano que codifica la síntesis de polipéptidos, los cuales en muchos casos funcionarán relacionados, es decir, pueden codificar la síntesis de varias enzimas que actúan en una misma vía metabólica.

citocinas: proteínas solubles del sistema inmunitario que actúan como modificadores biológicos de la respuesta.

citocinesis [Gr. *kytos*, recipiente + *kinesis*, movimiento]: división del citoplasma de una célula después de la división nuclear.

citocininas [Gr. *kytos*, recipiente + *kinesis*, movimiento]: grupo de hormonas vegetales químicamente relacionadas con la adenina que, entre otros efectos, promueven la división celular.

citocromos [Gr. *kytos*, recipiente + *chrōma*, color]: proteínas que contienen grupos hemo y participan en las cadenas de transporte de electrones; intervienen en la respiración celular y en la fotosíntesis.

citoesqueleto: red de estructuras proteicas filamentosas dentro del citoplasma que mantiene la configuración de la célula, fija sus organelas e interviene en la movilidad celular; incluye microtúbulos, filamentos de actina y filamentos intermedios.

citoplasma [Gr. *kytos*, recipiente + *plasma*, materia para modelar]: compartimiento de las células eucariontes delimitado por la membrana plasmática y las membranas de las organelas subcelulares.

citosina: base nitrogenada pirimidínica componente de los ácidos nucleicos.

citosol [Gr. *kytos*, recipiente]: contenido del citoplasma, excluidas las organelas delimitadas por membranas como las mitocondrias y el retículo endoplasmático.

cladismo: postura basada en una escuela de clasificación que propone una sistemática filogenética. Se basa en el reconocimiento de caracteres homólogos de los organismos derivados de un ancestro común.

clado [Gr. *clados*, rama]: porción de una filogenia que desciende de un antecesor común. Un clado, por definición, es un grupo monofilético.

cladogénesis [Gr. *clados*, rama + *genesis*, origen]: el desdoblamiento de un linaje evolutivo en dos o más linajes separados. Es uno de los principales patrones de cambio macroevolutivo; conocido también como evolución por ramificación, partición o división.

cladograma: diagrama que mediante un tronco y ramificaciones a modo de árbol se propone reflejar relaciones entre grupos hermanos basados en los principios de la cladística.

clímax: estado "estable y maduro", que alcanza una comunidad.

clina [Gr. *klinein*, inclinarse o recostarse]: una serie gradual de cambios en ciertas características dentro de una especie, en correlación con algunos cambios graduales en la temperatura, la humedad u otros factores ambientales a través del área geográfica de distribución de la especie.

clítoris: estructura anatómica que corresponde a los órganos sexuales femeninos externos, situada en la parte anterior de la vulva en las hembras de mamíferos, homóloga al pene masculino.

cloaca [Lat. *cloaca*, resumidero]: la cámara de salida del sistema digestivo en los reptiles y las aves; también suele ser la salida de los sistemas reproductor y urinario.

clon [Gr. *klon*, ramita]: una línea de células, surgidas todas de una misma célula única por divisiones repetidas; individuo derivado por reproducción asexual a partir de un solo antecesor. En las técnicas de DNA recombinante implica la obtención de muchas copias de un único fragmento de DNA, por ciclos repetidos de replicación.

clorofila [Gr. *chloros*, verde + *phyllon*, hoja]: pigmentos verdes que actúan como receptores de la energía lumínica en la fotosíntesis.

cloroplasto [Gr. *chloros*, verde + *plastos*, formado]: organela limitada por una membrana doble y con su propio material genético; en esta organela tiene lugar la fotosíntesis en los eucariontes (algas y plantas).

CHM: véase *complejo mayor de histocompatibilidad*.

cnidarios: animales de simetría radial que poseen una cavidad gastrovascular y células especializadas de las cuales deriva su nombre, los cnidocitos.

cnidocito [Gr. *knide*, ortiga + *kytos*, célula]: célula generalmente urticante que contiene un nematocisto; característica de cnidarios.

coacervados: modelo utilizado por Oparin en sus experimentos. Los coacervados son sistemas coloidales constituidos por macromoléculas diversas que se habrían formado en ciertas condiciones en un medio acuoso de la Tierra primitiva.

coagulación: proceso en el cual intervienen distintos factores o sustancias (factores de la coagulación) por el cual se forma una placa o coágulo.

coanocito [Gr. *choane*, embudo + *kytos*, célula]: células flageladas que poseen proyecciones citoplasmáticas anastomosadas en forma de corona alrededor del flagelo, que cumplen con la tarea de generar corrientes de agua y de captar alimento en poríferos (esponjas).

cocos: en bacteriología, células de forma esferoidal. Pueden presentarse aislados o en grupos de dos (diplococos), en filamentos (estreptococos) o en agrupaciones irregulares (estafilococos).

cóclea [Gr. *kochlias*, caracol]: parte del oído interno de los mamíferos; relacionado con la audición. En la cóclea se encuentran los receptores que transducen los estímulos auditivos en impulsos eléctricos que son transmitidos por el nervio auditivo.

código genético: asignación de tripletes de nucleótidos en el RNA –copiado a partir del DNA– a cada uno de los aminoácidos que formarán una cadena polipeptídica.

codominancia: en genética, el fenómeno por el cual los efectos de ambos alelos en un locus particular se reflejan en el fenotipo del heterocigoto.

codón: unidad básica ("letra") del código genético; tres nucleótidos contiguos en una molécula de DNA o mRNA que llevan la información para un aminoácido específico o para la terminación de la cadena polipeptídica.

coenzima [Lat. *co*, juntas + Gr. *en*, en + *zyme*, levadura]: molécula orgánica no proteica que desempeña un papel accesorio en los procesos catalizados por enzimas y frecuentemente actúan como dador o aceptor de una sustancia que interviene en la reacción. La NAD^+, el FAD y la coenzima A son coenzimas comunes.

coevolución [Lat. *co*, juntas + *e-*, fuera + *volvere*, dar vueltas]: evolución simultánea de las adaptaciones en dos o más poblaciones que están en tan íntima interacción que cada una de ellas es una poderosa fuerza selectiva para la otra.

cofactor: componente no proteico que desempeña un papel accesorio en los procesos catalizados por enzimas; algunos cofactores son iones y otros son coenzimas.

colágeno [Gr. *kolla*, goma]: proteína fibrosa de los huesos, los tendones y otros tejidos conectivos.

colénquima [Gr. *kolla*, goma]: en los vegetales, tipo de célula de sostén con una pared celular primaria con engrosamientos irregulares; se mantienen vivas en la madurez.

coleoptile [Gr. *koleon*, lámina + *ptilon*, pluma]: la vaina que encierra al meristema apical y a los primordios de hojas de una monocotiledónea que está germinando.

colonia: grupo de organismos de la misma especie que viven juntos en íntima asociación.

columna vertebral [Lat. *vertebra*, articulación]: la espina dorsal; en casi todos los vertebrados forma el eje de soporte del cuerpo y protege a la médula espinal.

comensalismo [Lat. *com*, junto + *mensa*, tabla]: una relación simbiótica beneficiosa para una especie pero que no beneficia ni daña a la otra.

competencia: interacción entre miembros de la misma población o de dos o más poblaciones que usan el mismo recurso, que frecuente-

mente existe en cantidades limitadas. La competencia por interferencia implica lucha u otras interacciones directas, mientras que la competencia por explotación implica la eliminación o el vaciamiento de un recurso.

complejo de Golgi: organela presente en muchas células eucariontes; consiste en túbulos, sacos y vesículas aplanadas limitados por membrana. Funciona como un centro de procesamiento, empaque y distribución para las sustancias que elabora la célula.

complejo mayor de histocompatibilidad (CMH): en los mamíferos, un grupo de, como mínimo, 20 genes diferentes, cada uno con alelos múltiples que codifican los componentes proteicos de los antígenos que son desplegados en las células nucleadas y que identifican "lo propio".

comportamiento: todos los actos que realiza un organismo, como, por ejemplo, la búsqueda de un hábitat adecuado, la obtención de alimento, eludir a los depredadores, la búsqueda de una pareja y la reproducción.

comunidad: todas las poblaciones de organismos que habitan en un ambiente común y se encuentran en interacción unas con otras.

condensación [Lat. *co*, junto + *densare*, hacer denso]: 1. Tipo de reacción química en la cual dos moléculas se unen y forman una molécula más grande, escindiéndose simultáneamente una molécula de agua. Las reacciones biosintéticas en las cuales los monómeros (p. ej., monosacáridos, aminoácidos) se unen y forman polímeros (p. ej., polisacáridos, polipéptidos) son reacciones de condensación. 2. Pasaje del estado gaseoso al estado líquido en el agua y otras sustancias.

conducto colector: componente distal de la nefrona que determina la osmolaridad final de la orina debido a su capacidad de reabsorción final de agua, bajo control de la hormona antidiurética.

conducto deferente: conducto espermático par que comienza en el epidídimo y transporta los espermatozoides a la uretra.

conidio: en los ascomicetos, las esporas asexuales que se forman comúnmente aisladas, o en cadenas, en el ápice de una hifa especializada, el conidióforo.

conjugación [Lat. *conjugatio*, unión, conexión]: el proceso parasexual en algunos organismos unicelulares por el cual el material genético es transferido de una célula a otra mediante contacto directo entre ellas.

cono: 1. En las plantas gimnospermas, la estructura reproductora de una conífera que porta las brácteas y los óvulos. 2. En los vertebrados, ciertos tipos de células fotorreceptoras de la retina, vinculadas a la percepción de los colores y la discriminación más aguda de los detalles.

consumidor: un heterótrofo que deriva su energía de organismos vivos o recién muertos. Los consumidores primarios son herbívoros; los consumidores de un nivel superior son carnívoros.

convergencia: proceso de adquisición de adaptaciones equivalentes cuando dos o más poblaciones están sujetas a presiones selectivas similares.

corion [Gr. *chorion*, piel, cuero]: la membrana extraembrionaria más externa de los reptiles, las aves y los mamíferos en desarrollo; en los mamíferos placentarios, contribuye a la estructura de la placenta. Es la membrana que interactúa con el medio externo y mediante la que se seleccionan los materiales que llegan al embrión.

córnea: porción anterior externa del ojo humano que constituye una cubierta transparente.

corola [Lat. *corolla*, dim. de corona]: los pétalos considerados en forma colectiva.

corpúsculo de Pacini: receptor que reacciona ante la presión, localizado en la dermis.

corteza: 1. La parte externa, en oposición a la interna, de un órgano, como por ejemplo en la glándula suprarrenal o el cerebro. 2. En un tallo o en una raíz, el tejido primario rodeado externamente por la epidermis e internamente por el cilindro central de tejido vascular.

corteza cerebral [Lat. *cerebrum*, cerebro]: capa delgada de neuronas y células de la glía que forman la superficie superior del cerebro, bien desarrollada sólo en los mamíferos; el asiento de las sensaciones conscientes, de la actividad muscular voluntaria y de funciones cognitivas superiores, como el lenguaje simbólico.

corticotrofina: véase *ACTH*.

cortisol: hormona esteroide generada en las células de la corteza suprarrenal que interviene en la regulación del metabolismo de los azúcares, lípidos y proteínas.

cósmido: en técnicas de DNA recombinante, un vector construido para portar fragmentos de DNA de gran tamaño. El inserto queda flanqueado por regiones cohesivas (regiones COS) derivadas del bacteriófago lambda.

cotiledón [Gr. *kotyledon*, hueco acopado]: estructura foliácea del embrión de un espermatofito o planta con semillas; en las eudicotiledóneas contiene alimento almacenado.

craneados: animales que presentan cráneo cartilaginoso que protege el cerebro y un esqueleto mineralizado con fosfato de calcio.

crecimiento: En biología, aumento de tamaño de un organismo por agregado de materia. c. secundario: aumento del diámetro de una planta como resultado de la actividad del cambium vascular; produce tejidos secundarios.

cresta mitocondrial: plegamiento de la membrana interna de la mitocondria.

cristalino: estructura ubicada en el ojo de los vertebrados, detrás del iris, de forma ovalada y transparente. Por sus caracterísicas morfológicas desvía el haz de luz entrante en el ojo, enfocándolo en la retina.

cromátide, cromátides hermanas [Gr. *chrōma*, color]: cualquiera de las dos cadenas de un cromosoma replicado, unidas por sus centrómeros.

cromatina [Gr. *chrōma*, color]: el complejo de DNA y proteínas histónicas y no histónicas que componen a los cromosomas eucariontes; se tiñe intensamente.

cromosoma [Gr. *chrōma*, color + *soma*, cuerpo]: la estructura que lleva los genes. Los cromosomas eucariontes son filamentos o bastones de cromatina que aparecen contraídos durante la mitosis y la meiosis y que en otros momentos están contenidos en un núcleo. Los cromosomas procariontes consisten en un círculo de DNA con el que se asocian varias proteínas. Los cromosomas virales son moléculas lineales o circulares de DNA o RNA.

cromosomas sexuales: cromosomas que son diferentes en los dos sexos y que contienen genes que intervienen en la determinación sexual. Véase *autosomas*.

***crossing over*:** véase *entrecruzamiento*.

ctenóforos: animales con cavidad gastrovascular, dos capas de células y, en la superficie externa, filas de cilios a modo de "peines" con las que se desplaza y de las que deriva el nombre.

cuerpo basal [Gr. *basis*, fundamento]: estructura citoplasmática de los animales y algunos protistas de la cual surgen los cilios o los flagelos; idéntica en estructura al centriolo, que interviene en la mitosis y la meiosis de los animales y algunos protistas.

cuerpo calloso [Lat. *corpus callosum*]: en el cerebro de los vertebrados, una masa fuertemente compactada de fibras nerviosas mielínicas que conectan los dos hemisferios cerebrales. Constituye la única conexión entre las mitades derecha e izquierda del cerebro.

cuerpo lúteo [Lat. *corpus luteum*, cuerpo amarillento]: estructura ovárica que secreta estrógenos y progesterona y mantiene al útero desarrollado con lo que permite la implantación del embrión durante el embarazo. Se desarrolla a partir de las células restantes del folículo después de la ovulación. También llamado cuerpo amarillo.

cuerpo (o corpúsculo) polar: célula diminuta, no funcional, que se produce durante las divisiones meióticas que llevan a la formación del óvulo; contiene un núcleo pero muy poco citoplasma.

cutícula [Lat. *cuticula*, dim. de cutis, piel]: 1. En las plantas, una capa de sustancia cérea (cutina) de la superficie externa de las paredes de las células epidérmicas. 2. En los animales, la capa no celular más externa de muchos invertebrados.

dador de electrones: sustancia que dona o emite electrones en una reacción de oxidación-reducción, oxidándose en el proceso.

dendrita [Gr. *dendron*, árbol]: prolongación típicamente ramificada de una neurona, que recibe estímulos de otras células.

depredador [Lat. *praedari*, hacer presa; de *prehendere*, agarrar, apresar]: organismo que se alimenta de otros seres vivos.

deriva continental: de acuerdo con la teoría de la tectónica de placas, la litosfera está quebrada en placas rígidas; la deriva continental es una consecuencia del movimiento gradual de estas placas.

deriva genética: en evolución, cambio en la frecuencia de los alelos debido a procesos aleatorios.

dermis [Gr. *derma*, piel]: la capa interna de la piel por debajo de la epidermis.

desarrollo: la producción progresiva de las características fenotípicas de un organismo multicelular, que comienza con la fecundación de un oocito.

descomponedores: detritívoros especializados, habitualmente bacterias u hongos, que consumen sustancias como la celulosa y los productos nitrogenados de desecho. Sus procesos metabólicos liberan nutrientes inorgánicos que reutilizan las plantas y otros organismos.

desmosoma [Gr. *desmos*, enlace + *soma*, cuerpo]: tipo de unión célula-célula que confiere resistencia mecánica a los tejidos animales; consiste en una placa fibrosa, densa, entre células contiguas con grupos de filamentos que forman bucles entrantes y salientes en el citoplasma de ambas células.

desnaturalización: la pérdida de la configuración nativa de una macromolécula que resulta, por ejemplo, del tratamiento con calor, de cambios extremos de pH, del tratamiento químico u otros agentes desnaturalizadores. Habitualmente está acompañada por pérdida de la actividad biológica.

desnitrificación: el proceso por el cual ciertas bacterias que viven en suelos poco aireados degradan nitratos, utilizan el oxígeno para su propia respiración y devuelven el nitrógeno a la atmósfera.

detritívoros [Lat. *detritus*, desperdicio + *voro*, devorar]: organismos que viven de la materia orgánica muerta; incluyen a carroñeros grandes, animales pequeños como las lombrices de tierra y algunos insectos, así como a descomponedores (hongos y bacterias).

deuteróstomo [Gr. *deuteros*, segundo + *stoma*, boca]: animal en el cual el ano se forma en la zona del blastoporo o cerca de él en el embrión en desarrollo y la boca se forma secundariamente en otro lugar; los equinodermos y los cordados son deuteróstomos. También se caracterizan por la segmentación radial durante las etapas más tempranas del desarrollo y por la formación del celoma a partir de evaginaciones del intestino embrionario.

diafragma [Gr. *diaphrassein*, hacer barricadas]: en los mamíferos, un tejido lamináceo (tendón y músculo) que constituye la separación entre las cavidades abdominal y torácica; interviene en la respiración.

diápsidos: grupo de animales pertenecientes a los amniotas. Se caracterizan por tener dos pares de fosas temporales, una por encima y otra por detrás de la cuenca ocular. Reúne a la mayoría de los denominados reptiles fósiles y vivientes.

diástole: fase del ciclo cardíaco en la que el corazón se relaja, se dilata.

dicarion: véase *dicarionte*.

dicarionte [Gr. *di*, dos + *karyon*, núcleo]: célula u organismo con núcleos de a pares pero no fusionados, que derivan de cepas distintas sexualmente compatibles; se encuentran entre los hongos ascomicetos y basidiomicetos.

dicotiledónea [Gr. *di*, doble, dos + *kotyledon*, hueco con forma de copa]: categoría utilizada tradicionalmente para las angiospermas que tienen dos hojas seminales o cotiledones. Actualmente, esta denominación ha caído en desuso. Algunas dicotiledóneas se denominan eudicotiledóneas.

diferenciación: el proceso del desarrollo por el cual una célula o tejido relativamente no especializado sufre un cambio progresivo (habitualmente irreversible) a una célula o tejido más especializado.

difusión [Lat. *diffundere*, derramar]: desplazamiento neto de moléculas desde zonas de mayor concentración hacia las zonas de menor concentración; es el mecanismo principal de movimiento de moléculas en una célula. Este desplazamiento ocurre sin gasto de energía externa.

difusión facilitada: el transporte de sustancias a través de una membrana plasmática, desde una región de mayor concentración a una de menor concentración por moléculas de proteína insertas en la membrana; impulsada por el gradiente de potencial químico.

digestión [Lat. *digestio*, separar, dividir]: la degradación de alimentos complejos, habitualmente insolubles, en moléculas que pueden ser absorbidas en el cuerpo y utilizadas por las células.

dimorfismo sexual: grupo de características externas observables que aparecen en organismos de reproducción sexual en alguna etapa de la vida y caracterizan a machos y/o hembras en cada especie.

dioica [Gr. *di*, dos + *oikos*, casa]: en las angiospermas, la especie que posee flores masculinas (con estambres) y femeninas (con carpelos) en individuos diferentes. Unisexual.

diploide [Gr. *di*, doble, dos + *ploion*, nave, barca]: doble dotación cromosómica *(2n)* en la cual los cromosomas se hallan de a pares; por oposición a haploide *(n)*.

disacárido [Gr. *di*, dos + *sakcharon*, azúcar]: molécula de carbohidrato compuesta por dos monómeros de monosacáridos; son ejemplos la sacarosa, la maltosa y la lactosa.

distribución independiente: véase *segunda ley de Mendel.*

DNA: abreviatura de ácido desoxirribonucleico.

DNA complementario: cadena formada como producto de la replicación del DNA, también denominada cadena nueva. Se une por relación de complementariedad de bases nitrogenadas a una cadena vieja constituyendo así una copia del DNA original.

DNA recombinante: DNA formado naturalmente o en el laboratorio por la unión de segmentos de DNA de fuentes diferentes.

DNA satélite: regiones de DNA altamente repetitivo en los cromosomas eucariontes. El DNA satélite no se transcribe y su función se desconoce.

doble fecundación: fenómeno exclusivo de las angiospermas, en el cual la ovocélula y un núcleo espermático se fusionan (y producen un cigoto *2n)* y simultáneamente el segundo núcleo espermático se fusiona con los dos núcleos polares (que da por resultado el núcleo *3n* del endosperma).

dominancia apical [Lat. *apex,* ápice, parte superior]: en las plantas, influencia mediada por hormonas de una yema terminal que inhibe el crecimiento de las yemas axilares.

dominancia incompleta: en genética, fenómeno por el cual los efectos de ambos alelos de un locus particular se combinan en el fenotipo del heterocigoto. Véase *alelo dominante.*

dominante: véase *alelo dominante.*

dominio: máxima categoría utilizada en la clasificación biológica, superior a Reino. Los tres dominios reconocidos son: Eucarya, Archaea y Eubacteria.

dormición [Lat. *dormire,* dormir]: periodo durante el cual cesa el crecimiento y la actividad metabólica está notablemente disminuida; la dormición se interrumpe cuando se satisfacen ciertos requisitos. En las plantas, estado fisiológico que restringe las posibilidades de la germinación.

dormina: nombre que se le da a una hormona vegetal con capacidad de regular el desarrollo de yemas, inhibiéndolas y dejándolas en estado de latencia.

duodeno [Lat. *duodenus,* doce, por tener aproximadamente 12 dedos de longitud]: la porción superior del intestino delgado en los vertebrados, donde se digiere el alimento produciéndose moléculas que pueden ser absorbidas por las células intestinales.

duramen: parte central del tallo y de la raíz principal de un arbol añoso. Proporciona soporte y rigidez al tallo.

ecología [Gr. *oikos,* casa + *logos,* discurso]: el estudio de las interacciones de los organismos con su ambiente físico y entre sí y los resultados de estas interacciones.

ecosistema [Gr. *oikos,* casa + *systema,* lo que se pone junto]: los organismos de una comunidad y los factores abióticos asociados con los que están en interacción.

ecotipo [Gr. *oikos,* casa + Lat. *typus,* imagen]: variante localmente adaptada de una especie, que difiere genéticamente de otros ecotipos de la misma especie.

ectodermo [Gr. *ecto,* fuera + *derma,* piel]: una de las tres capas de tejido embrionario en los animales; origina la cubierta externa del cuerpo, los receptores sensoriales y el sistema nervioso.

ectotermo [Gr. *ecto,* fuera + *therme,* calor]: organismo cuya temperatura es controlada, principalmente, por una fuente externa de calor y su capacidad de generar calor metabólico es insignificante. Ejemplos típicos de animales ectotérmicos son los anfibios, la mayoría de los peces y los invertebrados. Actualmente se utiliza el término termoconformador para designar a estos organismos.

efector [Lat. *ex,* fuera de + *facere,* hacer]: célula, tejido u órgano (como un músculo o una glándula) que responde a un estímulo.

eferente [Lat. *ex,* fuera de + *ferre,* llevar]: que lleva desde un centro; puede ser aplicado a los nervios y los vasos sanguíneos.

eficiencia ecológica: capacidad relativa de los componentes bióticos de un determinado ecosistema para explotar sus recursos alimentarios y convertirlos en biomasa. El valor de este parámetro resulta de la suma de las eficiencias de todos los organismos que integran el ecosistema.

electrón: partícula subatómica con carga eléctrica negativa, igual en magnitud a la carga positiva del protón, pero con una masa mucho menor; se encuentra en los orbitales que rodean al núcleo del átomo.

elemento: sustancia simple que está constituida sólo por átomos del mismo número atómico y que no puede descomponerse por medios químicos ordinarios.

embriofitas: plantas con órganos reproductores multicelulares bien definidos.

embrión [Gr. *en,* en + *bryein,* hinchar]: la etapa temprana del desarrollo de un organismo, producido a partir de un óvulo fecundado; un organismo joven antes de que emerja de la semilla, del huevo o del cuerpo de su madre. En los humanos, se refiere a los dos primeros meses de vida intrauterina. Véase *feto.*

empalme alternativo: transcrito primario que al ser procesado por *splicing* produce moléculas de mRNA maduro diferentes a partir de moléculas de mRNA inmaduro y da por resultado polipéptidos con distintas funciones.

encéfalo: estructura que aparece en animales en general de simetría bilateral. Consiste en la concentración de tejido nervioso que controla el funcionamiento neural en la porción anterior del cuerpo. Relaciona al organismo con el ambiente, coordinando y regulando además las funciones corporales.

endergónico [Gr. *endon,* dentro + *ergon,* trabajo]: reacciones químicas que requieren energía.

endocitosis [Gr. *endon,* dentro + *kytos,* célula]: proceso celular en el cual una porción de la membrana plasmática se repliega y genera una pequeña depresión en su lado externo que rodea a la sustancia que va a ingresar en la célula junto con una porción del material del medio extracelular. Luego, se produce un estrangulamiento de la membrana y se forma una vesícula intracelular o vacuola dentro de la cual está el material internalizado.

endodermis [Gr. *endon,* dentro + *dermo,* piel]: en las plantas, una capa de células especializadas, de una célula de grosor, que en las raíces jóvenes se encuentra entre la corteza y los tejidos vasculares.

endodermo [Gr. *endon,* dentro + *derma,* piel]: una de las tres capas de tejido embrionario en los animales; origina el epitelio que reviste a ciertas estructuras internas, como la mayor parte del tubo digestivo y las estructuras anexas, la mayor parte del tracto respiratorio y la vejiga urinaria, el hígado, el páncreas y algunas glándulas endocrinas.

endogamia: el apareamiento de individuos que genéticamente se encuentran emparentados.

endometrio [Gr. *endon*, dentro + *metrios*, del vientre]: el tapiz glandular del útero de los mamíferos; se engruesa en respuesta a la secreción de estrógenos y progesterona; una de sus dos capas principales se desprende durante la menstruación.

endorfina: uno de un grupo de péptidos (llamados péptidos opioides) con propiedades semejantes a la morfina; producido por el cerebro de los vertebrados.

endosimbiosis [Gr. *endon*, dentro + *syn*, juntos + *bios*, vida]: forma de vida en la que dos especies o dos células viven juntas, una dentro de la otra.

endosoma [Gr. *endon*, dentro + *soma*, cuerpo]: vesícula intracelular rodeada por membrana plasmática y formada por invaginación de la membrana por el proceso de transporte en masa (endocitosis).

endosperma [Gr. *endon*, dentro + *sperma*, semilla]: en las plantas, un tejido *3n* que contiene alimento almacenado y se desarrolla a partir de la unión del núcleo espermático con dos núcleos de la célula central del gametofito femenino; se encuentra sólo en las angiospermas.

endospora: estructuras especiales formadas por determinadas bacterias. Son resistentes a factores físicos, químicos y atmosféricos adversos.

endotelio [Gr. *endon*, dentro + *thele*, pezón]: tipo de tejido epitelial que forma las paredes de los capilares y el tapiz interno de las arterias y las venas.

endotermo [Gr. *endon*, dentro + *therme*, calor]: organismo en el cual la fuente principal de producción de calor es interna y se debe principalmente al alto metabolismo oxidativo. Ejemplo de endotermos son las aves, los mamíferos, muy pocas especies de reptiles, peces e insectos. Actualmente se utiliza el término termorregulador para designar a este tipo de animales.

energía de activación: la energía que deben poseer los átomos o las moléculas para poder reaccionar.

enlace covalente [Lat. *con*, junto + *valere*, ser fuerte]: enlace químico en el que se comparten uno o más pares de electrones.

enlace covalente polar: enlace covalente en el cual los electrones son compartidos en forma desigual entre los dos átomos; la molécula polar resultante tiene regiones de carga ligeramente negativa y ligeramente positiva.

enlace iónico: enlace químico que se forma como consecuencia de la atracción mutua de los iones de carga opuesta.

enlace peptídico [Gr. *pepto*, ablandar, digerir]: el tipo de enlace que se forma cuando dos aminoácidos se unen por los extremos: el grupo ácido (–COOH) de un aminoácido se une covalentemente al grupo básico ($-NH_2$) del siguiente y se elimina una molécula de agua (H_2O).

entalpía: en los casos en los que las reacciones se producen en condiciones de presión constante, la cantidad de energía puesta en juego durante éstas puede medirse como una cantidad de calor ganada o perdida por el sistema que las contiene. La entalpía es la cantidad de energía puesta en juego por las reacciones químicas en estas condiciones.

entérico: 1. Relativo al tubo digestivo. 2. División del SNA que se encarga de la regulación visceral del aparato digestivo.

entrecruzamiento (o *crossing over*): durante la meiosis, el intercambio de material genético entre las cromátides de cromosomas homólogos apareados.

entropía [Gr. *en*, en + *trope*, girar]: medida de la aleatoriedad o desorden de un sistema.

envoltura nuclear [Lat. *nucleus*, pepita]: la doble membrana plasmática que rodea al núcleo de una célula eucarionte.

enzima [Gr. *en*, en + *zyme*, levadura]: catalizador orgánico. Sustancia química que modifica la velocidad de una reacción. Generalmente se trata de proteínas.

enzimas de restricción: enzimas que cortan la doble hélice de DNA en secuencias específicas de nucleótidos.

epiblasto: grupo de células que en el período embrionario de blástula aparecen en la parte superior del blastocele.

epidermis [Gr. *epi*, sobre o encima + *dermo*, piel]: en las plantas y los animales, las capas celulares de revestimiento más externas.

epidídimo: tubo de forma arrollada que recibe los espermatozoides de los testículos y los lleva al conducto deferente.

epilimnion: capa superficial de agua de un lago en la que la temperatura varía a lo largo del año, en función de los cambios climáticos. Su límite inferior es el hipolimnon.

epinefrina: véase *adrenalina*.

episoma: plásmido que se ha incorporado al cromosoma bacteriano.

epistasis [Gr. *epi*, sobre + *stasis*, detención]: interacción entre dos genes no alélicos en la que uno interfiere o modifica la expresión fenotípica del otro.

epitelio: tipo de tejido animal que recubre cavidades, reviste la superficie corporal y forma glándulas.

equilibrio de Hardy-Weinberg: relación en estado estacionario entre las frecuencias relativas de dos o más alelos en una población ideal. En ausencia de fuerzas evolutivas, la frecuencia alélica y la frecuencia genotípica permanecerán constantes de generación en generación en una población cuyos miembros se crucen al azar.

equilibrio intermitente o puntuado: modelo del mecanismo de cambio evolutivo que propone que hay períodos largos sin cambios ("stasis") interrumpidos por períodos de especiación rápida.

eritrocito [Gr. *erythros*, rojo + *kytos*, célula]: glóbulo rojo, también llamado hematíe, el portador de la hemoglobina sanguínea.

esclereida: célula esclerenquimatosa de forma variable pero típicamente ahusada y no alargada. Tiene paredes celulares impregnadas de lignina.

esclerénquima [Gr. *skleros*, duro]: en las plantas, un tipo de tejido de sostén compuesto por células con paredes secundarias gruesas, frecuentemente lignificadas; puede estar vivo o muerto a la madurez; incluye fibras y esclereidas.

esfenofitas: pertenecen al grupo de eufilofitas. Plantas que no producen semillas.

esfínter [Gr. *sphinkter*, banda]: músculo circular que rodea la abertura de una estructura tubular o la unión de diferentes regiones de una estructura tubular (p. ej., el esfínter pilórico en la unión del estómago y el intestino delgado); la contracción del esfínter cierra el paso y la relajación lo abre.

esófago: órgano que forma parte del sistema digestivo en vertebrados. Tiene forma de tubo hueco. En ciertos organismos suele estar vinculado también a la incorporación directa de alimento.

especiación: proceso por el cual se originan nuevas especies.

especie [Lat. *species*, tipo, clase]: el concepto biológico de especie se refiere a un grupo de organismos que, en realidad (o potencialmente), se cruzan entre sí en la naturaleza y están aislados reproductivamente de otros grupos similares. El concepto biológico debe diferenciarse del concepto de especie como categoría y del concepto de especie como taxón.

espectro de absorción: el patrón característico de las longitudes de onda (colores) de la luz que absorbe un pigmento determinado.

espectro de acción: el patrón característico de las longitudes de onda (colores) de la luz que producen una reacción o una respuesta determinada.

espermátide [Gr. *sperma*, semilla]: cada una de las cuatro células haploides *(n)* resultantes de las divisiones meióticas de un espermatocito; cada espermátide se diferencia en un espermatozoide.

espermatocitos [Gr. *sperma*, semilla + *kytos*, célula]: e. primarios: las células diploides *(2n)* formadas por diferenciación de las espermatogonias; e. secundarios: las células haploides *(n)* originadas tras la meiosis I; cada espermatocito secundario se diferencia en una espermátide.

espermatofitas: plantas con semilla que pueden estar libres (como en las gimnospermas) o encerradas en otras estructuras como el ovario (en las angiospermas).

espermatogonias [Gr. *sperma*, semilla + *gonos*, niño, cría]: las células diploides no especializadas *(2n)* en las paredes de los testículos que por diferenciación se transforman en espermatocitos I y luego, por división meiótica, se transforman en espermatocitos II, luego en espermátides y finalmente en espermatozoides.

espermatozoide [Gr. *sperma*, semilla]: célula sexual masculina madura o gameto habitualmente móvil y de menor tamaño que el gameto femenino.

espiráculo [Lat. *spirare*, respirar]: una de las aberturas externas del sistema respiratorio de los artrópodos terrestres.

espirilo: forma de célula bacteriana que se caracteriza por su estructura como varilla larga en hélice.

espiroqueta: célula bacteriana larga y delgada, con un filamento axial, constituido por fibrillas unidas a cada extremo de la célula.

espora [Gr. *spora*, semilla]: célula reproductiva asexual o célula en reposo capaz de desarrollar un organismo nuevo sin fusionarse con otra célula.

esporangio [Gr. *spora*, semilla]: estructura unicelular o multicelular en la cual se producen las esporas.

esporangióforo [Gr. *spora*, semilla + *phore* de *phorein*, mantener]: hifa o rama especializada que lleva uno o más esporangios.

esporofilo [Gr. *spora*, semilla + *phyllon*, hojas]: hoja que lleva esporas; los carpelos y los estambres de las flores son esporofilos modificados.

esporofito [Gr. *spora*, semilla + *phyton*, planta]: en los organismos que tienen alternancia de una generación haploide con una diploide (todas las plantas y algunas algas verdes), la generación diploide *(2n)* productora de esporas.

estambre [Lat. *stamen*, hebra]: la estructura masculina de una flor que produce microsporas o polen; habitualmente está formada por un pedicelo, que es el filamento, que sostiene a la antera, donde se produce el polen.

estatocisto [Gr. *statos*, pararse + *kystis*, recipiente]: órgano de equilibrio formado por una vesícula que contiene gránulos de carbonato de calcio, arena o algún otro material (estatolitos) que estimula a las células sensoriales cuando el organismo se mueve. En las plantas, esta función es desempeñada por los amiloplastos, que cumplen un papel importante en la respuesta al estímulo gravitatorio.

estereocilio: células ciliadas que en el oído interno traducen los estímulos mecánicos que llegan en forma de ondas sonoras en impulsos nerviosos, por el proceso de transducción.

esteroide: lípidos con cuatro anillos de carbono unidos y, frecuentemente, una cola hidrocarbonada; el colesterol, las hormonas sexuales y las hormonas de la corteza suprarrenal son esteroides.

estigma [Gr. *stigma*, marca punzante, pinchadura]: en las plantas, la región del gineceo que actúa como superficie receptora de los granos de polen que germinan sobre ella.

estilo [Lat. *stilus*, columna, punzón]: en las angiospermas, parte prolongada del ovario, con forma de estilete, por el cual desciende el tubo polínico.

estímulo [Lat. *stimulus*, estímulo, incentivo]: cualquier cambio interno o externo o cualquier señal que ejerza influencia en la actividad de un organismo o de parte de él.

estolón: tallo horizontal que crece a lo largo de la superficie del suelo y forma raíces y hojas a intervalos.

estoma [Gr. *stoma*, boca]: abertura pequeña en la epidermis de las hojas y los tallos, rodeada por células oclusivas, a través de la cual se difunden los gases.

estómago: órgano del aparato digestivo que puede presentar una o varias bolsas gástricas y cuyo denominador común en todas las especies es el de intervenir en la digestión de los alimentos incorporados a través de la secreción de enzimas producidas por las células del tejido que lo componen, en combinación con los tejidos musculares y mucosos.

estratosfera: capa de la atmósfera entre la troposfera y la mesosfera que contiene a la capa de ozono, la cual, con su composición particular, logra filtrar gran parte de la radiación UV procedente del Sol.

estro [Gr. *oistros*, frenesí]: el período de celo o apareamiento en las hembras de los mamíferos; caracterizado por la ovulación y la actividad sexual.

estrógenos [Gr. *oistros*, frenesí + *genos*, origen, descendiente]: hormonas sexuales femeninas secretadas por el folículo ovárico durante la fase preovulatoria del ciclo menstrual; producidos también por el cuerpo lúteo y la placenta.

estroma [Gr. *stroma*, una cama, de *stronnymi*, esparcir]: solución densa que constituye el interior de los cloroplastos; rodea a los tilacoides.

etileno: un hidrocarburo simple ($H_2C{=}CH_2$) que funciona como hormona. En las plantas desempeña un papel central en la maduración de los frutos y la abscisión de las hojas.

etología [Gr. *ethos*, hábito, costumbre + *logos*, discurso]: el estudio comparativo de los patrones de comportamiento animal en su medio natural, con énfasis en su significado adaptativo y su origen evolutivo.

eucarionte [Gr. *eu*, verdadero + *karyon*, nuez, núcleo]: célula que tiene un núcleo y organelas rodeadas por membrana y cromosomas en los que el DNA está combinado con proteínas histónicas.

eucromatina: región de un cromosoma eucarionte que se tiñe más difusamente. Corresponde a la cromatina menos condensada.

evolución [Lat. *e-*, fuera + *volvere*, girar]: cambios en el reservorio génico de una generación a la siguiente como consecuencia de procesos como la mutación, la selección natural, la migración, el apareamiento no aleatorio y la deriva genética.

excreción: proceso mediante el cual se eliminan los desechos metabólicos del cuerpo de un organismo.

exergónico [Gr. *ex*, fuera de + *ergon*, trabajo]: reacciones químicas que liberan energía.

exocitosis [Gr. *ex*, fuera de + *kytos*, célula]: proceso celular en el cual partículas materiales o sustancias disueltas son encerradas en una vacuola y transportadas a la superficie celular; allí, la membrana de la vacuola se fusiona con la membrana de la célula y expulsa el contenido de la vacuola al exterior.

exoesqueleto: la cubierta de soporte externa del cuerpo; común en los artrópodos.

exogamia: mecanismo evolutivo que procura la no reproducción de individuos emparentados, favoreciendo la variabilidad genética.

exón: secuencia presente en el DNA que permanece en el mRNA maduro después del corte y de la eliminación de secuencias llamadas intrones.

exotérmico: reacción en la que se libera energía y la entalpía de los productos disminuye.

expresividad: en genética, el grado en que se expresa un genotipo determinado en el fenotipo de los individuos.

extinción masiva: períodos geológicamente breves en los que se intensifica notablemente la tasa de extinción y afecta a un gran número de taxa provocando un decremento notable de la biodiversidad. Generalmente son sucedidos por períodos de radiaciones adaptativas.

F_1 (primera generación filial): generación producida por el cruzamiento de los parentales.

F_2 (segunda generación filial): la progenie resultante de cruzar a los miembros de la generación F_1 entre sí.

factor de traducción: los factores de iniciación son proteínas no ribosómicas que favorecen la asociación del mRNA y los ribosomas en el inicio de la síntesis proteica. Los factores de elongación son proteínas que favorecen la continuación de la síntesis proteica.

factores de transcripción: proteínas que se fijan a los cromosomas de los eucariontes y permiten que la RNA polimerasa inicie la transcripción.

factor natriurético auricular: una proteína que se produce principalmente en los miocitos de las aurículas y que se secreta ante la distensión de las paredes de la aurícula dada por un aumento del volumen sanguíneo.

factor transformador: fragmento de DNA que puede intercambiarse entre diferentes cepas de bacterias.

fago: véase *bacteriófago*.

fagocitosis [Gr. *phagein*, comer + *kytos*, célula]: "célula que come". Véase *endocitosis*.

faringe: órgano de tejido fundamentalmente muscular, que ocupa un espacio común entre los aparatos digestivo y respiratorio. Es una estructura de pasaje y contención de otros órganos.

fecundación: fusión de dos núcleos gaméticos haploides; forman el núcleo de un cigoto diploide. 1. f. interna: los gametos se encuentran y fusionan en estructuras internas del organismo 2. f. externa: los gametos se encuentran y se fusionan externamente a los organismos involucrados en el proceso de la fecundación.

fecundación cruzada: fusión de gametos formados por diferentes individuos; opuesto a autofecundación.

fenotipo [Gr. *phainein*, mostrar + *typos*, estampar, imprimir]: características observables de un organismo que resultan de las interacciones entre el genotipo y el ambiente.

fermentación: degradación de compuestos orgánicos en ausencia de oxígeno; produce menos energía que los procesos aeróbicos.

feromona [Gr. *phero*, llevar]: sustancia secretada por un organismo que influye en el comportamiento o el desarrollo de otros de la misma especie, como los atractantes sexuales de las polillas y la sustancia real de las abejas melíferas.

feto [Lat. *fetus*, embarazado]: últimos estadios de un embrión mientras se encuentra en un huevo o en el útero; un vertebrado en desarrollo, desde aproximadamente el segundo mes de gestación hasta el nacimiento.

fibra muscular: célula muscular; célula larga, cilíndrica, multinucleada, que contiene numerosas miofibrillas y se contrae cuando se estimula.

fibra nerviosa: filamento que se extiende desde el cuerpo celular de una neurona y conduce el impulso nervioso; axón.

fijación del carbono: proceso que tiene lugar en la fotosíntesis. Incorporación inicial de CO_2 en compuestos orgánicos.

filamento [Lat. *filare*, hilar]: 1. Cadena de células. 2. En las plantas, el pedicelo de un estambre.

filamentos intermedios: proteínas fibrosas que forman parte del citoesqueleto; se encuentran en mayor densidad en las células sujetas a estrés mecánico.

filicofitas: grupo de plantas pertenecientes a las eufilofitas, sin semillas. Un ejemplo característico son los helechos.

filogenia [Gr. *phylon*, raza, tribu]: en sentido amplio, filogenia es sinónimo de historia evolutiva de un grupo taxonómico cualquiera. Las filogenias habitualmente se representan como "árboles ramificados".

filtración: la primera etapa de la función renal; el plasma sanguíneo pasa, bajo presión, de los capilares glomerulares a la cápsula de Bowman, mediante la cual entra en el túbulo renal.

fisiología [Gr. *physis*, naturaleza + *logos*, discurso]: estudio de la función de las células, órganos u organismos enteros; los procesos vitales.

fisión binaria [Lat. *fissus*, partir + *binarius*, formado por dos cosas o partes]: reproducción asexual por división de la célula o del cuerpo en dos partes iguales o casi iguales.

fisoclistos: peces óseos que tienen la vejiga natatoria sin conexión con el tubo digestivo.

fisostomos: peces óseos que tienen la vejiga natatoria conectada con el tubo digestivo. Esta característica se considera primitiva.

fitocromo [Gr. *phyton*, planta + *chrōma*, color]: pigmento de las plantas que actúa como fotorreceptor para la luz roja o infrarroja y que interviene en varios procesos de desarrollo como la floración, la dormición, la formación de hojas y la germinación de semillas.

fitoplancton [Gr. *phyton*, planta + *planktos*, vagar]: organismos microscópicos, fotosintéticos, acuáticos, de vida libre.

flagelo [Lat. *flagellum*, batir]: estructura filamentosa que se encuentra en los eucariontes y se utiliza en la locomoción y la alimentación; tiene una estructura interna de nueve pares de microtúbulos que rodean a dos microtúbulos centrales.

floema [Gr. *phloos*, corteza]: tejido vascular vivo de las plantas superiores; conduce diversas sustancias –orgánicas e inorgánicas– desde las hojas hacia la raíz, pero también desde ésta hacia las hojas u otros órganos del vástago. Cumple un papel crucial en la provisión de azúcares a la raíz. En las angiospermas, se compone de miembros del tubo criboso, las células acompañantes, otras células parenquimatosas y fibras.

flor: la estructura reproductora de las angiospermas; una flor completa incluye sépalos, pétalos, estambres (estructuras masculinas) y carpelos (estructuras femeninas).

flujo global: el movimiento general de un líquido inducido por la gravedad, la presión o una interacción de ambas.

folículo de de Graaf: grupo de células en el tejido ovárico de los mamíferos, que contiene un gameto femenino en las últimas etapas de maduración.

formación reticular: red laxa de interneuronas que recorren el tronco cerebral. Está relacionada con el estado de alerta y de conciencia. Interviene en la atención y el estado de vigilia.

fosfolípidos: moléculas orgánicas semejantes en estructura a las grasas, pero en lugar de un ácido graso unido al tercer carbono de la molécula de glicerol tienen un grupo fosfato; como resultado, la molécula tiene una "cabeza" hidrófila y una "cola" hidrófoba. Los fosfolípidos forman la estructura básica de las membranas de las células y de las organelas.

fosforilación: adición de un grupo fosfato o de grupos fosfato a una molécula.

fosforilación oxidativa: proceso por el cual se añade un grupo fosfato a las moléculas de ADP, produciéndose ATP. En este proceso se usa la energía liberada por los electrones transportados por la cadena de transporte de electrones mitocondrial en la etapa final de la respiración celular.

fósil [Lat. *fossilis*, enterrado]: los restos conservados de organismos desaparecidos hace mucho tiempo. Puede ser una parte dura inalterada (un diente o un hueso), la petrificación (de madera o hueso), partes blandas inalteradas o parcialmente alteradas (un mamut congelado).

fotofosforilación [Gr. *photos*, luz + *phosporos*, que lleva luz]: el proceso por el cual, durante la fotosíntesis, se fosforila el ADP a ATP. En este proceso se utiliza la energía liberada a lo largo de la cadena de transporte de electrones entre los fotosistemas II y I.

fotón [Gr. *photos*, luz]: la partícula elemental de la luz.

fotoperiodicidad [Gr. *photos*, luz]: la respuesta a la duración relativa del día y la noche; mecanismo por el cual los organismos miden el cambio de las estaciones controlando sus comportamientos y fisiología a ese respecto.

fotorreceptor [Gr. *photos*, luz]: célula u órgano capaz de detectar luz.

fotorrespiración [Gr. *photos*, luz + Lat. *respirare*, respirar]: oxidación de carbohidratos en presencia de luz y oxígeno; ocurre cuando la concentración de dióxido de carbono en la hoja es baja en relación con la concentración de oxígeno.

fotosíntesis [Gr. *photos*, luz + *syn*, junto + *tithenai*, ubicar]: la conversión de energía luminosa en energía química que tiene lugar en los cloroplastos de las células eucariontes (algas y plantas) o en las membranas y el protoplasma de las células procariontes. Implica tanto la recepción de la energía lumínica y su conversión en energía química (ATP y NADPH) como la fijación del dióxido de carbono en compuestos orgánicos.

fotosistemas: grupos de moléculas que intervienen en la fotosíntesis como complejos de proteínas que empaquetan a las clorofilas, también a otros pigmentos y sustancias aceptoras de electrones. Emiten a su vez electrones en reacción a la llegada de luz.

fotosíntesis CAM: véase *metabolismo ácido de las crasuláceas*.

fotótrofos: organismos que realizan el proceso de fotosíntesis.

fototropismo [Gr. *photos*, luz + *trope*, girar]: crecimiento en el cual la dirección de la luz es el factor determinante, como en el crecimiento de una planta hacia una fuente de luz; respuesta de curvatura a la luz.

fóvea [Lat. *fovea*, hoyo]: área pequeña en el centro de la retina en la cual se concentran los conos; es el área de visión más nítida.

fragmentos de Okazaki [por R. Okazaki, genetista japonés]: en la replicación del DNA, los segmentos discontinuos en los cuales se sintetiza la cadena 3' a 5' (la cadena retrasada) de la doble hélice de DNA, típicamente, de 1.000 a 2.000 nucleótidos de longitud en los procariontes y de 100 a 200 nucleótidos de longitud en los eucariontes.

frecuencia alélica: la proporción de un alelo particular en una población.

fruto (Lat. *fructus*, fruto): en las angiospermas, un ovario maduro –o grupo de ovarios maduros– y sus estructuras asociadas que contiene a las semillas.

FSH: véase *hormona foliculoestimulante*.

gametangio [Gr. *gamein*, casarse + Lat. *tangere*, tocar]: estructura unicelular o multicelular en la cual se producen los gametos.

gameto [Gr. *gamein*, esposa]: célula reproductora haploide cuyo núcleo se fusiona con el de otro gameto de un tipo de apareamiento –o sexo– opuesto (fecundación); la célula resultante (cigoto) puede desarrollar un individuo diploide nuevo o, en algunos protistas, algas y hongos, puede sufrir meiosis y formar células somáticas haploides.

gametofito: en los organismos que tienen alternancia de generaciones haploides y diploides (todas las plantas y algunas algas verdes), la generación haploide *(n)* que produce gametos.

ganglio [Gr. *ganglion*, hinchazón]: agregado de cuerpos de células nerviosas; en los vertebrados, se refiere a un agregado de cuerpos de células nerviosas situado por fuera del sistema nervioso central.

gap: brecha; una molécula que actúa como señal puede desplazarse desde el citoplasma de la célula emisora al de una célula receptora vecina a través de verdaderos canales generados entre ambas.

gasto cardíaco: medida utilizada en medicina que resulta del producto del volumen de sangre bombeada o eyectada por el corazón por un tiempo determinado (1 minuto).

gástrico [Gr. *gaster*, estómago]: perteneciente al estómago.

gástrula [Gr. *gaster*, estómago]: embrión animal en proceso de gastrulación; la etapa de desarrollo durante la cual la blástula, con su capa única de células, se transforma en un embrión de tres capas, constituido por ectodermo, mesodermo y endodermo, que a menudo encierra un arquenterón.

gastrulación: proceso por el cual la blástula a través de movimientos coordinados de células y de capas de células se transforma en un embrión de tres capas germinales.

gen [Gr. *genos*, nacimiento, raza; Lat. *genus*, nacimiento, raza, origen]: todo segmento de DNA que se encuentra luego de un promotor y que puede ser transcrito por una RNA polimerasa y originar un RNA funcional (mRNA, rRNA, tRNA, snRNA, ribozima u otros tipos de RNA).

gen estructural: codifica la síntesis de cualquier RNA o proteína que no actúan como reguladores de la expresión de otros genes.

gen regulador: codifica la síntesis de un RNA o de una proteína cuya función es el control de la expresión de otros genes.

genes homeóticos: genes maestros que otorgan identidad a los diferentes segmentos del cuerpo y regulan su desarrollo.

genes supresores de tumores: grupo de genes capaces de frenar la división celular a través de diferentes intervenciones en la mitosis, por ejemplo, generando proteínas que alteran la formación del huso mitótico y evitando entonces la proliferación celular.

género [Lat. *genus*, raza, origen]: categoría taxonómica que agrupa a las especies.

genética: estudio de la herencia biológica.

genética de poblaciones: estudio del cambio en la frecuencia de alelos dentro de un reservorio génico de una población, de una generación a la siguiente.

genoma: la totalidad del material genético de una célula o individuo. El conjunto completo de cromosomas de una célula o individuo con sus genes asociados.

genotipo: la constitución genética de una sola célula o de un organismo con referencia a una sola característica o a un conjunto de características; la suma total de todos los genes presentes en un individuo.

geotropismo: crecimiento dirigido de una planta en respuesta a la fuerza de gravedad.

germinación [Lat. *germinare*, gemar]: inicio del crecimiento de una semilla o espora hasta que se generan los órganos básicos.

giberelinas [Gr. *gibberella*, género de hongos]: grupo de hormonas vegetales de crecimiento, químicamente relacionadas, cuyos efectos más característicos son el alargamiento del tallo y el crecimiento acelerado.

gimnospermas [Gr. *gymnos*, desnudo + *sperma*, semilla]: plantas productoras de semillas en las cuales éstas no están encerradas en un ovario; el grupo más familiar es el de las coníferas que comprende pinos, araucarias, alerces, cipreses, etc.

glándula [Lat. *glans*, *glandis*, bellota]: estructura compuesta por células epiteliales modificadas que se especializan y producen una o más secreciones que se descargan en el exterior de la glándula.

glándula bulbouretral: forma parte de las glándulas anexas del sistema reproductor masculino. Ubicada debajo de la próstata, aporta nutrientes y sustancias lubricantes al semen.

glándula endocrina [Gr. *endon*, dentro + *krinein*, separar]: glándula sin conducto cuyas secreciones (hormonas) son liberadas en los espacios extracelulares desde los cuales se difunden al sistema circulatorio; en los vertebrados incluye la hipófisis, las glándulas sexuales, la glándula suprarrenal, la glándula tiroides y otras.

glándula pineal o epífisis: ubicada en la parte medial del encéfalo de los vertebrados (en aves y reptiles es más superficial que en mamíferos). Sus células secretan la hormona melatonina que interviene en el ciclo diario y el ciclo biológico reproductivo.

glándula suprarrenal [Lat. *supra*, encima + *renes*, riñón]: una glándula endocrina de los vertebrados. La corteza (superficie externa) es la fuente del cortisol, la aldosterona y otras hormonas esteroides; la médula (núcleo interno) secreta adrenalina (epinefrina) y noradrenalina (norepinefrina).

glándulas exocrinas [Gr. *ex*, fuera de + *krinein*, separar]: glándulas como las digestivas y sudoríparas que secretan sus productos en conductos que llevan directa o indirectamente hacia el exterior del organismo (o bien hacia canales como los túbulos renales o digestivos).

glucólisis: primera fase de la respiración celular. Conversión metabólica de glucosa en dos piruvatos, con la producción de ATP.

glucoproteína: proteína con una o más cadenas de carbohidratos unidos covalentemente.

glioxisoma: tipo de peroxisoma de las células de las semillas de ciertas plantas en el que los lípidos almacenados se transforman en azúcares durante la germinación.

glóbulo blanco: véase *leucocito*.

glóbulo rojo: véase *eritrocito*.

glomérulo [Lat. *glomus*, pelota]: en el riñón de los vertebrados, un grupo de capilares encerrados por la cápsula de Bowman. Los componentes del plasma sanguíneo, excepto las moléculas grandes, se filtran al túbulo renal a través de las paredes de los capilares glomerulares.

glucogenogénesis: el proceso que asegura el almacenamiento de glucógeno cuando hay disponibilidad de glucosa en la sangre. Ocurre por lo general en los hepatocitos y también en las células musculares.

glucogenólisis: liberación de glucosa a partir de glucógeno.

gluconeogénesis: proceso metabólico que tiene lugar en el hepatocito y que resulta de la degradación de aminoácidos en exceso a piruvato y luego a glucosa.

glucagón [Gr. *glukus*, dulce + *ago*, conducir hacia]: hormona producida en el páncreas que eleva la concentración del azúcar en la sangre.

glúcidos: carbohidratos.

glucocorticoides: hormonas esteroideas producidas por la corteza suprarrenal que promueven la síntesis de glucosa a partir de proteínas y grasas. A la vez, disminuyen la utilización de glucosa por las células, excepto las células del cerebro y del corazón. Su liberación se incrementa durante períodos de estrés. Suprimen las respuestas inflamatoria e inmunitaria.

glucógeno [Gr. *glukus*, dulce + *genos*, raza o descendiente]: carbohidrato complejo (polisacárido); una de las principales sustancias alimenticias almacenadas en la mayoría de los animales y hongos; se convierte en glucosa por hidrólisis.

glucolípidos [Gr. *glukus*, dulce + *lipos*, grasa]: moléculas orgánicas de estructura semejante a las grasas, en las cuales, en lugar de un ácido graso, una cadena corta de carbohidratos está unida al tercer carbono de la molécula de glicerol; como resultado, la molécula tiene una "ca-

beza" hidrófila y una "cola" hidrófoba. Los glucolípidos son constituyentes importantes de las membranas de las células y de las organelas.

glucólisis [Gr. *glukus*, dulce + *lysis*, disolución]: proceso por el cual una molécula de glucosa se convierte anaeróbicamente en dos moléculas de ácido pirúvico, liberando una pequeña cantidad de energía útil; catalizado por enzimas citoplasmáticas.

glucosa [Gr. *glukus*, dulce]: azúcar de 6 carbonos ($C_6H_{12}O_6$); el monosacárido más común en los animales.

gnetofitas: grupo hermano de las angiospermas por el hecho de compartir varias sinapomorfías.

gónada [Gr. *gone*, semilla]: órgano productor de gametos de los animales multicelulares; ovario o testículo.

gradiente de potencial electroquímico: fuerza motora que impulsa el desplazamiento de un ion a través de una membrana. Se produce por combinación de la diferencia de concentración del ion y de su carga eléctrica a ambos lados de la membrana.

grana [Lat. pl. de *granum*, grano o semilla]: en los cloroplastos, discos apilados constituidos por membranas (tilacoides) que limitan un espacio intertilacoidal. En ellos se encuentran las clorofilas y los carotenoides y es allí donde ocurren las reacciones que atrapan la energía lumínica durante la fotosíntesis convirtiéndola en energía química.

granulocito [Lat. *granum*, grano o semilla + Gr. *kytos*, célula]: tipo de glóbulo blanco fagocítico que interviene en la respuesta inflamatoria; caracterizado por la presencia de numerosos lisosomas que dan a la célula un aspecto granular bajo el microscopio óptico. Los granulocitos se clasifican sobre la base de sus propiedades de respuesta ante los colorantes como neutrófilos, eosinófilos y basófilos.

grupo de ligamiento: en genética, variantes alélicas que suelen heredarse juntas por estar en el mismo cromosoma.

guanina: base nitrogenada purínica componente de los ácidos nucleicos.

hábitat [Lat. *habitare*, vivir en]: lugar en el que pueden encontrarse habitualmente los individuos de una especie determinada.

habituación [Lat. *habitus*, condición]: comportamiento en el cual, ante un estímulo repetido, la respuesta a ese estímulo se ve disminuida o desaparece; una de las formas más simples de aprendizaje.

haploide [Gr. *haploos*, simple + *ploion*, nave]: que tiene sólo una dotación cromosómica *(n)* por oposición a diploide *(2n)*; característico de los gametos, los gametofitos vegetales y algunos protistas y hongos.

haustorio [Lat. *haustus*, de *haurire*, beber, extraer]: prolongación de un oomiceto parásito, de un hongo o una planta, que funciona como un órgano de penetración y absorción.

haz de His: en el corazón de los vertebrados, un grupo de fibras musculares que llevan los impulsos desde el nodo auriculoventricular a las paredes de los ventrículos; el único puente eléctrico entre las aurículas y los ventrículos.

haz vascular: en las plantas, grupo de tejidos longitudinales de soporte y conducción (xilema y floema).

hemisferio animal: en el cigoto de los vertebrados, típicamente los anfibios, la mitad, normalmente pigmentada, que dará lugar a la mayor parte del embrión.

hemisferio vegetal: en el cigoto de los vertebrados, la mitad generalmente incolora, que sólo forma parte del futuro endodermo, pero que es capaz de generar estructuras en el hemisferio animal por medio de inducción.

hemitraqueofitas: plantas que se caracterizan por poseer sistemas de conducción. A lo largo de la evolución, estos sistemas se tornaron cada vez más eficientes. Este grupo reúne desde las briofitas o musgos hasta las traqueofitas o plantas vasculares.

hemocele [Gr. *haima*, sangre + *koilos*, hueco]: espacio lleno de sangre dentro de los tejidos; característico de los animales con un sistema circulatorio incompleto, como los moluscos y los artrópodos.

hemofilia [Gr. *haima*, sangre + *philos*, amigo de]: grupo de enfermedades hereditarias caracterizadas por la no coagulación de la sangre y, en consecuencia, por un sangrado excesivo, aun a raíz de heridas leves.

hemoglobina [Gr. *haima*, sangre + Lat. *globus*, pelota]: proteína que contiene hierro; presente en la sangre de los vertebrados y de algunos invertebrados; transporta oxígeno.

herbívoro [Lat. *herba*, pasto + *vorare*, devorar]: consumidor que se alimenta de plantas u otros organismos fotosintéticos para obtener su alimento y energía.

herencia [Lat. *herres*, *heredis*, heredero]: transmisión de características del progenitor a los hijos.

herencia poligénica [Gr. *polus*, mucho + *genos*, raza descendiente]: la determinación de una característica dada, como el peso o la altura, por la interacción de muchos genes.

hermafrodita [Gr. *Hermes* y *Afrodita*]: organismo que posee ambos sistemas de órganos reproductores: masculino y femenino; los hermafroditas pueden autofecundarse o no.

heterocigoto [Gr. *heteros*, otro + *zygotos*, par]: organismo diploide que lleva dos alelos diferentes en uno o más loci génicos.

heterocromatina: región del cromosoma eucarionte que permanece condensada durante la interfase y que es transcripcionalmente inactiva.

heterosis [Gr. *heteros*, otro, diferente]: vigor híbrido, la superioridad general del híbrido respecto de cualquiera de los progenitores.

heterotermos [Gr. *heteros*, otro, diferente + *therme*, calor]: organismos que no mantienen constante la temperatura del cuerpo sino en relación o como ajuste al ambiente.

heterótrofo [Gr. *heteros*, otro, diferente + *trophos*, que se alimenta de]: organismo que debe alimentarse de sustancias orgánicas sintetizadas por otros organismos para obtener energía y pequeñas moléculas estructurales; opuesto a autótrofo. Los animales, los hongos y muchos organismos unicelulares son heterótrofos.

hibernación [Lat. *hiberna*, invierno]: período de inactividad, que varía en longitud según la especie y que ocurre en las estaciones secas o frías. Durante la hibernación, los procesos metabólicos son notablemente más lentos y, aun en los mamíferos, la temperatura corporal puede caer apenas por encima de la temperatura de congelación.

hibridación [Lat. *hybrida*, el hijo de la cerda y el jabalí]: cruzamiento de miembros pertenecientes a distintos taxones. En biología molecular, se refiere al apareamiento de cadenas de bases complementarias de distintas fuentes.

híbrido [Lat. *hybrida*, el hijo de la cerda y el jabalí]: 1. Hijo de dos padres que difieren en una o más características heredables. 2. Hijo de dos variedades o dos especies diferentes.

hidrocarburo [Lat. *hydro*, agua + *carbo*, carbón]: compuesto orgánico formado sólo por carbono e hidrógeno.

hidrófilo [Lat. *hydro*, agua + *philos*, amigo]: que tiene afinidad por el agua; aplicable a las moléculas polares o a las regiones polares de las moléculas grandes.

hidrófobo [Lat. *hydro*, agua + Gr. *phobos*, miedo]: que no tiene afinidad por el agua; se aplica a las moléculas no polares o a las regiones no polares de las moléculas.

hidrólisis [Lat. *hydro*, agua + Gr. *lysis*, disolución]: escisión de una molécula en dos por la adición de iones H^+ y OH^- a partir de agua.

hifa [Gr. *hyphe*, red]: un solo filamento tubular de un hongo o de un oomiceto; el conjunto de hifas constituye el micelio, el "cuerpo" con aspecto de maraña de un hongo.

hígado: glándula accesoria del sistema digestivo, ubicada en la región abdominal.

hipertónico [Gr. *hyper*, encima + *tonos*, tensión]: de dos soluciones de concentración diferente, la que contiene la mayor concentración de partículas de soluto; el agua se mueve a través de una membrana selectivamente permeable hacia la solución hipertónica.

hipoblasto: capa inferior de células, que en el embrión, en etapa de blástula, limita al blastocele.

hipocampo: 1. En neurología, nombre de una estructura que forma parte de la paleocorteza, situado en la región medial del cerebro. Forma parte del sistema límbico. Su fisiología está integrada a un circuito vinculado a las emociones y a la memoria. 2. Zoología, pez óseo marino del orden de los Syngnatidos conocido también como caballito de mar.

hipófisis: glándula endocrina de los vertebrados; su lóbulo anterior es la fuente de hormonas tróficas, hormona del crecimiento y prolactina y está regulada por secreciones del hipotálamo; el lóbulo posterior almacena y libera oxitocina y ADH producida por el hipotálamo. Antiguamente llamada pituitaria.

hipolimnion: masa de agua profunda de un lago que se mantiene estancada debajo de la capa de actividad térmica o del epilimnion.

hipotálamo [Gr. *hypo*, debajo + *thalamos*, cuarto interno]: la región del cerebro de los vertebrados que se encuentra justo por debajo del tálamo. Responsable de la integración de muchos patrones de comportamiento básicos que implican la correlación de las funciones nerviosa y endocrina. Varias de sus secreciones neurohormonales controlan la actividad de la hipófisis.

hipótesis [Gr. *hypo*, debajo + *tithenai*, poner]: explicación o suposición temporal fundada en hechos acumulados y que sugiere algún principio general o relación de causa y efecto; una solución postulada para un problema científico que se debe probar y si no se convalida, se descarta.

hipotónico [Gr. *hypo*, debajo + *tonos*, tensión]: de dos soluciones de diferente concentración, aquella que contiene la menor concentración de partículas de soluto; el agua se mueve a través de una membrana selectivamente permeable desde una solución hipotónica.

histonas: grupo de cinco moléculas polipeptídicas básicas, relativamente pequeñas, que se encuentran unidas al DNA de las células eucariontes.

HIV: virus de la inmunodeficiencia humana. Véase *SIDA*.

homeobox: secuencia corta de DNA que se repite, casi sin variación, en todos los genes homeóticos. La secuencia homeobox codifica una estructura proteica que puede unirse al DNA y regular la transcripción. Un grupo particular de genes que contienen la secuencia homeobox, los genes Hox, se ubican en forma contigua en el cromosoma y son importantes en la determinación del destino morfológico final de los segmentos del cuerpo en varias especies animales.

homeostasis [Gr. *homos*, mismo o similar + *stasis*, estar]: mantenimiento de un ambiente fisiológico interno o de un equilibrio interno relativamente estable en un organismo.

homeotermo [Gr. *homos*, mismo o similar + *therme*, calor]: animal capaz de mantener una temperatura corporal relativamente constante.

homínido: grupo o taxón que hace referencia a los seres humanos actuales y sus antecesores más cercanos.

homocigoto [Gr. *homos*, mismo o similar + *zygotos*, par]: organismo diploide que lleva alelos idénticos en uno o más loci génicos.

homología [Gr. *homologia*, acuerdo]: similitud que resulta de la ancestralidad común de un grupo de especies. Una característica constituye una homología cuando es compartida por un conjunto de especies y por el ancestro común más cercano. Véase *analogía*.

homólogos [Gr. *homologia*, acuerdo]: los dos miembros de cada par cromosómico que poseen las células diploides. Llevan los mismos genes y se aparean durante la primera etapa de la meiosis; los dos miembros del par derivan de sendos padres.

homoplasia [Gr. *homos*, mismo o similar + *plassein*, moldear]: presencia de una característica en varias especies, que no está presente en su antecesor más cercano. Puede resultar de una convergencia evolutiva, una evolución paralela o de una reversión evolutiva.

hormona [Gr. *hormaein*, excitar]: molécula orgánica, habitualmente secretada en cantidades pequeñas en una parte de un organismo, que regula la función de otro tejido u órgano.

hormona antidiurética (ADH) [Gr. *anti*, contra + *diurgos*, completamente húmedo]: hormona peptídica sintetizada en el hipotálamo que inhibe la excreción de orina al inducir la absorción de agua desde las nefronas; también llamada vasopresina.

hormona estimulante de los melanocitos: su función es conocida en algunos vertebrados (anfibios, reptiles), ya que interviene en el proceso de cripsis o camuflaje a través del cambio de color. Es secretada por el lóbulo intermedio de la glándula hipófisis.

hormona foliculoestimulante: glucoproteína generada por las células de la hipófisis anterior que regula la secreción de estrógenos y estimula la maduración del folículo ovárico en las hembras y la espermatogénesis en los machos.

hormona luteinizante: glucoproteína generada por las células de la hipófisis anterior, cuyo blanco es el tejido ovárico. Estimula la ovulación y posterior formación del cuerpo lúteo en las hembras y la liberación de testosterona en los machos.

hormona paratiroidea: químicamente, es una proteína secretada por las células de la glándula paratiroides. Estimula la liberación del calcio de los huesos, regulando a su vez la concentración de iones calcio en la sangre.

hormonas tróficas: hormonas estimulantes. Actúan sobre órganos o tejidos "blanco" activando sus secreciones.

horquilla de replicación: en la síntesis de DNA, la estructura con forma de Y que se forma en el punto donde se separan las dos cadenas de la molécula original y donde se sintetizan las cadenas complementarias.

hospedador: 1. Organismo en el que vive un parásito. 2. Receptor de un tejido injertado.

Hox: véase *homeobox*.

huevo: óvulo fecundado; cigoto.

huevo amniota: un huevo que es aislado y protegido del ambiente durante el período de su desarrollo por una serie de membranas extraembrionarias y, con frecuencia, una cáscara más o menos impermeable; los huevos amniotas de las aves y muchos reptiles son completamente autónomos y sólo requieren oxígeno del exterior.

humedal: aguas continentales de una determinada superficie que puede incluir una banda costera de mar de hasta 6 metros de profundidad con marea baja.

humificación: proceso de descomposición de restos orgánicos (animales y vegetales) en el suelo, tendiente a la mineralización. Formación de humus.

huso: en las células eucariontes en división, la estructura formada por los microtúbulos que se extienden de un polo a otro. Los microtúbulos cinetocóricos se unen al cinetocoro, estructura que se forma en el centrómero de cada cromosoma duplicado, y orientan los cromosomas en el huso, llevándolos a la posición que ocupan durante la metafase y atrayendo a los cromosomas recién separados hacia los polos durante la anafase. Los microtúbulos polares separan los polos del huso y los astrales posicionan los polos en relación con el resto de la célula.

íleon: porción de intestino delgado en la cual, junto con el yeyuno, tiene lugar la absorción de los nutrientes (véase *yeyuno*).

imbibición [Lat. *imbibere*, absorber]: el movimiento de agua por capilaridad hacia el interior de las semillas en germinación y de sustancias como la madera y la gelatina.

impronta: 1. En etología, véase *troquelado*. 2. Genómica: existen enzimas, y en algunos casos otras sustancias externas u hormonas, que introducen grupos químicos en el proceso de transcripción, pero no modifican la información genética sino que cambian el grado de expresión de los genes. Se denominan cambios "epigenéticos" y pueden heredarse o no en las células hijas por mitosis o meiosis.

impulso nervioso: cambio rápido y transitorio del potencial eléctrico que se autopropaga a través de la membrana de un axón.

inducción [Lat. *inducere*, inducir]: 1. En genética, el fenómeno en el cual la presencia de un sustrato inicia la transcripción y traducción de los genes que codifican las enzimas requeridas para su metabolismo. 2. En el desarrollo embrionario, proceso en el cual un tejido o parte del cuerpo provoca la diferenciación de otro tejido o parte del cuerpo.

inmunidad: mecanismos y/o procesos de defensa que además de incluir el reconocimiento de lo propio y lo ajeno a los cuerpos de ciertos organismos, son capaces de construir resistencia química a toda sustancia y/o agente no reconocido como propio y/o como "posible agresor". i. pasiva: representa la incorporación de anticuerpos contra un agente invasor determinado (antígeno) como ayuda a la respuesta inmunitaria del propio cuerpo. i. activa: son las respuestas de defensa desarrolladas por un individuo.

inmunoglobulinas: proteínas complejas, globulares, altamente específicas, sintetizadas por los linfocitos B; incluyen tanto a los anticuerpos circulantes como a los desplegados en la superficie de los linfocitos B antes de la activación.

inmunología: disciplina que estudia los mecanismos de defensa contra la invasión de agentes externos, nocivos o extraños al cuerpo, o bien no reconocidos como propios, y las reacciones que se desencadenan como respuesta.

insulina: hormona peptídica producida por el páncreas de los vertebrados que disminuye la concentración de glucosa en la sangre.

interacción alostérica: mecanismo regulador por el cual las enzimas pueden activarse o bien inactivarse de acuerdo con la demanda de los procesos. Las enzimas que reaccionan por interacción alostérica cuentan con dos sitios activos. En uno de ellos puede unirse un efector alostérico que al cambiar la estructura de la enzima implica la posibilidad de activación o inactivación de esa enzima.

interfase: período del ciclo celular que ocurre antes de que comience la mitosis o la meiosis en el cual se duplica el material genético. Incluye las fases G_1, S y G_2.

interferón: proteína elaborada por células infectadas por virus que inhibe la multiplicación viral.

interleucina: proteínas reguladoras producidas por linfocitos macrófagos. Actúan sobre otros linfocitos dirigiendo su actividad y desarrollo. También llamada interleukina o IL.

interneurona: neurona que transmite las señales de una neurona a otra dentro de una región local del sistema nervioso central; puede recibir señales y transmitirlas a muchas neuronas diferentes.

interorreceptor: receptores internos como los quimiorreceptores. Estructuras que reciben la información sobre diferentes concentraciones de sustancias y la transmiten a su vez a los centros del sistema nervioso para su análisis, síntesis y posterior respuesta adaptativa.

intestino: porción del tubo digestivo en la que se completa la digestión de los alimentos y la absorción de los nutrientes. 1. i. delgado: tubo largo y muy plegado, dividido para su estudio y por su fisiología en duodeno, yeyuno e íleon. 2. i. grueso: porción más gruesa del intestino que completa la absorción de agua, sodio y minerales.

intrón: segmento de DNA que es transcrito a RNA, pero es eliminado enzimáticamente de esta última molécula resultando en RNA maduro; también conocido como secuencia interpuesta.

invaginación [Lat. *in*, en + *vagina*, lámina]: plegamiento local de una capa de tejido, especialmente en los embriones animales, que forma una depresión o bolsillo que se abre al exterior.

ion: cualquier átomo o molécula pequeña que contenga un número desigual de electrones y protones y, por lo tanto, lleve una carga positiva o negativa neta.

ionosfera: capa superior de la atmósfera (por encima de los 80 km). En su límite externo se mezcla con átomos del espacio interestelar; es rica en iones, con temperatura no muy alta porque sus moléculas son pocas a pesar de moverse a gran velocidad.

isotónico [Gr. *isos*, igual + *tonos*, tensión]: que tiene la misma concentración de solutos que otra solución. Si se separan dos soluciones isotónicas por una membrana selectivamente permeable no habrá flujo neto de agua a través de la membrana.

isótopo [Gr. *isos*, igual + *topos*, lugar]: átomo de un elemento que difiere de otros átomos del mismo elemento en el número de neutrones presentes en el núcleo atómico; los isótopos difieren así en peso atómico. Algunos isótopos son inestables y emiten radiación.

isótopo radiactivo: isótopo con un núcleo inestable que se estabiliza emitiendo radiación.

lámina: 1. La parte amplia y expandida de una hoja. 2. La parte fotosintética amplia y expandida del talo de un alga multicelular. 3. Capa delgada de matriz extracelular que provee soporte y mantiene la integridad de los tejidos.

lámina nuclear: estructura constituida por filamentos intermedios que se encuentra en la cara interna de la membrana nuclear; se interrumpe en los poros nucleares. Actúa como soporte de la membrana nuclear interna.

laminilla [Lat. *lamella*, dim. de *lamina*, placa u hoja]: capa, hoja delgada.

laminilla media: en las plantas, una capa distintiva entre las paredes de células contiguas, rica en pectina y otros polisacáridos; deriva de la placa celular.

lamprea: grupo animal, representante vivo de los primeros vertebrados agnatos, con endoesqueleto cartilaginoso, ectoparásitos marinos o de agua dulce.

larva [Lat. *larva*, fantasma]: estadios morfológicos previos al adulto.

latido: fenómeno mecánico que se produce como resultado de la actividad cardíaca a razón de períodos rítmicos de movimiento del miocardio. Controlado por el nódulo sinoauricular.

lengua: órgano típico de animales; forma parte del sistema digestivo. Interviene en la captura de alimentos en algunos grupos y en la percepción de cambios químicos (sabores) en vertebrados como los mamíferos. En los seres humanos, participa en la comunicación a través de la articulación de los sonidos.

leucocito [Gr. *leukos*, blanco + *kytos*, célula]: glóbulo blanco; los tipos principales son granulocitos, linfocitos y monocitos (macrófagos).

LH: véase *hormona luteinizante*.

licofitas: tipo de plantas que representan evolutivamente a las primeras traqueofitas, con presencia de microfilo.

ligamiento: la tendencia de ciertos alelos a ser heredados juntos por estar ubicados en el mismo cromosoma.

linfa [Lat. *lympha*, agua]: líquido incoloro derivado de la sangre por la filtración a través de las paredes capilares en los tejidos; llevada en conductos linfáticos especiales.

linfocito [Lat. *lympha*, agua + Gr. *kytos*, célula]: tipo de glóbulo blanco que interviene en la respuesta inmunitaria. En los seres humanos, representan el 35% de la población leucocitaria; interviene en la respuesta inmunitaria ante agentes virales principalmente. Hay varios tipos: los linfocitos B se diferencian en células plasmáticas productoras de anticuerpos, los linfocitos T citotóxicos lisan las células eucariontes enfermas; otros linfocitos T interactúan con los linfocitos T citotóxicos y con los linfocitos B.

linfocito B: tipo de glóbulo blanco capaz de transformarse en un plasmocito secretor de anticuerpos; célula B.

linfocito T: tipo de glóbulo blanco que surge de precursores en el timo; después de la maduración, interviene en la inmunidad mediada por células y en las interacciones con los linfocitos B; célula T.

ligando: molécula señal, específica para cada tipo de célula. Se une a sitios también específicos de un receptor de la membrana plasmática y es capaz de disparar una serie de procesos complejos, a veces en cascada que conducen a una respuesta.

lípido [Gr. *lipos*, grasa]: sustancia orgánica insoluble en solventes polares como el agua pero que se disuelve fácilmente en solventes orgánicos no polares; incluye grasas, aceites, ceras, esteroides, glucolípidos, fosfolípidos y carotenos.

liquen: organismo compuesto por un hongo (ascomiceto o basidiomiceto) y un alga verde o una cianobacteria, asociados simbióticamente.

lisis [Gr. *lysis*, disolución]: desintegración de una célula por la rotura de su membrana celular.

lisogénico: que hospeda un profago o el genoma de un virus en forma relativamente estable.

lisosoma [Gr. *lysis*, disolución + *soma*, cuerpo]: organela limitada por una membrana que contiene enzimas hidrolíticas.

lítico: estado en el cual una bacteria se lisa luego de ser infectada por un virus.

litótrofo: véase *autótrofo*.

lixiviación: la disolución y arrastre de minerales y otros elementos del suelo o de las rocas por el movimiento descendente del agua.

locus, pl. loci [Lat. *locus*, lugar]: en genética, la posición de un gen en un cromosoma; para cualquier locus dado puede haber varios alelos posibles.

lumen [Lat. *luz*]: 1. Cavidad de una estructura tubular, como el retículo endoplasmático o un vaso sanguíneo. 2. En las plantas, cavidad formada por las paredes celulares tras la muerte de la célula.

macroevolución [Gr. *makros*, grande + evolución]: nivel del proceso evolutivo representado por los grandes cambios de los organismos ocurridos en taxa de un rango jerárquico superior al de la especie. Rama de la biología evolutiva que estudia los procesos y los patrones involucrados en el cambio biológico en este nivel.

macrófago [Gr. *makros*, grande + *phagein*, comer]: tipo de glóbulo blanco fagocítico importante tanto en la respuesta inflamatoria como en la inmunitaria.

macromolécula [Gr. *makros*, grande + Lat. *molecule*, dim. de *moles*, masa]: molécula extremadamente grande, se refiere específicamente a las proteínas, los ácidos nucleicos, los polisacáridos y sus complejos.

macronutriente: nutrientes presentes en mayor proporción en la materia seca (hasta el 6% del total), como nitrógeno, potasio, calcio, azufre, fósforo y magnesio.

mamíferos: grupo de animales muy diverso, que tienen en común el ser amniotas, sinápsidos y se caracterizan por poseer pelo, posibilidad de provisión de leche a la progenie por glándulas exocrinas especializadas, endotermia, heterodoncia y un número menor de huesos craneales que otros vertebrados. Son casi siempre vivíparos y practican el cuidado de las crías.

mandíbulas: en los crustáceos, insectos y miriápodos, los apéndices inmediatamente posteriores a las antenas; usados para atrapar, mantener, morder o masticar la comida.

manto: en los moluscos, la capa más externa de la pared corporal o una extensión blanda de ella; habitualmente secreta una concha.

mapa cromosómico: diagrama del orden lineal de los genes en un cromosoma.

marcapasos: en fisiología, véase *nódulo sinoauricular*.

marchantiofitas: plantas que representan a los primeros grupos que conquistaron el ambiente terrestre; poseen cutícula protectora que evita la pérdida de agua, secretada por células de la epidermis, con poros simples que no constituyen verdaderos estomas.

MAR: véase *mecanismos de aislamiento reproductivo*.

marsupial [Gr. *marsypos*, saquito, pequeña bolsa]: mamífero cuya hembra tiene una bolsa o pliegues ventrales que rodean a los pezones; las crías inmaduras abandonan el útero y se deslizan hacia la bolsa donde cada una se une por su boca a un pezón, hasta que se completa el desarrollo.

materia fecal: toda sustancia o materia producto de la transformación y acción enzimática del tubo digestivo, que no se absorbió. En general, está compuesta por sustancias indigeribles, agua, bacterias y células muertas.

matriz mitocondrial: solución densa en el interior de la mitocondria que rodea las crestas; contiene enzimas, fosfatos, coenzimas y otras moléculas que intervienen en la respiración celular.

matriz extracelular: todo material producido por las células y secretado en el medio que la rodea. Generalmente se aplica a la porción no celular de los tejidos animales, formada por proteínas fibrosas y sustancia fundamental. Importante en la organización de tejidos y órganos.

mecanismos de aislamiento reproductivo (MAR): mecanismos que impiden el intercambio genético entre individuos de especies diferentes; impiden el apareamiento (precigóticos) o hacen que la reproducción resulte infructuosa aunque haya ocurrido el apareamiento (poscigóticos).

mecanismos de retroalimentación: sistema complejo que involucra la acción coordinada de diversos órganos en relación con sistemas regulatorios como el nervioso y el endocrino. Operan, por ejemplo, a través de una estructura "rectora" de la actividad glandular, como la glándula hipófisis en vinculación con una estructura nerviosa capaz de recibir la información sobre las concentraciones de determinadas sustancias, que inhibe o estimula su producción y regula así procesos vitales como el crecimiento y la reproducción.

mecanorreceptor: célula u órgano sensorial que recibe estímulos mecánicos, como los que intervienen en el tacto, la presión, la audición y el equilibrio.

medialuna gris: región de color gris cerca del ecuador en la superficie del huevo de anfibio, difusamente pigmentada, en la cual tienen lugar acontecimientos morfogenéticos importantes. Cuando un espermatozoide penetra en el oocito del anfibio por el hemisferio animal, el citoplasma rota hacia el sitio de ingreso del espermatozoide y expone una banda gris en el lado del huevo opuesto al sitio de ingreso.

médula [Lat. *medulla*, la parte más interna]: la parte interna de un órgano, por contraposición a la externa, como en el caso de la glándula suprarrenal o un hueso.

médula espinal: parte del sistema nervioso central de los vertebrados, rodeada por la columna vertebral; formada por un haz dorsal, longitudinal y grueso de fibras nerviosas que se extienden desde la parte posterior del cerebro hacia la zona sacra.

medusa: la etapa libre del ciclo de vida de muchos cnidarios que tiene forma de campana o de sombrilla.

megaspora [Gr. *megas*, gran, grande + *spora*, semilla]: en las plantas, espora haploide (n) que da origen a un gametofito femenino.

meiosis [Gr. *meioun*, hacer más pequeño]: las dos divisiones nucleares sucesivas durante las cuales una sola célula diploide ($2n$) forma cuatro núcleos haploides (n). En la meiosis ocurre la recombinación genética debida al entrecruzamiento y la segregación al azar de los cromosomas; como resultado de la meiosis pueden producirse gametos o esporas.

melatonina: hormona secretada por la glándula pineal, cuya constitución química es una catecolamina. Interviene en la regulación de los ritmos circadianos.

membrana celular: membrana externa de la célula o membrana plasmática.

membrana plasmática: membrana que rodea al citoplasma de la célula; membrana celular.

membranas extraembrionarias: en reptiles, aves y mamíferos, membranas formadas a partir de los tejidos embrionarios que se encuentran por fuera del embrión propiamente dicho y lo protegen y contribuyen a su metabolismo; incluye el amnios, el corion, el alantoides y el saco vitelino.

membranas tilacoidales: sistema interno de sacos interconectados que se encuentran dentro del cloroplasto en células eucariontes y formando parte del citoplasma de algunos procariontes fotosintéticos, a modo de repliegues de membrana.

menstruación: eliminación cíclica de las células endometriales preparadas hormonalmente para recibir al embrión. Colaboran con esa eliminación contracciones musculares uterinas propiciadas por acción de hormonas hipofisarias específicas. Todo el proceso coincide con un descenso de las hormonas ováricas e hipofisarias, lo cual induce al comienzo de un nuevo ciclo que se inicia con la maduración de otro oocito y la preparación de la pared uterina. En la hembra humana tiene una duración promedio de 28 días.

meristema [Gr. *merizein*, dividir]: el tejido vegetal aún no diferenciado del cual surgen nuevos tejidos; incluye células en rápida división.

meristema apical [Gr. *meristos*, dividido + Lat. *apex*, ápice]: en las plantas vasculares, la zona de crecimiento en la punta de la raíz o del tallo.

meristema fundamental: tipo de tejido de crecimiento en la planta, capaz de generar células durante toda la vida. Generalmente da lugar a células parenquimatosas, colenquimáticas y esclerenquimáticas.

meristemas laterales [Gr. *meristos*, dividido + Lat. *latus*, *lateris*, lado]: en las plantas vasculares, los dos anillos de tejido (cambium vascular y cambium suberoso) que producen nuevas células en el crecimiento secundario.

mesencéfalo: también llamado cerebro medio. En esta área se localiza el tallo cerebral, por lo cual interviene como centro de relevo, transmisión y filtro de información a través del sistema reticular activador. Se relaciona funcionalmente también con el sistema límbico.

mesenterio [Gr. *mesos*, media + *enteron*, intestino]: capas dobles de mesodermo que sostienen el tubo digestivo y otros órganos internos dentro del celoma.

mesodermo [Gr. *mesos*, medio + *dermo*, piel]: en los animales, la capa media de las tres capas de tejido embrionario. En los vertebrados incluye el cordamesodermo, que da origen a la notocorda y al músculo esquelético, y el mesodermo de la placa lateral, que da origen al sistema circulatorio, la mayor parte de los sistemas excretor y reproductor, el revestimiento del celoma y la cubierta externa de los órganos internos.

mesófilo [Gr. *mesos*, medio + *phyllon*, hoja]: conjunto de tejidos internos de la hoja, encerrados entre dos capas de células epidérmicas;

está formado por células del parénquima en empalizada y células del parénquima esponjoso.

mesoglea: sustancia gelatinosa no celular, presente en los cnidarios o celenterados, ubicada entre la gastrodermis y la epidermis y secretada, a su vez, por estas capas.

mesosfera: capa de la atmósfera (entre los 50 y los 80 km) por encima de la capa de ozono. Se caracteriza por presentar una disminución gradual de la temperatura a medida que se incrementa la distancia respecto de la capa de ozono.

metabolismo [Gr. *metabole*, cambio]: la suma de todas las transformaciones físicas y químicas que ocurren dentro de una célula o de un organismo. *m. basal:* gasto energético de un organismo en reposo.

metabolismo ácido de las crasuláceas: proceso por el cual algunas especies vegetales de climas cálidos y secos incorporan dióxido de carbono durante la noche y lo fijan en ácidos orgánicos; el dióxido de carbono es liberado durante el día y utilizado de inmediato en el ciclo de Calvin. Este tipo de metabolismo permite reducir las pérdidas de agua asociadas con la apertura de los estomas, por donde se difunde el dióxido de carbono.

metámera [Gr. *meta*, junto a + *meros*, parte]: uno de una serie lineal de segmentos corporales similares.

metamorfosis [Gr. *metamorphoun*, transformar]: transición brusca de la forma larvaria a la forma adulta, como la transición del renacuajo a la rana adulta o de la oruga a mariposa.

metilación: proceso de protección ante la acción de las enzimas de restricción (que básicamente escinden el DNA), que tiene lugar en la célula bacteriana. Consiste en la adición de un grupo metilo a uno o más nucleótidos de la secuencia de reconocimiento del DNA.

métodos anticonceptivos: sistemas o técnicas utilizadas por el hombre o la mujer para evitar el embarazo.

micelio [Gr. *mykes*, hongo]: conjunto de hifas que forman el cuerpo de un hongo.

micorriza [Gr. *mykes*, hongo + *rhiza*, raíz]: asociaciones simbióticas entre especies particulares de hongos y las raíces de las plantas vasculares; ayudan a la movilización rápida de nutrientes en el suelo.

microbio [Gr. *mikros*, pequeño + *bios*, vida]: organismo microscópico.

microevolución: véase *anagénesis*.

micronutriente [Gr. *mikros*, pequeño + Lat. *nutrire*, nutrir]: nutriente inorgánico requerido sólo en cantidades pequeñas para el crecimiento de los vegetales como el hierro, el cloro, el cobre, el manganeso, el cinc, el molibdeno, el níquel y el boro, entre otros.

microspora [Gr. *mikros*, pequeño + *spora*, sementera]: en las plantas, una espora haploide *(n)* que da origen al gametofito masculino; en las plantas con semilla se transforma en un grano de polen.

microtúbulo [Gr. *mikros*, pequeño + Lat. *tubulo*, dim. de *tubus*, tubo]: tubo hueco extremadamente pequeño compuesto por dos tipos de subunidades proteicas globulares. Entre sus muchas funciones, los microtúbulos constituyen la estructura interna de los cilios y los flagelos.

microvellosidad: evaginación dactiliforme de la membrana apical, o luminal, de las células del epitelio intestinal.

mimetismo [Gr. *mimos*, mimo]: la semejanza superficial en forma, color o comportamiento de ciertos organismos (miméticos) con otros (modelos) o con objetos del ambiente, lo que da por resultado la protección, el ocultamiento o alguna otra ventaja para el mimético. *m. batesiano:* sistema consistente en un parecido de coloración entre una o más especies de "buen sabor" o inofensivas para el depredador y una especie de mal sabor o tóxica. *m. mülleriano:* sistema consistente en el parecido recíproco entre dos o más especies que contienen sustancias tóxicas o no palatables para el depredador.

mineralización: proceso de reemplazo de materia orgánica por materia mineral.

mineralocorticoide: hormona producida por la glándula suprarrenal que afecta el equilibrio de iones minerales.

miofibrilla [Gr. *mys*, músculo + Lat. *fibra*, fibra]: elemento contráctil de una fibra muscular, constituido por filamentos gruesos y delgados dispuestos en sarcómeros.

mioglobina [Gr. *mys*, músculo + Lat. *globus*, pelota]: proteína globular que contiene un grupo hemo y transporta oxígeno; se encuentra en los músculos.

miosina [Gr. *mys*, músculo]: una de las proteínas principales del músculo; constituye los filamentos gruesos.

mitocondria [Gr. *mitos*, hebra + *chondros*, cartílago o grano]: organela limitada por una doble membrana en la cual ocurren las reacciones del ciclo de Krebs, el transporte de electrones y la fosforilación oxidativa, que dan por resultado la formación de CO_2, H_2O y ATP a partir de acetil-CoA y ADP. Las mitocondrias son las organelas en las cuales se produce la mayor parte del ATP de la célula eucarionte. Poseen DNA y ribosomas propios. Se cree que su origen sería a partir de una endosimbiosis bacteriana.

mitosis [Gr. *mitos*, hebra]: división nuclear caracterizada por la replicación de los cromosomas y la formación de dos núcleos hijos idénticos entre sí y al original.

mixines: vertebrados marinos agnatos del orden Myxiniformes, comúnmente conocidos como "anguilas viscosas". De cuerpo anguiliforme con tentáculos bucales, ojos ocultos por la piel y un sistema de línea lateral muy reducido.

mol [Lat. *moles*, masa]: cantidad de un elemento equivalente a su peso atómico expresado en gramos o cantidad de una sustancia equivalente a su peso molecular expresado en gramos.

molécula [Lat. *molecule*, dim. de *moles*, masa]: partícula formada por dos o más átomos que se mantienen unidos por enlaces químicos; la unidad más pequeña de un compuesto que exhibe sus propiedades.

moluscos [Lat. *mollus*, blando, se refiere a la consistencia del cuerpo]: grupo de animales invertebrados celomados muy diverso, que presentan simetría bilateral, segmentados, y de reproducción sexual, cuyas características distintivas consisten en poseer una conchilla o concha como cubierta exterior, un tejido especializado en generar una cubierta de la masa visceral que secreta la conchilla (el manto), una cavidad paleal que en general alberga estructuras respiratorias y en la que son vertidos los productos de los sistemas corporales.

monocito [Gr. *monos*, único + *kytos*, célula]: tipo de glóbulo blanco circulante que, en presencia de microorganismos infecciosos o de otros invasores extraños, se transforma en un macrófago.

monocotiledónea [Gr. *monos*, único + *kotiledon*, hueco en forma de copa]: grupo de plantas que tienen una sola hoja seminal o cotiledón entre otras características distintivas.

monofilético [Gr. *monos*, único + *phylon*, raza, tribu]: conjunto de especies que incluye el ancestro común y todos sus descendientes.

monoico [Gr. *monos*, único + *oikos*, casa]: en las angiospermas, que

lleva las estructuras masculina y femenina (los estambres y los carpelos, respectivamente) en el mismo individuo, pero en flores diferentes.

monómero [Gr. *monos*, único + *meros*, parte]: una molécula simple, relativamente pequeña, que puede unirse a otras y formar un polímero.

monosacárido [Gr. *monos*, único + *sakcharon*, azúcar]: azúcar simple como la glucosa, la fructosa y la ribosa.

monotrema [Gr. *monos*, único + *trema*, agujero]: mamífero no placentario, como el ornitorrinco o el equidna, cuya hembra deposita huevos con cáscara y amamanta a los hijos.

morfogénesis [Gr. *morphe*, forma + *genesis*, origen]: generación de la forma; procesos biológicos que producen la morfología particular de un organismo u órgano. Involucran numerosos fenómenos genéticos y celulares, como la diferenciación celular, la migración, la proliferación y la muerte de poblaciones de células.

morfógeno: sustancia o agente que es capaz de promover el desarrollo de distintas estructuras de acuerdo con su concentración. Los gradientes de morfógenos establecen ordenamientos de estructuras anatómicas.

mórula: estadio previo a la blástula que consta aproximadamente de 16 a 64 blastómeras. Debe su nombre al aspecto similar a una mora que presenta el embrión.

muda: el desprendimiento de toda la cubierta externa de un organismo o de parte de ella; en los artrópodos, cambio periódico del exoesqueleto que permite el aumento de tamaño.

músculo estriado [Lat. de *striare*, acanalar]: músculo esquelético voluntario y músculo cardíaco. El nombre deriva de la apariencia rayada, que refleja la disposición de los elementos contráctiles.

músculo liso: músculo no estriado; reviste las paredes de los órganos internos y las arterias y está bajo control involuntario.

mutación [Lat. *mutare*, cambiar]: cambio en la información genética; cambio heredable en la secuencia del DNA de un cromosoma.

mutágeno [Lat. *mutare*, cambiar + *genus*, fuente u origen]: agente físico o químico que aumenta la tasa de mutación.

mutante [Lat. *mutare*, cambiar]: organismo que lleva un gen que ha sufrido una mutación.

mutualismo [Lat. *mutuus*, pedido en préstamo, prestado]: relación entre dos especies que resulta beneficiosa para ambas.

NAD: abreviatura de nicotinamida adenina dinucleótido, coenzima que funciona como aceptor de electrones.

necrosis celular: muerte celular no programada; ocurre cuando la célula sufre un daño, un envenenamiento o la falta de nutrientes esenciales.

néctar [Gr. *nektar*, la bebida de los dioses]: líquido azucarado que atrae los insectos a las plantas.

nefridio [Gr. *nephros*, riñón]: estructura tubular excretora que se encuentra en muchos invertebrados.

nefrona [Gr. *nephros*, riñón]: la unidad funcional del riñón en los reptiles, las aves y los mamíferos; un riñón humano contiene aproximadamente un millón de nefronas. También llamada "nefrón".

nematocisto [Gr. *nema*, *nematos*, filamento + *kyst*, recipiente]: vesícula de los cnidocitos de los cnidarios, que se desenvagina en forma de filamento y que contiene una sustancia venenosa o paralizante

nematodos: grupo de animales invertebrados protostomados muy numeroso y variado. Son gusanos cilíndricos, no segmentados, cubiertos por una cutícula, poseen seudoceloma, alcanzan el nivel de organización de sistema de órganos, presentan reproducción sexual. Los hay de vida libre y parásitos.

nervio: grupo o haz de fibras nerviosas con tejido conectivo acompañante, localizado en el sistema nervioso periférico. Un haz de fibras nerviosas dentro del sistema nervioso central se conoce como tracto.

nervio vago [Lat. *vagus*, ambulante]: nervio que se inicia en el encéfalo de los vertebrados e inerva el corazón y órganos viscerales; lleva fibras parasimpáticas.

nervios craneales: diez a doce pares de nervios que en los vertebrados emergen del cráneo, constituidos por fibras nerviosas sensitivas y/o motoras que conducen información hacia los centros y respuestas adaptativas desde los centros.

neuroglía: parte del tejido nervioso de los vertebrados superiores, formado por células de estructura diferente a las neuronas, llamadas células gliales o de la glía, cuya función es brindar soporte a las neuronas y asistirlas con nutrientes. Desempeñan un papel importante en el mantenimiento del medio extracelular y en la composición iónica de todo el tejido nervioso.

neurohipófisis: nombre que se da al lóbulo posterior de la hipófisis, que constituye una prolongación del hipotálamo por poseer terminaciones nerviosas de algunas de sus áreas.

neuromodulador: agente químico liberado por una neurona y que se difunde a través de una región local del sistema nervioso central y actúa sobre otras neuronas que pertenecen a esa región; generalmente tiene el efecto de modular la respuesta a los neurotransmisores.

neurona [Gr. *nerve*, nervio]: célula nerviosa que incluye el cuerpo celular, las dendritas y el axón.

neurona motora: neurona que conduce los impulsos nerviosos desde el sistema nervioso central a un efector, que es típicamente un músculo o una glándula.

neurona de proyección: neurona que transmite señales entre regiones diferentes del sistema nervioso central.

neurona sensorial: neurona que conduce los impulsos de un receptor sensorial hasta el sistema nervioso central o hasta el ganglio central.

neurorreceptor: tipo de receptor sensorial con capacidad de recibir estímulos químicos o mecánicos y transformarlos en la energía eléctrica de un potencial de acción, mediante el proceso de transducción.

neurotransmisor: agente químico liberado por una neurona en la sinapsis, se difunde a través del surco sináptico y actúa sobre una neurona postsináptica, un músculo o una célula glandular alterando su estado o actividad eléctrica.

neutrón: partícula no cargada con una masa ligeramente mayor que la del protón. Se encuentra en el núcleo atómico de todos los elementos, excepto en el hidrógeno, cuyo núcleo consiste en un solo protón.

nicho ecológico: conjunto particular de factores ambientales y bióticos con los que interactúa una población determinada en la comunidad de la cual forma parte.

nitrificación: la oxidación del amoníaco o del amonio a nitritos y nitratos, como ocurre por la acción de las bacterias nitrificantes.

nivel trófico [Gr. *trophos*, que se alimenta de]: la posición de una especie en la red alimentaria o en la cadena alimentaria, o sea, su nivel de alimentación.

no disyunción: proceso que en la división celular origina un error en la segregación cromosómica. Se produce cuando en la ovogénesis, en la meiosis I, falla la separación de los cromosomas homólogos, con el resultado de gametos con cromosomas faltantes o sobrantes. Los gametos alterados por la no disyunción pueden dar origen a cigotos portadores de trisomías o aneuploidías.

nodo auriculoventricular [Lat. *nodus*, nudo + *atrium*, patio, atrio + *ventriculus*, estómago]: grupo de fibras de conducción lenta de la aurícula derecha del corazón de los vertebrados, estimuladas por impulsos que se originan en el nodo sinoauricular (el marcapasos) y que conducen los impulsos al haz de His, un grupo de fibras que estimulan la contracción de los ventrículos.

nodo o nódulo linfático [Lat. *lympha*, agua + *nodus*, nudo]: masa de tejidos esponjosos separados en compartimientos, localizados en todo el sistema linfático; los nodos linfáticos eliminan de la circulación las células muertas, los desechos y las partículas extrañas. También son los sitios donde los antígenos extraños son expuestos a las células inmunológicamente activas.

nódulo sinoauricular [Lat. *nodus*, nudo + *sinus*, pliegue, hueco + *atrium*, patio, atrio]: área del corazón de los vertebrados que inicia el latido cardiaco; se localiza en la unión de la vena cava superior con la aurícula derecha; marcapasos.

noradrenalina: hormona producida por la médula de la glándula suprarrenal que incrementa la concentración de azúcar en la sangre, eleva la presión sanguínea y la frecuencia cardiaca y aumenta la potencia y la resistencia de los músculos a la fatiga; también es uno de los principales neurotransmisores del sistema nervioso autónomo y del sistema nervioso central; también llamada norepinefrina.

norepinefrina: véase *noradrenalina*.

notocorda [Gr. *noto*, espalda + Lat. *chorda*, cordón]: estructura dorsal bastoniforme que corre a lo largo del cuerpo y sirve como esqueleto interno en los embriones de todos los cordados; en la mayoría de los cordados adultos, la notocorda se encuentra reemplazada por una columna vertebral que se forma en torno de ella (pero no a partir de ella).

núcleo [Lat. *nucleus*, pepita]: 1. El núcleo central de un átomo, que contiene protones y neutrones y alrededor del cual se mueven los electrones. 2. La estructura rodeada por membrana, característica de las células eucariontes, que contiene información genética en forma de DNA organizado en cromosomas. 3. Grupo de cuerpos celulares nerviosos dentro del sistema nervioso central.

nucleoide: en las células procariontes, la región en la cual se localiza el cromosoma.

nucléolo [Lat. *nucleolus*, pepita pequeña]: región densa, pequeña, visible en el núcleo de las células eucariontes que no están en división; formado por moléculas de rRNA, proteínas ribosómicas y bucles de cromatina a partir de los cuales se transcriben las moléculas de rRNA.

nucleosoma [Lat. *nucleus*, pepita + Gr. *soma*, cuerpo]: complejo de DNA y proteínas histónicas que forma la unidad de empaquetamiento fundamental del DNA eucarionte; su estructura se asemeja a una cuenta en un collar.

nucleótido [Lat. *nucleus*, pepita]: molécula compuesta por un grupo fosfato, un azúcar de cinco carbonos (ribosa o desoxirribosa) y una base púrica o pirimídica; los nucleótidos son los bloques estructurales de los ácidos nucleicos.

nudo [Lat. *nodus*, nudo]: en las plantas, una articulación de un tallo; el lugar donde las ramas y las hojas se unen al tallo.

número atómico: el número de protones existentes en el núcleo de un átomo; en el átomo sin carga, iguala al número de electrones.

nutrientes minerales: oligoelementos indispensables para el metabolismo de los organismos vivos. Algunos de ellos son cofactores de enzimas que intervienen en las reacciones químicas vitales. Las plantas los toman del suelo donde se encuentran en forma de iones, por ejemplo, nitrógeno, potasio, calcio, fósforo, magnesio, boro, etc.

ocelo [Lat. *ocellus*, dim. de *oculus*, ojo]: receptor lumínico simple, común entre los invertebrados.

ofistoconte [Gr. *ophisto*, atrás + *chonte*, flagelo]: nombre que agrupa a hongos y animales por sus relaciones de parentesco, considerando que una característica presente en el probable antecesor de ambas líneas habría sido un flagelo propulsor posterior.

oído: órgano de los sentidos especializado en la recepción de las ondas sonoras; en los mamíferos es un sistema de cámaras con funciones específicas relacionadas con la captación del sonido. o. externo: pabellón y canal que encauzan el sonido hacia el oído medio. o. medio: cavidad de aire con huesecillos que amplifican las ondas sonoras. o. interno: tercera cámara en la que se encuentra la cóclea en cuyas membranas están las típicas células ciliadas que realizan la transducción de las ondas sonoras en impulsos nerviosos.

ojo compuesto: en los artrópodos, ojo complejo formado por muchas unidades separadas (véase *omatidio*), cada una de las cuales posee células sensibles a la luz y una lente que puede formar una imagen.

oligonucleótido: fragmento de DNA de cadena simple y corta, de hasta 50 nucleótidos. Los oligonucleótidos sintéticos permiten sintetizar un gen o partes de él y se utilizan como cebadores para iniciar las reacciones de síntesis.

omatidio [Gr. *ommos*, ojo]: la unidad visual simple del ojo compuesto de los artrópodos; contiene células sensibles a la luz y una lente capaz de formar una imagen.

omnívoro [Lat. *omnis*, todo + *vorare*, devorar]: organismo que "come de todo"; por ejemplo, un animal que se alimenta tanto de plantas como de carne de otros animales.

oncogén [Gr. *oncos*, tumor + *genos*, nacimiento, raza]: un tipo de genes eucariontes que se asemejan estrechamente a los genes normales de las células en las cuales se encuentran y tienen el potencial de transformar una célula normal en cancerosa.

oocito [Gr. *oion*, huevo + *kytos*, célula]: célula proveniente de la oogonia, el proceso de división meiótica que dará origen a gametos haploides.

oogamia [Gr. *oion*, huevo + *gamos*, casamiento]: reproducción sexual en la cual uno de los gametos, habitualmente el de mayor tamaño, no es móvil.

oosfera: también llamada ovocélula, es una de las siete células del gametofito femenino de las plantas con flor. Contiene un núcleo haploide. Se une a uno de los núcleos espermáticos y genera el cigoto.

operador: segmento del DNA que actúa en interacción con una proteína represora y regula la transcripción de los genes estructurales de un operón.

operón [Lat. *opus*, *operis*, trabajo]: unidad de expresión y regulación de genes bacterianos. En el cromosoma bacteriano, un segmento de DNA que consiste en un promotor, un operador y un grupo de genes estructurales adyacentes que codifican proteínas involucradas en una

vía metabólica. Los genes estructurales se transcriben en una sola molécula de mRNA y su transcripción es regulada por una proteína represora.

organela [Gr. *organon*, instrumento, herramienta]: estructura rodeada por membrana plasmática que se encuentra en el citoplasma de una célula, por ejemplo, la vacuola.

orgánico [Gr. *organon*, instrumento, herramienta]: perteneciente a 1. Organismos o seres vivos o derivados de ellos. 2. Compuestos formados por los seres vivos. 3. La química de los compuestos que contienen carbono.

organismo [Gr. *organon*, instrumento, herramienta]: cualquier criatura viva, unicelular o multicelular.

organizador [Gr. *organon*, instrumento, herramienta]: en los vertebrados, la parte de un embrión capaz de inducir a las células indiferenciadas a seguir un curso específico de desarrollo; en particular, el labio dorsal del blastoporo.

organizador de Spemann: región del embrión temprano de vertebrados que es capaz de promover el desarrollo del eje principal del cuerpo. Cuando esta región es trasplantada a otro embrión, se desarrollan dos embriones siameses.

órgano [Gr. *organon*, instrumento, herramienta]: parte del cuerpo compuesta por varios tejidos organizados en una unidad estructural y funcional.

órgano vomeronasal: órgano auxiliar del olfato en algunos vertebrados tetrápodos. En algunos casos se vincula a la recepción de feromonas. Posee una vía nerviosa sensitiva propia, diferente de la del olfato.

organogénesis: proceso que dará origen a los distintos tejidos y órganos y que ocurre una vez establecidas las tres capas embrionarias.

organótrofo: véase *heterótrofo*.

orina: el desecho o líquido filtrado desde la sangre por el riñón y almacenado en la vejiga a la espera de su eliminación a través de la uretra.

ósculo: abertura del cuerpo hacia el exterior característica de los organismos poríferos.

ósmosis [Gr. *osmos*, impulso, arremetida]: difusión de agua a través de una membrana selectivamente permeable desde el compartimiento en el que la concentración de soluto es menor hacia el que es mayor; impulsada por el gradiente de potencial químico del agua.

ovario [Lat. *ovum*, huevo]: 1. En los animales, el órgano productor de oocitos. 2. En las plantas con flor, la porción basal engrosada del carpelo o de carpelos fusionados que contiene el óvulo u óvulos; el ovario madura y se transforma en fruto.

oviducto [Lat. *ovum*, huevo + *ductus*, conducto]: el tubo que transporta los huevos hacia el exterior o hacia el útero; también llamado tubo uterino o trompa de Falopio (en los humanos).

ovíparo: nombre que se da a los animales de fecundación interna, en los que el cigoto genera una cubierta o cáscara protectora. Este proceso tiene lugar en el interior de la hembra que luego lo expulsa al exterior, donde completa su desarrollo.

ovocélula u oosfera: gametos femeninos que se originan en los gametangios (arquegonios) de las briofitas y las traqueofitas.

ovovivíparo: nombre que se da a los animales de fecundación interna en los que el cigoto se desarrolló en el interior del oviducto de la hembra, sin que el cuerpo de ésta intervenga en la nutrición y el desarrollo del embrión.

ovulación: en los animales, la liberación de uno o más óvulos u oocitos por el ovario.

óvulo [Lat. *ovulum*, dim. de *ovum*, huevo]: en las plantas con semillas, estructura compuesta por una cubierta externa protectora, un tejido especializado en el almacenamiento de alimento y un gametofito femenino provisto de células haploides. En los animales, célula haploide que surge luego de la división meiótica de la oogonia u ovogénesis.

oxidación: ganancia de oxígeno, pérdida de hidrógeno o pérdida de un electrón de un átomo, ion o molécula; la oxidación y la reducción ocurren simultáneamente y el electrón perdido por un reactante se transfiere a otro.

oxitocina: hormona peptídica que se origina en el hipotálamo, se acumula en la neurohipófisis y tiene como blanco las células del músculo uterino y regula las contracciones para favorecer la eliminación del endometrio en la finalización del ciclo menstrual. Interviene también durante el parto.

páncreas [Gr. *pan*, todo + *kreos*, carne]: en los vertebrados, una glándula compleja, pequeña, situada entre el estómago y el duodeno, que produce enzimas digestivas (exocrinas) y las hormonas insulina y glucagón (endocrinas).

papilas gustativas: conglomerados de células que están en la superficie de la lengua en los vertebrados superiores, formados por receptores gustativos y células de soporte que los rodean. Intervienen como receptores químicos, al enviar impulsos nerviosos que favorecen, en la corteza cerebral, la síntesis de una respuesta motora adecuada.

parafilético [Gr. *para*, entre, emparentado con + *phylon*, raza, tribu]: subconjunto de especies descendientes de un ancestro común. Un grupo parafilético incluye la especie ancestral y sólo algunos de sus descendientes.

parasimpático: una de las subdivisiones del sistema nervioso autónomo. Complementa la actividad del sistema simpático actuando de manera antagónica.

parasitismo: una forma de simbiosis en la que el parásito obtiene un beneficio del organismo que parasita y este último (hospedador) suele resultar perjudicado, aunque por lo general no muere directamente por esta causa. El parásito suele ser más pequeño que el organismo parasitado.

parásito [Gr. *para*, entre, emparentado con + *sites*, alimento]: organismo que vive a expensas de otro o en el interior de otro organismo de una especie distinta y adquiere de éste sus nutrientes.

pared celular: estructura rígida o plástica producida por la célula y situada fuera de la membrana celular en la mayoría de las plantas, algas, hongos y procariontes; en las células vegetales consiste mayormente en celulosa.

parénquima [Gr. *para*, entre, emparentado con + *en*, en + *chein*, verter]: tejido vegetal compuesto por células vivas, de paredes delgadas.

parénquima en empalizada [Lat. *cella*, cámara + *palus*, estaca]: en las hojas de las plantas, las células parenquimatosas columnares del mesófilo que contienen cloroplastos.

parénquima esponjoso: tejido vegetal constitutivo de la hoja, formado por células de contorno irregular con grandes espacios intercelulares que contienen gases respiratorios y vapor de agua.

partenogénesis [Gr. *parthenon*, virgen + *genesis*, generación]: modo de reproducción asexual por el cual gametos femeninos generan nuevos individuos sin haber sido fecundados.

pasivo: véase *transporte pasivo*.

PCR: véase *reacción en cadena de la polimerasa*.

peciolo [Lat. *petiolus*, dim. de *pes*, *pedis*, pie]: el pedicelo de una hoja que conecta la lámina con la rama o tallo.

pelo radical: prolongación citoplasmática extremadamente fina de una célula epidérmica de una raíz joven; los pelos radicales incrementan en gran medida el área superficial de absorción de agua y minerales.

penetrancia: en genética, la proporción de individuos con un genotipo particular que exhiben el fenotipo atribuido a ese genotipo.

percepción: proceso que tiene lugar en los centros nerviosos superiores como resultado de la integración y el procesamiento de las sensaciones que en la corteza cerebral se hacen conscientes.

perenne: tipo de plantas cuyas estructuras vegetativas persisten año tras año.

periciclo [Gr. *peri*, alrededor + *kyklos*, círculo]: una o más capas de células que rodean completamente a los tejidos vasculares de la raíz; las ramificaciones de la raíz surgen del periciclo.

peristalsis (peristaltismo) [Gr. *peristellein*, envolver]: ondas sucesivas de contracción muscular en las paredes de una estructura tubular, como el tubo digestivo o el oviducto. Las ondas mueven el contenido, alimento o una célula huevo, a lo largo de ese tubo.

peritoneo [Gr. *peritonos*, estirado]: membrana que reviste la cavidad corporal y forma la cubierta externa de los órganos viscerales.

permeable [Lat. *permeare*, pasar a través]: penetrable; aplicado habitualmente a las membranas que permiten que ciertos solutos (moléculas, iones o átomos) las atraviesen.

peroxisoma: organela rodeada por membrana que contiene enzimas que catalizan las reacciones de formación y de destrucción de peróxido; en las células vegetales, durante la fotorrespiración, el sitio donde ocurre la oxidación del ácido glicólico.

peso atómico: el peso promedio de todos los isótopos de un elemento en relación con el peso de un átomo del isótopo más común del carbono (^{12}C) al cual, por convención, se le asigna el valor entero de 12; iguala aproximadamente al número de protones más neutrones del núcleo de un átomo.

peso molecular: la suma de los pesos atómicos de los átomos constituyentes de una molécula.

pH: símbolo que denota la concentración de iones hidrógeno en una solución. Los valores de pH van de 0 a 14; cuanto más bajo sea el valor, más ácida será una solución, o sea, contendrá mayor cantidad de iones hidrógeno; el pH = 7 es neutro, el inferior a 7 es ácido, y el superior a 7 es alcalino o básico.

phylum [Gr. *phylon*, raza, tribu]: categoría taxonómica que agrupa a las clases; categoría inferior a reino y superior a clase. Su plural es phyla.

pies ambulacrales: constituyen el sistema de locomoción de los equinodermos. Están formados por cilindros huecos, de paredes gruesas y musculares que terminan en ventosas y funcionan en concierto con un sistema vascular acuífero que los recorre favoreciendo la fijación, el desplazamiento y la captura de presas.

pigmento [Lat. *pigmentum*, pintura]: sustancia que absorbe la luz en una banda de longitudes de onda dada.

Pilus, pl. **pili** [Lat. *pilus*, cabello]: junto con los flagelos, son apéndices superficiales de ciertas bacterias. Se observan prácticamente sólo en bacterias gramnegativas y sólo escasos organismos grampositivos los poseen.

pirimidina: base nitrogenada como la citosina, la timina o el uracilo, con una estructura química característica de un solo anillo; uno de los componentes de los ácidos nucleicos.

placa celular: en las células en división de la mayor parte de las plantas (y de algunas algas), una estructura aplanada que se forma en el ecuador del huso mitótico en la telofase temprana; da origen a la laminilla media.

placa neural: banda engrosada del ectodermo en los embriones jóvenes de vertebrados que se forma a lo largo del lado dorsal del cuerpo y origina el sistema nervioso central.

placas cribosas: pared superior e inferior de las células largas y delgadas del floema (tubos cribosos) que intervienen en el transporte de azúcares sintetizados en las hojas a otras partes de la planta.

placenta [Gr. *plax*, objeto plano]: tejido formado como resultado de las interacciones entre el revestimiento interno del útero de los mamíferos y del corion extraembrionario; conexión a través de la cual ocurren los intercambios de nutrientes y desechos entre la sangre de la madre y la del embrión.

plancton [Gr. *planktos*, vagar]: pequeños organismos marinos (principalmente microscópicos o muy pequeños) que se encuentran en los niveles superiores del agua, donde abunda la luz; incluyen tanto formas fotosintéticas (fitoplancton) como heterótrofas (zooplancton).

plantas C_4 o de cuatro carbonos: en las plantas que utilizan esta vía, también conocida como la *vía de Hatch–Slack*, el malato pasa a niveles más profundos dentro de la hoja, a las células de la vaina, donde pierde un grupo carboxilo y el CO_2 liberado finalmente ingresa en el ciclo de Calvin.

plaqueta [Gr. *platus*, plano]: en los mamíferos, un disco redondeado o bicóncavo presente en la sangre y que interviene en la formación de coágulos sanguíneos. Producido por fragmentación del megacariocito.

plasma: líquido claro, incoloro, componente de la sangre de los vertebrados; contiene iones, moléculas y proteínas plasmáticas disueltas.

plásmido: en los procariontes, una molécula de DNA circular, pequeña, extracromosómica, de replicación independiente. p. R: plásmido que actúa en la resistencia a ciertos fármacos. p. F: plásmido que interviene en la determinación de la "sexualidad" de las bacterias.

plasmodesmo [Gr. *plassein*, moldear + *desmos*, banda, ligadura]: en las plantas, estructura de cierta complejidad que se extiende a través de los poros de las paredes celulares y conecta el citoplasma de células contiguas.

plástido [Gr. *plastos*, formado o modelado]: organela citoplasmática frecuentemente pigmentada de las células vegetales; incluye a los leucoplastos, los cromoplastos y los cloroplastos.

pleiotropía [Gr. *pleios*, más + *trope*, girar]: la capacidad de un gen para afectar a varias características fenotípicas diferentes.

población: cualquier grupo de individuos de una especie que ocupe un área dada al mismo tiempo; en términos genéticos, un grupo de organismos que se cruzan entre sí y producen descendencia fértil.

polar [Lat. *polus*, extremo de un eje]: que tiene partes o áreas con propiedades contrastantes u opuestas, como cargas positivas o negativas, cabeza y cola.

polen [Lat. *pollen*, polvo fino]: en las plantas con semillas, gametofitos masculinos jóvenes rodeados por una cubierta protectora en el momento de ser liberados de las anteras.

polifilético [Gr. *polus*, mucho + *phylon*, raza, tribu]: conjunto de especies descendientes de más de un ancestro común. Un grupo polifilético no incluye el ancestro común de todos ellos.

polímero [Gr. *polus*, mucho + *meris*, parte o porción]: una molécula grande compuesta por muchas subunidades moleculares similares o idénticas.

polimorfismo [Gr. *polus*, mucho + *morphe*, forma]: la presencia en una sola población de dos o más formas fenotípicamente distintas de una característica cuya variación se halla determinada genéticamente.

polinización [Lat. *pollen*, polvo fino]: transferencia de polen de la antera al estigma de una flor.

polipéptido [Gr. *polus*, mucho + *pepto*, ablandar, digerir]: molécula formada por una cadena larga de aminoácidos unidos por enlaces peptídicos.

poliploide [Gr. *polus*, mucho + *ploion*, nave]: célula u organismo con más de dos dotaciones completas de cromosomas por núcleo.

pólipos [Gr. *polus*, mucho + *pous*, pie]: en zoología, la etapa sésil en el ciclo vital de los cnidarios.

polirribosomas: dos o más ribosomas unidos a una molécula de mRNA, que traducen proteínas en forma simultánea; polisoma.

polisacárido [Gr. *polus*, mucho + *sakcharon*, azúcar]: polímero de carbohidratos de cadena larga compuesto por monómeros (monosacáridos); incluyen el almidón, la lignina y la celulosa, entre otros.

polisomas: véase *polirribosomas*.

polo animal: región del embrión relativamente libre de vitelo; por esa razón es la región donde ocurren las divisiones celulares a mayor velocidad que en el polo opuesto. Frecuentemente el núcleo del cigoto se desplaza hacia este polo.

polo vegetal: región del embrión *rica* en vitelo.

poríferos: grupo constituido por animales sésiles (en algún período de su vida), de simetría radial cuya organización no alcanza el nivel tisular. Funcionan como un sistema filtrador de agua de cuya circulación aprovechan nutrientes y oxígeno. Sus características principales son: cuerpo con numerosos poros, "esqueleto" endurecido por colágeno reforzado por espículas de distinta constitución química, lo que determina su clasificación.

potencial de acción: cambio transitorio en el potencial eléctrico a través de una membrana; en las células nerviosas da por resultado la conducción de un impulso nervioso; en las células musculares, la contracción.

potencial agua: magnitud utilizada en fisiología vegetal que está directamente relacionada con el potencial químico del agua. En todas las células, el potencial químico del agua depende de la concentración de agua, la que a su vez depende de la presencia de los solutos en los medios intracelulares y extracelulares. Cuanto mayor es la concentración de solutos, menor es la concentración de agua y, por lo tanto, menor es el potencial químico del agua.

potencial eléctrico: la diferencia en la cantidad de carga eléctrica entre una región de carga positiva y una región de carga negativa. El establecimiento de los potenciales eléctricos a través de la membrana de las células y de las organelas hace posible que ocurran varios fenómenos, como la síntesis quimiosmótica de ATP, la conducción de impulsos nerviosos y la contracción muscular.

potencial generador: potencial de inicio, suficiente para dar lugar, por ejemplo, a la transmisión del impulso nervioso.

potencial de membrana: diferencia de potencial eléctrico a ambos lados de la membrana plasmática, producida por una diferencia de concentración de iones positivos de un lado y del otro, generalmente Na^+ y K^+. Véase *potencial de reposo*.

potencial osmótico: es la presión que se requiere para detener el ingreso osmótico del agua en una solución.

potencial de reposo: la diferencia en el potencial eléctrico (aproximadamente entre 70 y 90 milivoltios) a través de la membrana celular en reposo; en esta condición, el interior es negativo respecto del exterior. Todas las células del cuerpo poseen una diferencia de potencial eléctrico entre ambos lados de la membrana plasmática.

presa [Lat. *prehendere*, agarrar, apresar]: organismo usado como alimento por otro organismo.

presión atmosférica [Gr. *atmos*, vapor + *sphaira*, esfera, globo]: la fuerza ocasionada por el peso de la atmósfera de la Tierra por unidad de superficie terrestre.

presión parcial: la presión de un gas es proporcional a su concentración en una mezcla. En el aire, la presión parcial de los gases que lo componen es proporcional a su concentración; por ejemplo, el oxígeno en el aire tendrá entonces una presión parcial del 21%.

presión sanguínea: fuerza ejercida por la sangre contra las paredes internas de los vasos sanguíneos.

primera ley de Mendel: cada individuo lleva un par de factores o variantes alternativas para cada característica y los miembros del par se separan durante la formación de los gametos (segregación genética). En su formulación actual, los alelos segregan en la meiosis.

prion: agente infeccioso formado sólo por proteína. Por ejemplo, el prion de la encefalitis bovina espongiforme o "mal de la vaca loca".

procambium [Lat. *pro*, antes + *cambium*, intercambio]: en las plantas, tejido merismático primario, que origina los tejidos vasculares del cuerpo primario de la planta y el cambio vascular. Llamado también procambio.

procarionte [Lat. *pro*, antes + gr. *karyon*, nuez, pepita]: célula que carece de núcleo y organelas limitadas por membrana.

productividad bruta: medida de la tasa con que los organismos asimilan la energía en un nivel trófico, una comunidad o un ecosistema.

productividad neta: en un nivel trófico, en una comunidad o en un ecosistema, la cantidad de energía (en calorías) almacenada en los compuestos químicos, o el aumento en la biomasa (en gramos o toneladas métricas) en un período determinado; es la diferencia entre la productividad bruta y la energía usada por los organismos en la respiración.

productor: en sistemas ecológicos, organismo autótrofo, habitualmente fotosintetizador, que contribuye a la productividad primaria neta de una comunidad.

profago: ácido nucleico de un virus bacteriano (bacteriófago) integrado en un cromosoma hospedador.

profase [Gr. *pro*, antes + *phasis*, forma]: etapa temprana de la división nuclear, caracterizada por la condensación de los cromosomas y su movi-

miento hacia el ecuador del huso. Durante la profase meiótica se aparean los cromosomas homólogos que se habían duplicado en la interfase.

progesterona [Lat. *progerere*, llevar hacia adelante o hacia afuera + *steiros*, esterilidad]: en los mamíferos, hormona esteroidea producida por el cuerpo lúteo que prepara al útero para la implantación del embrión; también producida por la placenta durante el embarazo.

prolactina: hormona compuesta químicamente por una proteína. Se origina en las células del lóbulo anterior de la hipófisis. Su secreción está regulada y controlada por hormonas hipotalámicas y su función es regular la producción de la leche e intervenir en la ovulación.

promotor: segmento específico de DNA al cual se une la RNA polimerasa para iniciar la transcripción del mRNA desde un operón.

propiorreceptor [Lat. *proprius*, de uno mismo]: receptor que percibe el movimiento, la posición del cuerpo o parte de él y la fuerza muscular.

prosencéfalo: región del encéfalo compuesta por el diencéfalo y el telencéfalo. En el diencéfalo están los centros de integración y coordinación de las funciones corporales y en el telencéfalo se sitúan las funciones de regulación de todos los procesos y conductas que hacen a la vida de relación de los individuos. Está mucho más desarrollado en mamíferos que en otros vertebrados, particularmente en el hombre.

prostaglandina [Gr. *prostos*, vestíbulo + Lat. *glans*, bellotas]: grupo de ácidos grasos sintetizados en la mayoría de las células del organismo que funcionan como mensajeros químicos; desempeñan papeles importantes en procesos inflamatorios y los que involucran la contracción del músculo liso, como el parto.

próstata [Gr. *prostos*, vestíbulo]: masa de músculo y tejido glandular que rodea la base de la uretra en los mamíferos machos; los vasos deferentes se fusionan con conductos de las vesículas seminales, entran en la glándula próstata y allí desembocan en la uretra. La próstata secreta un líquido ligeramente ácido rico en fosfatasa ácida y en ácido cítrico que contribuye a la movilidad y viabilidad de los espermatozoides.

proteína [Gr. *proteios*, primario]: compuesto orgánico complejo constituido por una o más cadenas polipeptídicas, cada una formada por muchos (cien o más) aminoácidos unidos por enlaces peptídicos.

proteína fibrosa: proteína estructural insoluble en la cual la cadena polipeptídica forma una hélice. Las proteínas fibrosas constituyen los principales elementos estructurales de muchos tejidos animales.

proteína globular: cadena polipeptídica plegada en una forma aproximadamente esférica; por ejemplo, las inmunoglobulinas o la albúmina.

proteína transportadora o carrier: proteína de transporte de membrana que se une al soluto y lo transfiere a través de la membrana por cambios en su conformación.

proteoma: conjunto de todas las proteínas producidas por un genoma particular.

protista: eucarionte unicelular o multicelular simple, perteneciente al reino del mismo nombre.

protón: partícula subatómica con una carga positiva única, igual en magnitud a la carga de un electrón, y con una masa ligeramente menor que la del neutrón; componente del núcleo atómico.

protodermis: tipo de tejido meristemático primario, capaz de dar lugar a otros tejidos. Origina el tejido dérmico que proporciona una cubierta a toda la planta.

protooncogenes: genes típicos de las células eucariontes que intervienen en la regulación del ciclo celular. Cuando mutan o se ven alterados por otros factores pueden convertirse en oncogenes y favorecer la formación de células cancerosas con una tasa de división desmedida.

protoplasma [Gr. *protos*, primero + *plasma*, cualquier cosa modelada]: materia viva. Citoplasma.

protóstomo [Gr. *protos*, primero + *stoma*, boca]: animal en el cual la boca se forma en el blastoporo, o cerca de él, en el embrión en desarrollo. Caracterizado también por una segmentación en espiral durante los primeros estadios del desarrollo y por la formación de celoma por escisión del mesodermo. Los moluscos, los anélidos y los artrópodos son protóstomos.

protuberancia: el nombre que se le da a una estructura del sistema nervioso central, ubicada por encima del bulbo raquídeo y que tiene forma de una saliente a modo de anillo. Interviene en los procesos de equilibrio y locomoción.

provirus: secuencia de DNA que corresponde al genoma de un retrovirus (RNA) que se encuentra insertada en el genoma de una célula eucarionte hospedadora.

puente de hidrógeno: enlace molecular débil que conecta un átomo de hidrógeno, unido en forma covalente a otro átomo (habitualmente oxígeno, nitrógeno o flúor) con otro átomo de oxígeno, nitrógeno o flúor de la misma molécula o de otra.

pulmón: órgano del aparato respiratorio típico de los vertebrados superiores (aunque aparece en algunos invertebrados). Constituye una estructura adaptativa al ambiente aeroterrestre en cuyas membranas se produce el intercambio gaseoso y el proceso de hematosis, al permitir la obtención de oxígeno y asegurar la eliminación al exterior del dióxido de carbono.

pupa [Lat. *pupa*, niña, muñeca]: etapa del desarrollo de algunos insectos durante la cual el organismo no se alimenta, es inmóvil y en ocasiones está encapsulado o se encuentra en un capullo; la etapa de pupa ocurre entre las fases larvaria y adulta.

purina [Gr. *purinos*, ígneo, centelleante]: base nitrogenada como la adenina o la guanina con una estructura característica de dos anillos; uno de los componentes de los ácidos nucleicos.

quelícero [Gr. *cheilos*, borde, labios + *cheir*, brazo]: primer par de apéndices en los cangrejos cacerola (*Xiphosura*), arañas de mar y arácnidos; habitualmente adoptan la forma de pinzas o colmillos.

queratina [Gr. *karas*, cuerno]: una de un grupo de proteínas rígidas, fibrosas, formadas por ciertos tejidos epidérmicos y especialmente abundantes en la piel, las uñas, el pelo, las plumas y las pezuñas.

quiasma [Gr. *chiasma*, cruce]: 1. Conexión entre los cromosomas homólogos apareados en la meiosis. Sitio que evidencia el lugar en el que ocurrió el entrecruzamiento. 2. Lugar donde se entrecruzan algunos haces de los nervios ópticos.

quimiorreceptor: célula u órgano sensorial que responde a la presencia de un estímulo químico específico; incluye los receptores olfativos y gustativos.

quimiosintético: se aplica a las bacterias autótrofas que usan energía liberada por reacciones inorgánicas específicas para impulsar sus procesos vitales, entre otros, la síntesis de moléculas orgánicas.

quitina [Gr. *chiton*, túnica, prenda interior]: polisacárido rígido y resistente, que contiene nitrógeno, presente en el exoesqueleto de los artrópodos

–una cutícula epidérmica– u otras estructuras superficiales de muchos otros invertebrados y también en las paredes celulares de los hongos.

radiación [Lat. *radius*, rayo de una rueda, rayo]: la energía emitida en forma de ondas o partículas.

radiación adaptativa: evolución de muchas formas divergentes a partir de un antecesor primitivo y no especializado, cada una de las cuales se especializa ocupando un nicho ecológico distinto. Está asociada con la especiación.

radícula: raíz embrionaria de la planta, primera en aparecer en el proceso de germinación de las plantas con semilla.

rádula: estructura presente en el aparato digestivo de los moluscos, similar a una lengua, de naturaleza quitinosa y que posee "dientes". Se relaciona con el funcionamiento masticatorio, aunque no es su única función ya que constituye también un órgano "raspador".

raíz: en botánica, uno de los órganos que generalmente sirven para fijar la planta al sustrato y absorber agua y minerales de él. r. secundaria: raíces típicas de las plantas dicotiledóneas. Se especializan en la fijación mucho más que en la absorción. r. adventicias: raíces fibrosas típicas de las plantas monocotiledóneas. Se disponen a modo de ramillete y carecen de raíz principal. Todas desempeñan la función de sostén y absorben sustancias.

reabsorción: proceso mediante el cual se reincorporan al plasma aquellas sustancias filtradas o secretadas por la nefrona (generalmente agua e iones) que son necesarias para mantener el equilibrio interno del organismo.

reacción en cadena de la polimerasa (PCR): técnica usada para crear un gran número de copias de un segmento de DNA, que utiliza ciclos de desnaturalización, apareamiento con cebadores y extensión por una DNA polimerasa termorresistente.

reacción química: interacción entre átomos, iones o moléculas que da por resultado la formación de nuevas combinaciones de átomos, iones o moléculas; formación o rotura de enlaces químicos.

reacciones acopladas: en las células, el enlace entre las reacciones endergónicas (que requieren energía) y las exergónicas (que liberan energía).

receptor: molécula de proteína o glucoproteína con una estructura tridimensional específica a la cual puede unirse una sustancia (p. ej., una hormona, un neurotransmisor, citocinas o antígeno) con una estructura complementaria; presente típicamente en la superficie de una membrana.

recesivo: véase *alelo recesivo*.

recombinación: formación de nuevas combinaciones génicas; en los eucariontes puede originarse por la segregación de los cromosomas producida durante la reproducción sexual o por el entrecruzamiento. En los procariontes, puede ocurrir a través de la transformación, la conjugación o la transducción.

recombinación somática: recombinación que ocurre en el DNA de células somáticas y que, por lo tanto, no es heredada.

red trófica o alimentaria: conjunto de interacciones entre los organismos, que incluye a los productores, los consumidores de varios niveles (herbívoros y carnívoros) y los detritívoros, a través de los cuales fluye la energía y circulan los materiales dentro de una comunidad o ecosistema.

reducción [Lat. *reducere*, llevar hacia atrás]: en química, pérdida de oxígeno, ganancia de hidrógeno o ganancia de un electrón por parte de un átomo, ion o molécula; la oxidación y la reducción ocurren simultáneamente y el electrón perdido por un reactante es transferido al otro.

reflejo [Lat. *reflectere*, curvarse hacia atrás]: en etología, unidad de acción del sistema nervioso en la que intervienen una neurona sensorial, a menudo una o más interneuronas, y una o más neuronas motoras.

reloj biológico [Lat. *bios*, vida + *logos*, discurso]: sistema neurohormonal o factores internos de los organismos que gobiernan las funciones que ocurren rítmicamente en ausencia de estímulos externos.

replicación semiconservadora: característica del proceso de replicación del DNA, a través del cual esta molécula tiene la capacidad de producir réplicas de sí misma. Cada nueva cadena se forma conservando una de las cadenas viejas con la cual es complementaria.

represor [Lat. *reprimere*, presionar, mantener atrás]: en genética, una proteína que se une al operador e impide que la RNA polimerasa se una al promotor y transcriba los genes estructurales del operón; lo codifica un gen conocido como regulador.

reproducción asexual: cualquier proceso reproductor, como la gemación o la división de una célula o de un organismo en dos o más partes aproximadamente iguales, en el que no interviene la unión de gametos. No debe confundirse con la regeneración.

reproducción sexual: reproducción en la que interviene la producción de gametos y la fecundación.

reservorio génico: conjunto de todos los alelos de todos los genes de todos los individuos de una población.

respiración [Lat. *respirare*, respirar]: 1. En las células, la etapa que requiere oxígeno en la degradación de sustancias orgánicas con la consiguiente liberación de energía. 2. En los organismos aerobios, la absorción de oxígeno y la liberación de dióxido de carbono. Puede dividirse en ventilación (pulmonar), hematosis y respiración celular.

respuesta inflamatoria: reacción inespecífica de defensa del cuerpo a la invasión de una sustancia o de un organismo extraño; implica la fagocitosis por glóbulos blancos y con frecuencia está acompañada por la acumulación de pus y un aumento de la temperatura local.

respuesta inmunitaria: reacción altamente específica de defensa del cuerpo frente a la invasión de una sustancia o un organismo extraño; consiste en una respuesta primaria, por la cual el invasor es reconocido como extraño o "no propio" y es eliminado, y una respuesta secundaria a los ataques ulteriores por parte del mismo invasor. Está mediada por dos tipos de linfocitos: linfocitos B, que maduran en la médula ósea y son responsables de la producción de anticuerpos, y linfocitos T, que maduran en el timo y son responsables de la inmunidad mediada por células.

retículo [Lat. *reticulum*, dim. de *rete*, red]: red fina. Por ejemplo, retículo endoplasmático.

retículo endoplasmático [Lat. *reticulum*, dim. de *rete*, red + Gr. *endon*, dentro + *plasma*, del citoplasma]: sistema extenso de membranas, presente en la mayor parte de las células eucariontes, que divide el citoplasma en compartimientos y canales; frecuentemente cubierto por ribosomas, en cuyo caso se denomina retículo endoplasmático rugoso (RER).

retículo sarcoplasmático [Lat. *reticulum*, dim. de *rete*, red + Gr. *sarx*, carne + *plasma*, del citoplasma]: retículo endoplasmático especializado que encierra a cada miofibrilla de una célula muscular.

retina [Lat. *retina*, y éste de *rete*, red]: la zona sensible a la luz del ojo; puede contener varias capas de neuronas y células fotorreceptoras (bastones y conos); recibe la imagen formada por el cristalino y la transmite al cerebro por medio del nervio óptico.

retroalimentación negativa: mecanismo de control por el cual el incremento en alguna sustancia inhibe el proceso que lleva a su aumento; también conocido como inhibición por retroalimentación.

retrovirus: virus constituido por RNA que codifica una enzima, la transcriptasa inversa, que transcribe el RNA a DNA; p. ej., el HIV o virus causante del SIDA.

ribosoma: estructura pequeña compuesta por proteína y ácido ribonucleico; sitio de traducción en la síntesis de proteínas; en las células eucariontes, unido frecuentemente al retículo endoplasmático. Un conjunto de ribosomas unidos a una sola cadena de mRNA constituye un polirribosoma o un polisoma.

riñón: en los vertebrados, el órgano que regula el balance de agua y solutos en la sangre y la excreción de desechos nitrogenados en forma de orina.

ritmos circadianos [Lat. *circa*, cerca + *dies*, día]: ritmos regulares de crecimiento o de actividad que ocurren en un ciclo de aproximadamente 24 horas.

rizoide [Gr. *rhiza*, raíz]: estructura de fijación semejante a una raíz en los hongos y en las plantas no vasculares.

rizoma [Gr. *rhizoma*, masa de raíces]: en las plantas vasculares, un tallo horizontal que crece a lo largo o debajo de la superficie del suelo.

RNA: abreviatura de ácido ribonucleico.

RNA de transferencia (tRNA) [Lat. *trans*, a través + *ferre*, llevar]: clase de RNA con dos sitios funcionales; uno reconoce un aminoácido específico activado; el otro lleva el triplete de nucleótidos (anticodón) para ese aminoácido. Cada tipo de tRNA acepta un aminoácido activado específico y lo transfiere a una cadena polipeptídica naciente según lo especifica la secuencia de nucleótidos del mRNA que está siendo traducido.

RNA mensajero (mRNA): un tipo de moléculas de RNA, cada una de las cuales es complementaria de una hebra de DNA. Lleva la información genética del cromosoma a los ribosomas donde se traduce en proteína.

RNA ribosómico (rRNA): tipo de molécula de RNA que se encuentra junto con proteínas características en los ribosomas; se transcribe a partir del DNA de los bucles de cromatina que forman el nucléolo.

rombencéfalo: región del encéfalo que incluye el tallo cerebral y el cerebelo.

sacarosa: disacárido común que se encuentra en muchas plantas constituido por una molécula de glucosa unida a una molécula de fructosa. Forma principal en que se transportan los azúcares a través del floema. Azúcar de caña.

saco embrionario: el gametofito femenino de una planta con flor dentro del cual se comienza a formar el embrión.

saco vitelino: membrana extraembrionaria de ciertos animales que rodea y encierra el vitelo; por ejemplo, monotremas y algunos reptiles. Desempeña una función nutritiva durante el desarrollo embrionario.

sangre: tejido conectivo líquido constituido por plasma y por células en suspensión: glóbulos rojos, blancos y fragmentos celulares como las plaquetas. En vertebrados superiores, el plasma transporta los nutrientes, producto de la fisiología digestiva, las hormonas y/o diversas sustancias de naturaleza reguladora a los tejidos y recoge de ellos los productos de desecho metabólico. Las células que lo componen poseen funciones específicas involucradas con procesos vitales de importancia central.

saprobio [Gr. *sapros*, podrido, putrefacto + *bios*, vida]: organismo que se alimenta de materia orgánica no viva.

saprófago: véase *saprobio*.

sarcolema [Gr. *sarx*, carne + *lemma*, cáscara]: la membrana celular especializada que rodea a una célula muscular (fibra nerviosa); capaz de propagar potenciales de acción.

sarcómero [Gr. *sarx*, carne + *meris*, parte de, porción]: unidad funcional y estructural de la contracción en el músculo estriado.

saurópsidos: grupo de vertebrados que incluyen a los anápsidos, como las tortugas, los diápsidos, como los otros reptiles (cocodrilos, lagartos y ofidios), y las aves.

savia: fluido que circula por los vasos conductores de las plantas. s. bruta o ascendente: se compone de agua y sales que, tras ser absorbidas por las raíces, circulan por los vasos leñosos. s. descendente o elaborada: contiene sustancias orgánicas y es el resultado de la modificación de la savia bruta debida al metabolismo vegetal.

secreción [Lat. *secernere*, desunir, separar]: 1. Producto de cualquier célula, glándula o tejido liberado a través de la membrana celular que desempeña su función fuera de la célula que lo produjo. 2. La etapa de la función renal en la cual las moléculas que quedan en el plasma sanguíneo son eliminadas selectivamente de los capilares peritubulares y bombeadas al filtrado del túbulo renal mediante procesos de transporte activo.

secuencia de reconocimiento: secuencia específica de nucleótidos en la cual la enzima de restricción corta la molécula de DNA.

secuencias de inserción: secuencias relativamente cortas de DNA que pueden insertarse por sí mismas en otros sitios del mismo cromosoma o de otros cromosomas; también conocidas como transposones simples.

segmentación: las sucesivas divisiones celulares del huevo de un animal que forman una blástula multicelular.

segregación: véase *primera ley de Mendel*.

segunda ley de Mendel: la herencia de un par de factores o variantes alternativas para una característica es independiente de la herencia de los factores para cualquier otra; estos factores "segregan independientemente" como si no hubiese otros factores presentes. Esta ley fue modificada posteriormente por el descubrimiento del ligamiento. En su formulación actual, los alelos de genes no ligados segregan independientemente.

selección artificial: la cría o el cultivo de organismos voluntariamente seleccionados por el hombre con el propósito de producir descendientes con características deseadas.

selección dependiente de la frecuencia: tipo de selección natural que disminuye la frecuencia de los fenotipos más comunes en una población e incrementa la frecuencia de los fenotipos menos comunes.

selección direccional: tipo de selección natural que favorece a una variante extrema. Su consecuencia es el desplazamiento de la media de la población acercándose a esa variante, debido al aumento de la frecuencia de los individuos con la característica extrema. Puede conducir al reemplazo de un alelo por otro.

selección disruptiva: tipo de selección natural que favorece a dos

formas extremas de una característica, en detrimento de las formas intermedias. Su consecuencia es la diferenciación de dos variantes dentro de una población que, en algunos casos, puede conducir a procesos de especiación.

selección equilibradora o estabilizadora: véase *selección normalizadora.*

selección natural: proceso de interacción entre los organismos y su ambiente que da por resultado una tasa de reproducción diferencial de los diferentes genotipos presentes en la población; puede producir cambios en las frecuencias relativas de los alelos y los genotipos de la población, o sea, generar evolución.

selección normalizadora: tipo de selección natural que favorece a los individuos portadores de las formas intermedias de una característica, en detrimento de las formas extremas. Su consecuencia es una población más uniforme, con menor dispersión en torno de la media.

selección por parentesco: la reproducción diferencial de linajes de individuos emparentados. Si diferentes grupos de individuos emparentados de una especie se reproducen a tasas distintas, se incrementa la frecuencia de los alelos compartidos por miembros de los grupos que tienen el mayor éxito reproductivo.

selección sexual: tipo de selección natural que opera sobre las características relacionadas con la obtención de pareja. Se considera que es la causa principal del dimorfismo sexual, es decir, las sorprendentes diferencias fenotípicas que existen entre los machos y las hembras de muchas especies.

selector: en genética, gen maestro que determina la identidad de una región anatómica del organismo.

semen [Lat. *semen*, semilla]: fluido producido por el sistema reproductor masculino que incluye los espermatozoides y los líquidos que los transportan y mantienen.

semilla: estructura compleja formada por la maduración del óvulo de las plantas con semilla después de la fecundación; consiste generalmente en una cubierta seminal, un embrión y una reserva de alimento. Al germinar, el embrión se desarrolla en un nuevo esporofito.

senescencia: fenómeno por el cual el número de veces que una célula puede dividirse disminuye. Luego de superar un número determinado de divisiones, la célula entra en G_0, fase de la cual nunca sale.

sensación: proceso que tiene lugar en los receptores sensitivos en razón de la llegada de estímulos específicos. Se transmite información que será procesada en los centros nerviosos.

señal de terminación: consiste en un codón que posee una secuencia especial, que representa una señal de reconocimiento para la detención de la acción enzimática en la síntesis de una proteína; cuando la enzima encuentra esta señal, detiene su acción y concluye el proceso de síntesis. Se conocen tres codones de terminación: UGA, UAG y UAA.

sésil: adherido; no libre para moverse, fijo al sustrato.

seudoceloma [Gr. *pseudes*, falso + *koilos*, hueco]: cavidad corporal formada por un espacio lleno de líquido entre el endodermo y el mesodermo; característica de los nematodos. Falso celoma.

seudópodo [Gr. *pseudes*, falso +, *podos*, pie]: proyección citoplasmática temporal de una célula ameboide que funciona en la locomoción o en la alimentación por fagocitosis y pinocitosis.

SIDA: síndrome de inmunodeficiencia adquirida. Enfermedad del sistema inmunitario causada por el virus HIV en la cual los linfocitos T del organismo infectado son destruidos. La víctima queda expuesta al contagio de infecciones oportunistas.

simbiosis [Gr. *syn*, junto, con + *bios*, vida]: asociación íntima y prolongada entre dos o más organismos de diferentes especies. La simbiosis puede tomar distintas formas: mutualismo, en el que la asociación es beneficiosa para ambos, comensalismo, en el que uno se beneficia y el otro no es ni dañado ni beneficiado, y parasitismo, en el que uno se beneficia y el otro es perjudicado.

simetría bilateral [Gr. *summetros*, simetría + Lat. *bi*, dos veces, dos + *lateris*, lado]: forma corporal por la cual las mitades derecha e izquierda de un organismo son aproximadamente imágenes especulares una de otra.

simetría radial [Gr. *summetros*, simetría + Lat. *radius*, rayos de una rueda]: la disposición regular de las partes alrededor de un eje central de manera que cualquier plano que pasa a través del eje central divide al organismo en mitades que son aproximadamente imágenes especulares. Se observa en los cnidarios, los ctenóforos y los equinodermos adultos.

simplesiomorfía: tipo de homología; un carácter compartido pero primitivo de un grupo de especies. Véase *sinapomorfía.*

sinapomorfía: tipo de homología; conforme a la escuela sistemática cladista, es un carácter compartido pero derivado en un grupo de especies. Es un concepto relativo al nivel taxonómico considerado. Por ejemplo, las glándulas mamarias constituyen una sinapomorfía del taxón Mammalia, pero son una simplesiomorfía para el taxón Hominidae.

sinapsis [Gr. *synapsis*, unión]: unión especializada entre dos neuronas en la que la actividad de una influye en la actividad de la otra; puede ser química o eléctrica, excitadora o inhibidora. También se aplica a la unión entre una fibra nerviosa y una muscular (sinapsis neuromuscular).

singamia [Gr. *syn*, con + *gamos*, casamiento]: unión de los gametos en la reproducción sexual; fecundación.

simpático: véase *sistema nervioso simpático.*

simplasto: tejido continuo consistente en el citoplasma de muchas células vegetales, conectado por plasmodesmos.

sinápsidos: grupo taxonómico que incluye a los mamíferos y a sus antecesores más cercanos por poseer una fosa de posición inferior a cada lado del cráneo.

síntesis [Gr. *syntheke*, poner juntos]: formación de una sustancia más compleja a partir de sustancias más simples.

sistema activador reticular [Lat. *reticulum*, retícula]: circuito cerebral vinculado con el alerta y la dirección de la atención a acontecimientos seleccionados; incluye la formación reticular, un núcleo de tejido que corre centralmente a través del tronco cerebral y las neuronas del tálamo.

sistema binomial [Lat. *bi*, dos veces, dos + Gr. *nomos*, uso, ley]: sistema de designación de los organismos por el cual el nombre está formado por dos partes; la primera designa al género y la segunda al epíteto de la especie; creado por Linneo en 1753.

sistema cardiovascular [Gr. *kardia*, corazón + Lat. *vasculum*, pequeño vaso]: en los animales, el sistema formado por el corazón y los vasos sanguíneos.

sistema límbico [Lat. *limbus*, borde]: red neuronal que forma un bucle alrededor de la parte interna del cerebro y que conecta al hipotálamo con la corteza cerebral; se piensa que es el circuito por el cual los

impulsos y las emociones se traducen en acciones complejas y que desempeña un papel en la consolidación de la memoria.

sistema linfático: sistema a través del cual circula la linfa; está formado por capilares linfáticos que comienzan ciegos en los tejidos y forman una red de vasos progresivamente más grandes que se vacían en la vena cava; incluyen también los nodos linfáticos, el bazo, el timo y las amígdalas.

sistema nervioso: todas las células nerviosas de un animal; el sistema receptor-conductor-efector; en los seres humanos, el sistema nervioso según su ubicación se clasifica en sistema nervioso central (cerebro y médula espinal) y el sistema nervioso periférico (ganglios y nervios).

sistema nervioso autónomo [Gr. *autos*, propio + *nomos*, uso, ley]: sistema que, en una clasificación funcional, está formado por las neuronas y los ganglios que habitualmente no están bajo control voluntario; inerva el corazón, las glándulas, los órganos viscerales y el músculo liso; subdividido en las divisiones simpática, parasimpática y entérica.

sistema nervioso central: en los vertebrados, el cerebro y la médula espinal; en los invertebrados, habitualmente está formado por uno o más cordones de tejido nervioso más sus ganglios asociados.

sistema nervioso periférico [Gr. *peripherein*, llevar]: todas las neuronas y axones que se encuentran fuera del sistema nervioso central, incluidas las neuronas motoras y las neuronas sensoriales.

sistema nervioso simpático: subdivisión del sistema nervioso autónomo. Generalmente excita otras funciones al participar en las reacciones de "ataque" o de "huida".

sistema nervioso somático [Gr. *soma*, cuerpo]: en los vertebrados, las neuronas motoras y sensoriales del sistema nervioso periférico que controlan el músculo esquelético; el sistema "voluntario", por contraste con el sistema nervioso "involuntario" o autónomo.

sistema de órganos: nivel de organización en los organismos vivos que involucra la existencia de una integración funcional y anatómica de órganos diversos que suelen tener una constitución histológica distinta. Por ejemplo, sistema digestivo, circulatorio, respiratorio, etc.

sistema parasimpático: subdivisión del sistema nervioso autónomo de los vertebrados; generalmente inhibe ciertas funciones y restablece el estado normal del cuerpo después de emergencias o estrés.

sistema porta [Lat. *porta*, puerta]: en el sistema circulatorio, un circuito en el cual la sangre fluye a través de dos lechos capilares distintos conectados por venas o arterias antes de entrar en las venas que regresan al corazón; p. ej., porta hepático y porta hipofisario.

sistema reticuloendotelial: sistema compuesto por células fagocíticas defensivas, que intervienen en los procesos de liberación de restos celulares o residuos de procesos infecciosos.

sistemas de retroalimentación: mecanismos de control por los cuales un incremento o una disminución en el nivel de un factor determinado inhibe o estimula la producción, la utilización o la liberación de ese factor importante en la regulación de los niveles enzimáticos y hormonales, las concentraciones iónicas, la temperatura y muchos otros factores.

sistemática [Gr. *systema*, lo que se pone junto]: estudio de la diversidad de los organismos y sus relaciones de parentesco. s. filogenética: véase *cladismo*.

sístole: fase del ciclo cardíaco en la que el corazón se contrae.

sitio activo: la región de la molécula de una enzima que se une temporariamente al sustrato durante la reacción catalizada por la enzima.

SNA: véase *sistema nervioso autónomo*.

SNC: véase *sistema nervioso central*.

SNP: véase *sistema nervioso periférico*.

SNS: véase *sistema nervioso somático*.

sociobiología: escuela de pensamiento fundada por el biólogo norteamericano E. O. Wilson en los años setenta del siglo XX, centrada en el estudio de las bases biológicas del comportamiento social de los animales.

solución: en química, mezcla homogénea de moléculas de dos o más sustancias; la sustancia presente en mayor cantidad (habitualmente un líquido) es el solvente y la sustancia presente en menor cantidad es el soluto.

somatostatina: hormona producida por las células pancreáticas, que interviene en el proceso de regulación de glucosa en sangre inhibiendo la absorción de esta molécula en el intestino.

somatotrofina: también llamada hormona del crecimiento, es de naturaleza proteica. Se genera en el lóbulo anterior de la hipófisis, está regulada por hormonas hipotalámicas; tiene como blanco el tejido óseo y estimula su crecimiento.

somito: 1. Segmento corporal de los invertebrados. 2. Uno de los bloques o segmentos de tejido en los cuales está dividido el cordamesodermo durante la diferenciación del embrión de los vertebrados.

soro: estructura presente en la parte inferior de la hoja de las filicofitas y que agrupa a los esporangios.

spliceosoma: [Anglicismo; de *splicing*, corte y empalme; Lat. *soma*, cuerpo]: complejo de moléculas formadas por RNA y proteínas, capaces de unirse a secuencias cortas entre los intrones y los exones orientando el corte y ensamblado del mRNA.

splicing: [Del inglés, corte y empalme]: proceso de eliminación de intrones y unión de exones en el mRNA.

SER: véase *sistema reticuloendotelial*.

súber o corcho [Lat. *cortex*, corteza]: tejido secundario, constituyente principal de la corteza en las plantas leñosas y en algunas herbáceas. Formado por células aplanadas, muertas a la madurez; restringe el intercambio de gases y agua y protege los tejidos vasculares.

sucesión ecológica: proceso gradual por el cual cambia la composición de especies en una comunidad.

sucesión secundaria: sucesión desarrollada a partir del momento en que cesa un disturbio o una intervención humana.

surco neural: surco dorsal, longitudinal, que se forma en un embrión de vertebrado; bordeado por dos pliegues neurales; precedido por la etapa de placa neural y seguido por la etapa de tubo neural.

sustrato [Lat. *substratus*, esparcido debajo]: 1. Base a la cual está unido un organismo. 2. Sustancia sobre la cual actúa una enzima.

tabique o septum [Lat. *septum*, cerca]: partición o pared transversal que divide una estructura, como la hifa de un hongo, en compartimientos o células.

tablero de Punnett: el diagrama utilizado para analizar la segregación de los alelos.

tagma [Gr. tagma, arreglo, orden]: en los animales segmentados, segmento constituido por dos zonas o áreas con diferente fisiología que forman una sola estructura (*p. ej.*, cefalotórax en artrópodos).

tagmosis [Gr. *tagma*, arreglo, orden + *osis*, proceso]: formación de segmentos (metámeras) en regiones corporales con diferencias funcionales. Modificación o fusión de metámeras.

tálamo [Gr. *thalamos*, cámara]: parte del prosencéfalo de los vertebrados inmediatamente detrás del cerebro y encajado debajo de él; el principal centro de conexión entre el tallo cerebral y los centros cerebrales superiores.

tallo: en botánica, la parte del eje de las plantas vasculares que se encuentra sobre la superficie del suelo y las porciones anatómicamente similares que se encuentran por debajo de la superficie (como en los rizomas).

tallo cerebral: la porción más posterior del encéfalo de los vertebrados; incluye el bulbo, la protuberancia y el mesencéfalo. También llamado tronco encefálico.

talo [Gr. *thallos*, ramita joven]: cuerpo de una planta simple o de un alga sin raíces, hojas ni tallos verdaderos.

taxis: movimiento de un organismo inducido por estímulos específicos; por ejemplo, fototaxis: movimiento orientado hacia la luz; quimiotaxis: movimiento orientado como respuesta a alguna sustancia química. Estos movimientos pueden ser positivos si se acercan a la fuente de respuesta (luz, sustancia química) o negativos si se alejan de ella.

taxón [Gr. *taxis*, pl. *taxa*, arreglar, poner en orden]: grupo particular de organismos definido por una serie de caracteres compartidos.

taxonomía [Gr. *taxis*, arreglo, poner en orden + *nomos*, ley]: el estudio de la clasificación; la clasificación biológica puede ser evolutiva, fenética o cladística.

tejido [Lat. *texere*, tejer]: grupo de células similares organizadas en una unidad estructural y funcional.

tejido adiposo blanco: tejido conectivo laxo, formado por células especializadas –adipocitos–, capaces de almacenar grasas en vacuolas en su citoplasma. Desempeña funciones de protección. En algunos vertebrados forma una capa aislante térmica y mecánica y es además el reservorio de sustancias alimenticias que pueden ser utilizadas en temporadas desfavorables.

tejido cartilaginoso: tejido conjuntivo de sostén compuesto por células especializadas –condrocitos–, responsables de la secreción de la matriz constituida por un complejo de proteínas y azúcares (sulfato de condroitina). En los peces cartilaginosos, el esqueleto está formado por este tejido. En los animales vertebrados de esqueleto óseo está presente principalmente en las articulaciones.

tejido conjuntivo: tejido de soporte de los animales cuyas células están distribuidas en forma irregular a través de una cantidad relativamente grande de material extracelular. Incluye hueso, cartílago, sangre y linfa.

tejido dérmico: tejido que se origina a partir de la protodermis y que forma una cubierta que recorre a todas las estructuras de la planta, protegiéndola.

tejido epitelial [Gr. *epi*, sobre o encima + *thele*, pezón]: en los animales, tipo de tejido que recubre un cuerpo o estructura, o tapiza una cavidad; las células epiteliales forman una o más capas regulares con poco material intercelular.

tejido fundamental: véase *meristemo fundamental.*

tejido óseo: tipo de tejido conectivo, que constituye el sostén del cuerpo de los vertebrados superiores. Está formado por células especializadas –osteoblastos, osteoclastos, osteocitos– y una matriz intracelular de colágeno impregnada con fosfato de calcio que le da rigidez a las estructuras anatómicas que componen, los huesos.

tejido vascular: tejido de conducción de sustancias típico de las plantas traqueofitas, constituido por células diversas que forman canales o tubos. Hay dos tipos de tejido vascular: xilema y floema.

telofase [Gr. *telos*, final + *phasis*, forma]: la última etapa de la mitosis y la meiosis durante la cual los cromosomas se reorganizan en dos nuevos núcleos.

telomerasa: enzima involucrada en la síntesis de los telómeros.

telómero: secuencia de nucleótidos localizados en el extremo de los cromosomas. Se considera que el acortamiento progresivo de los telómeros podría estar vinculado con un proceso de disminución en el número de divisiones celulares.

tentáculos [Lat. *tentare*, tocar]: prolongaciones largas y flexibles localizadas alrededor de la boca de muchos invertebrados; habitualmente prensiles o táctiles.

teoría [Gr. *theorein*, mirar a]: generalización basada sobre muchas observaciones y experimentos; hipótesis verificada.

teoría celular: de acuerdo con esta teoría, todos los seres vivos están compuestos por células; una célula surge sólo de otras células. No se conoce ninguna excepción a estos dos principios desde que fueron propuestos por primera vez hace más de un siglo por Schleiden y Schwann.

teoría de cohesión-tensión: una teoría que da cuenta del movimiento ascendente del agua en las plantas. De acuerdo con esta teoría, la eliminación de una molécula de agua por transpiración da por resultado una presión inferior a la atmosférica en las células de la hoja, que induce el ingreso de otra molécula de agua desde el tejido vascular, la cual, a raíz de la propiedad cohesiva del agua, arrastra con ella una cadena de moléculas de agua que se extiende desde las células de la raíz hasta la parte superior de la planta.

teoría sintética: teoría plasmada alrededor de 1940 acerca de los procesos involucrados en el cambio evolutivo; articula el modelo darwiniano de selección natural que opera sobre la variación con los principios de la genética mendeliana y la genética de poblaciones.

terapia génica: diversos métodos terapéuticos derivados de la ingeniería genética, destinados a corregir las alteraciones del DNA de las células de personas con enfermedades genéticas; utilizan estrategias de inclusión del gen corrector *in vivo*, o bien el cultivo *in vitro* de células del paciente, su modificación mediante un vector viral u otros métodos y su reimplantación.

teratógeno: sustancia que causa malformaciones durante el proceso de desarrollo embrionario (p. ej., la talidomida).

termoclina: variación gradual de la temperatura a lo largo de un gradiente geográfico.

territorialidad: comportamiento de defensa de un área (territorio) en la cual un animal o grupo de animales reside en forma permanente.

testículo [Lat. *testis*, testigo]: el órgano productor de espermatozoides; también fuente de la hormona sexual masculina testosterona.

testosterona [Gr. *testis*, testículo + *steiros* estéril]: hormona esteroidea secretada por el testículo en los vertebrados superiores que estimula el desarrollo y el mantenimiento de las características sexuales masculinas y la producción de espermatozoides; el principal andrógeno.

tétrada [Gr. *tetras*, cuatro]: en genética, par de cromosomas homólogos que se han replicado y se han apareado en la profase I de la meiosis; está formada por cuatro cromátides.

tilacoide [Gr. *thylakos*, pequeña bolsa]: saco aplanado, o vesícula, que forma parte de la estructura de la membrana interna del cloroplasto; sitio de las reacciones captadoras de luz de la fotosíntesis y de la fotofosforilación; las pilas de tilacoides forman colectivamente los grana.

timina: base nitrogenada pirimidínica presente en el DNA.

tímpano: membrana que forma parte del oído medio en los mamíferos y que junto con otras estructuras participa en la amplificación del sonido.

tiroides [Gr. *thyra*, puerta]: glándula endocrina de los vertebrados localizada en el cuello; fuente de una hormona que contiene yodo (tiroxina) que incrementa la tasa metabólica y afecta el crecimiento.

tirotrofina: hormona constituida por una glucoproteína, secretada por las células del lóbulo anterior de la glándula hipófisis, cuya función es estimular la secreción de tiroxina en la glándula tiroides.

tiroxina: hormona compuesta por aminoácidos yodados producida por las células de la glándula tiroides. Cumple importantes funciones reguladoras del metabolismo.

tonoplasto [Gr. *tonos*, estiramiento, tensión + *plastos*, formado, modelado]: en las células vegetales, la membrana que rodea la vacuola.

tórax [Gr. *thorax*, placa respiratoria]: 1. En los vertebrados, porción del tronco que contiene el corazón y los pulmones. 2. En los crustáceos e insectos, los segmentos fusionados situados entre la cabeza y el abdomen, portadores de las patas.

traducción: proceso por el cual la información genética presente en una cadena de mRNA dirige la formación de una cadena polipeptídica durante la síntesis proteica.

transcripción [Lat. *trans*, a través + *scribere*, escribir]: proceso enzimático por el cual la información genética contenida en una cadena de DNA se usa para especificar una secuencia complementaria de bases en una molécula de RNA.

transcriptasa inversa: enzima que transcribe el RNA en DNA; se encuentra en asociación con algunos virus, notablemente con los retrovirus.

transcriptoma: complemento completo de genes activados, mRNA o transcritos de un tejido particular en un momento particular.

transducción [Lat. *trans*, a través + *ducere*, conducir]: 1. La transferencia de material genético (DNA) de una célula a otra por un virus. 2. La conversión de una forma de energía en otra; por ejemplo, la conversión de energía de un estímulo químico en energía de un potencial de acción.

transfección: introducción de una molécula de DNA extraño en una célula eucarionte.

transformación [Lat. *trans*, a través + *formare*, dar forma]: en células bacterianas, proceso de captación de genes extraños del medio externo y su incorporación al genoma.

transgénico: animales o plantas a los que se han incorporado artificialmente nuevos genes en el genoma de sus células germinales y que pueden transmitirlos a las nuevas generaciones.

translocación [Gr. *trans*, a través + *locare*, poner o colocar]: 1. En las plantas, el transporte de los productos de la fotosíntesis desde una hoja a otra parte de la planta. 2. En genética, la rotura de un trozo de un cromosoma y su unión a un cromosoma no homólogo.

transmisores nerviosos: véase *neurotransmisor*.

transpiración [Lat. *trans*, a través + *spirare*, respirar]: en las plantas, la pérdida de vapor de agua desde los estomas hacia la atmósfera.

transportador de electrones: molécula especializada, como un citocromo, que puede perder y ganar electrones en forma reversible, oxidándose y reduciéndose alternativamente.

transporte activo: el transporte de un soluto, en contra del gradiente de potencial químico o electroquímico, a través de una membrana celular (o de la membrana de una organela) a través de proteínas específicas. Se realiza con gasto de energía.

transporte de electrones: el movimiento de electrones a lo largo de una serie de moléculas transportadoras que los mantienen en niveles energéticos ligeramente diferentes. A medida que los electrones descienden su nivel energético, la energía liberada se usa para formar ATP a partir de ADP y fosfato. El transporte de electrones desempeña un papel esencial en la etapa final de la respiración celular y en las reacciones que capturan energía en la fotosíntesis.

transporte pasivo: el transporte de un soluto a través de una membrana celular (o de la membrana de una organela) impulsado por el gradiente de potencial químico o electroquímico. Ocurre sin gasto de energía.

transposón [Lat. *transponere*, cambiar la posición de]: una secuencia de DNA que lleva uno o más genes y es capaz de moverse de un lugar del cromosoma a otro.

tráquea [Gr. *tracheia*, áspero]: tubo conductor de aire. 1. En los insectos y en algunos otros artrópodos terrestres, sistema de conductos aéreos revestidos de quitina. 2. En los vertebrados terrestres, conducto que comunica la laringe con los pulmones.

traqueida [Gr. *tracheia*, áspero]: en las plantas vasculares, un tipo de vaso xilemático alargado, de paredes gruesas, que conduce agua y actúa como soporte, caracterizado por extremos acuminados y paredes punteadas sin perforaciones verdaderas.

traqueofitas: grupo de plantas que se caracterizan por presentar vasos de conducción.

triploblásticos: nombre con que se designa a los organismos cuyas estructuras corporales se desarrollan a partir de tres capas embrionarias. De afuera hacia adentro: ectodermo, mesodermo y endodermo.

tripsina: sustancia enzimática de naturaleza proteica secretada por células pancreáticas. Actúa en el intestino delgado rompiendo las cadenas largas de proteínas, es decir, transformando polipéptidos en dipéptidos.

trofoblasto [Gr. *trophos*, comedor + *blastos*, vástago]: en el embrión temprano de los mamíferos (el blastocisto), capa doble de células que rodea la masa interna celular, que posteriormente da origen al corion.

trompa de Eustaquio: también llamada trompa auditiva, es una estructura a modo de conducto que une el oído medio con la faringe en su porción superior.

trompa de Falopio: véase *oviducto*.

trópico [Gr. *trope*, giro]: en biología, perteneciente o relativo al comportamiento o a la acción inducida por estímulos específicos; por ejemplo, fototrópico "orientado hacia la luz"; hormona gonadotrópica "estimulante de las gónadas"; geotrópico, orientado en el mismo sentido que la fuerza de gravedad.

troquelado (impronta): una forma rápida y extremadamente restringida de aprendizaje, común en las aves e importante en el reconoci-

miento de especies, que ocurre durante un periodo crítico muy breve en la vida temprana de un animal; depende de la exposición a características particulares del padre o de los padres.

tronco cerebral: véase *tallo cerebral.*

TSH: véase *tirotrofina.*

tubérculo [Lat. *tuber*, giba, hinchazón]: en botánica, tallo carnoso, corto, subterráneo, engrosado, como el de la papa (*Solanum tuberosum*).

tubo criboso: serie de células conductoras del floema presente particularmente en las plantas con flor.

tubo neural: sistema nervioso dorsal, hueco, primitivo, del embrión joven de los vertebrados; formado por la fusión de los pliegues neurales que se encuentran a los lados del surco neural.

tubo uterino: véase *oviducto.*

túbulos contorneados proximal y distal: conductos componentes de la nefrona ubicados, respectivamente, antes del asa de Henle y después (en cuanto a la dirección del flujo de orina en formación), en los que se llevan a cabo los principales procesos de reabsorción y secreción de la nefrona.

túbulos renales: tubos largos y estrechos que forman parte de las nefronas (unidades funcionales del riñón). Comienzan en el glomérulo en la corteza renal y siguen su trayecto contorneado por la médula renal hasta desembocar en el túbulo colector. Durante todo su recorrido transportan y modifican los desechos metabólicos diluidos que serán excretados con la orina.

túbulos seminíferos: finos conductos situados en el interior de los testículos, que desembocan en el epidídimo. Son los productores de espermatozoides o gametos masculinos.

turgencia [Lat. *turgere*, hinchar]: la presión ejercida sobre la pared de una célula vegetal por el protoplasma de la célula.

unidad motora: desde el punto de vista estructural, el conjunto del axón de una neurona motora y las fibras musculares que inerva. Desde el punto de vista fisiológico, la posibilidad de lograr actividades complejas armonizadas en relación con demandas ambientales, integrando la percepción sensorial o propioceptiva con la capacidad de movimiento organizado en función de un objetivo.

unión estrecha: unión entre células animales contiguas que evita que los materiales escapen a través del tejido; por ejemplo, las células epiteliales intestinales están rodeadas por uniones estrechas.

unión nexus *(gap junction)*: unión comunicante entre células animales adyacentes que permite el paso de pequeñas moléculas e iones entre las células.

urea [Gr. *ouron*, orina]: compuesto orgánico formado en el hígado de los vertebrados; la principal forma de eliminación de desechos nitrogenados por los mamíferos.

uréter [Gr. de *ourein*, orinar]: el tubo que lleva la orina desde el riñón a la cloaca (en los reptiles y las aves) o a la vejiga (en los anfibios y los mamíferos).

uretra [Gr. de *ourein*, orinar]: el tubo que lleva la orina desde la vejiga hasta el exterior en los mamíferos.

urocordados: grupo de cordados también llamados tunicados. En el periodo larval presentan notocorda localizada en la cola. Su cuerpo está cubierto por una sustancia similar a la celulosa que les ofrece protección.

útero [Lat. *uterus*, vientre]: la porción muscular expandida del tracto reproductor femenino especializada en el almacenamiento de huevos o en albergar y nutrir al embrión en desarrollo.

vacuola [Lat. *vacuus*, vacío]: organela limitada por una membrana (tonoplasto) llena de líquido, situada en el citoplasma de una célula.

vagina: tubo muscular elástico, presente en la hembra de algunos organismos de fecundación interna, que forma parte del aparato reproductor femenino. En humanos, se extiende desde el cuello uterino hasta un orificio de salida que recibe al pene durante el contacto sexual y funciona como canal de parto.

vaina de mielina [Gr. *myelinos*, lleno de médula]: una capa rica en lípidos que rodea a los axones largos de las neuronas del sistema nervioso de los vertebrados; en el sistema nervioso periférico, formada por las membranas de las células de Schwann.

vascular [Lat. *vasculum*, pequeño vaso]: que contiene vasos o relativo a los vasos que conducen líquidos.

vaso [Lat. *vas*, vaso]: tubo que conduce líquido. En las plantas, elemento tubuliforme del xilema de las angiospermas; compuesto por células muertas (miembros de vaso) unidas por los extremos. Su función es conducir el agua y los minerales desde el suelo. En los animales puede referirse a arterias o venas.

vaso deferente [Lat. *vas*, vaso + *deferre*, llevar]: en los mamíferos, tubo que lleva espermatozoides desde los testículos a la uretra.

vástago: en una planta vascular, las porciones que se encuentran por encima de la superficie del suelo, como los tallos y las hojas.

vector [Lat. de *vehere*, llevar, "el que lleva"]: en el DNA recombinante, una molécula de DNA pequeña, autorreplicante, o una porción de ella, en la que puede empalmarse un segmento de DNA e introducirse en la célula; generalmente un plásmido, un bacteriófago o un cósmido. En parasitología se refiere también a un organismo que porta o lleva un microorganismo transmisor de alguna enfermedad.

vellosidades [Lat. *villus*, penacho de pelos]: pequeñas salientes dactiliformes, vascularizadas, de las paredes del intestino delgado, donde se lleva a cabo el proceso de absorción.

vena [Lat. *vena*, vaso sanguíneo]: en los animales, vaso sanguíneo que lleva sangre desde los tejidos al corazón. Una pequeña vena se conoce como vénula.

vena cava: vena grande que lleva sangre desde los tejidos a la aurícula derecha del corazón. La vena cava superior recoge sangre de los miembros superiores, la cabeza y la parte anterior o superior del tronco; la vena cava inferior recolecta sangre de la región posterior del cuerpo.

vena pulmonar: vena que lleva sangre oxigenada desde los pulmones a la aurícula izquierda del corazón, desde donde la sangre es bombeada al ventrículo y, desde allí, a los tejidos corporales.

ventrículo [Lat. *ventriculus*, pequeño estómago]: cámara muscular del corazón que recibe sangre de una aurícula y la bombea hacia afuera del corazón, ya sea a los pulmones o a los tejidos del cuerpo.

vénula: vaso sanguíneo de menor diámetro y más ramificado que una vena, que transporta sangre desde los tejidos hacia el corazón.

vesícula [Lat. *vesicula*, pequeña vejiga]: 1. En citología, saco pequeño intracelular limitado por membrana. 2. Saco o pequeña vejiga donde se acumulan secreciones (p. ej., vesícula biliar).

vesículas seminales [Lat. *semen*, semilla + *vesicula*, pequeña vejiga]: en los mamíferos, pequeñas vesículas cuyos conductos se fusionan con los vasos deferentes cuando éstos entran en la glándula próstata; producen un líquido alcalino que contiene lactosa y mantienen en suspensión y nutren a los espermatozoides.

vía C_3: *véase ciclo de Calvin.*

vía C_4: el conjunto de reacciones por las cuales algunas plantas fijan inicialmente carbono en compuestos de cuatro carbonos, el dióxido de carbono se libera posteriormente en el interior de la hoja y entra en el ciclo de Calvin. También conocida como vía de Hatch-Slack.

viable [Lat. *vita*, vida]: capaz de vivir.

vida media: tiempo promedio requerido para la desaparición o la desintegración de la mitad de cualquier cantidad de una sustancia dada.

virión: partícula viral; unidad viral mínima capaz de infectar a una célula.

virus [Lat. *virus*, delgado, líquido, veneno]: partícula submicroscópica no celular parásita compuesta por una región central de ácido nucleico y una cubierta proteica, que se reproduce sólo dentro de una célula hospedadora.

vísceras [Lat. *viscera*, órganos internos]: vocablo colectivo utilizado para designar los órganos internos de un animal.

visión estereoscópica [Gr. *stereos*, sólido + *optikos*, perteneciente al ojo]: capacidad para percibir una imagen tridimensional única a partir de imágenes simultáneas pero separadas enviadas al cerebro por cada ojo.

vitamina [Lat. *vita*, vida]: cualquiera de muchas sustancias orgánicas relacionadas que son esenciales en cantidades pequeñas para el crecimiento y la función normal. Pueden clasificarse en hidrosolubles y liposolubles.

vivíparo: denomina a los animales de fecundación interna, en que el cigoto y el embrión se desarrollan internamente en la madre, la cual proporciona protección, nutrientes y oxígeno.

vulva: porción del aparato genital externo femenino. En la hembra humana está compuesta por los labios mayores, los labios menores y el clítoris, que contiene y rodea a la abertura de ingreso al canal vaginal y al cual le da protección.

xantófila [Gr. *xanthos*, amarillo + *phyllon*, hoja]: en las algas y en las plantas, grupo de pigmentos amarillos; del grupo de los carotenoides.

xilema [Gr. *xylon*, madera]: en botánica, tejido vascular complejo a través del cual es conducida la mayor parte del agua y de los minerales desde las raíces a otras partes de la planta vascular; consiste en traqueidas o vasos, células del parénquima y fibras. Constituye la madera de los árboles y los arbustos.

yema: 1. En las plantas, un vástago embrionario, que incluye hojas rudimentarias. 2. En los animales, una excrecencia producida asexualmente que da origen a un individuo nuevo. 3. Vitelo; el alimento almacenado en las células huevo que nutre al embrión.

yeyuno: porción de intestino delgado en la que, junto con el íleon, tiene lugar la absorción de los nutrientes. En esta región, los productos del proceso ocurrido en porciones anteriores del tubo digestivo son absorbidos por células de la mucosa y experimentan la acción de enzimas específicas que escinden dímeros a monómeros.

zonula adherens: un sitio de enlaces fuertes ubicado por debajo de la unión estrecha. Consiste en pequeñas uniones punteadas que conectan filamentos de actina de células adyacentes.

zoología [Gr. *zoe*, vida + *logos*, discurso]: estudio de los animales.

zooplancton [Gr. *zoe*, vida + *plankton*, vagabundo]: vocablo colectivo para los organismos no fotosintéticos presentes en el plancton.

Procedencias

Cubierta © Paul Souders/Corbis
Pág. II Photo by © Tomo.Yun (http://www.yunphoto.net/es/)
Pág. XXVIII © Ralph Clevenger/Corbis
Pág. 12 Guadalupe Martinez Lab. Virologla Dto. Qca. Biológica FCEN-UBA
Pág. 126 Jay Ponder Lab. Washington University School of Medicine
Pág. 190 Gentileza Instituto de Arte Americano-FADU-UBA
Pág. 330 Julia Margareth Cameron
Pág. 440 CDC/Prof. Frank Hadley Collins, Dir., Cntr. for Global Health and Infectious Diseases, Univ. of Notre Dame
Pág. 594 © Tom Brakefield/Bruce Coleman
Pág. 842 © Juan Pablo Vittori
Pág. 906 © Michael P. Fogden/Bruce Coleman, Inc.

Introducción

Fig. I-2 Oscar J. Rocha. Department of Biological Sciences, Kent State University
Fig. I-3 Department of Special Collections-Kenneth Spencer Research Library
Fig. I-4 (b) © Runk & Schoenberger/Grant Heilman Photography; (c) H. Berg & G. Forté
Fig. I-5 Terry Erwin & Linda Sims, Smithsonian Institution
Fig. I-7 Jacopo Zucchi (1542, Firenze-1596, Roma) "The Coral Fishers" (1585)-Galleria Borghese, Roma, Italia
Fig. I-8 (a) Dethorey-Autheman, "Le Passage de Vénus" Tomo I-Collection Aire Libre/ Editions Dupuis SA, Bélgica; (b) Gentileza Prof. Marta Busca
Fig. I-9 Frontispicio de Musei Wormiani Historia (1655)-Olaus Wurm (1588-1654)
Fig. I-10 (a) E. R. Degginger/Bruce Coleman, Inc.; (b) George O. Poinar, Jr., University of California, Berkeley; (c) T. E. Whitely
Fig. I-11 The Royal College of Surgeons of England
Fig. I-12 Christopher Ralling
Fig. I-13 (a) (b) Library of Congress, Prints and Photographs Division; (c) Smithsonian Institution Libraries-Digital Libraries

Capítulo 1

Fig. 1-1 (a) © Frieder Sauer/Bruce Coleman; (b) George I. Schwartz; (c) © Biology Media/Photo Researchers; (d) © Bioimagen
Fig. 1-2 National Optical Astronomy Observatories
Fig. 1-3 Tokai University Research Center
Fig. 1-5 (a) NASA
Fig. 1-6 Sidney W. Fox
Fig. 1-8 © S. M. Awramik/Biological Photo Service
Fig. 1-9 David Deamer
Fig. 1-10 Discovering the Universe

Fig. 1-11 Ralph Robinson/Visuals Unlimited
Fig. 1-12 (der.) A. Ryter
Fig. 1-13 (der.) George Palade
Fig. 1-17 © James Carmichael Jr./NHPA
Fig. 1-18 © Mitch Reardon/Photo Researchers
Fig. ensayo 1-1 Frans Hals-Musée du Louvre Paris
Fig. ensayo 1-2 Pasteur Institute & The Rockefeller University Press

Capítulo 2

Fig. 2-3 J. D. Robertson
Fig. 2-5 (a) (der.) Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc.
Fig. 2-6 (a) ©Doug Wechsler, (b) Mia Tegner & David Epel
Fig. 2-7 Walter Fleming, 1882
Fig. 2-9 (a) Danil Friend; (b) Nigel Unwin
Fig. 2-12 Peter Webster
Fig. 2-13 (a) Don Fawcett
Fig. 2-14 (b) C. J. Flickinger (1975), *Journal of Cell Biology*, 49, 221
Fig. 2-16 (a) Keith Porter
Fig. 2-17 (a) David Stetler
Fig. 2-18 (a)-(c) Mary Osborn, Max Planck Institute for Biophysical Chemistry
Fig. 2-19 ©Manfred Kage/Peter Arnold
Fig. 2-20 Don Fawcett
Fig. 2-21 (a) Gregory Antipa; (c) Peter Satir
Fig. 2-22 David M. Phillips/Visual Unlimited
Figura ensayo 2-1 (a) Gentileza Dr. José de Olmos; (b) Gentileza Dr. Javier Aguilar y Dr. Carlos Mas; (c) Gentileza Dr. Carlos Mas; (d) Gentileza Drs. Alfredo Cáceres y Gabriela Paglini; (e), (f), (g) Gentileza Dra. Gabriela Paglini; (h) Gentileza Dr. Roberto Rovasio.
Figura ensayo 2-3 Gentileza Dra. Gabriela Paglini
Fig. recuadro 2-1 (a) © Istituto e Museo di Storia della Scienza; (b) Rare Books Division, New York Public Library; (c) John Mais, (d) Bioimagen

Capítulo 3

Fig. 3-1 Gentileza Dra. Gabriela Amodeo
Fig. 3-3 Gentileza (a) Dra. Gabriela Amodeo; (b) Bioimagen
Fig. 3-5 Gentileza Dra. Gabriela Amodeo
Fig. 3-11 (a)-(d) M. M. Perry & A. B. Gilbert (1979), *Journal of Cell Science*, 39, 257-272
Fig. 3-12 Birgit Satir
Fig. ensayo 3-1 Adaptado de Gilland y col. PNAS 96, 157-161, 1999
Fig. recuadro 3-1 © The Nobel Foundation
Fig. recuadro 3-2 (a) G. M. Hughes; (b)-(c) K. Schmidt-Nielson (1979), *Animal physiology*, 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press

Capítulo 4

Fig. 4-1 J. W. Hastings. Harvard University
Fig. 4-3 Image courtesy of the Blocker History of Medicine Collections, Moody Medical Library. The University of Texas Medical Branch, Galveston, Texas, USA
Fig. 4-5 © The Nobel Foundation
Fig. 4-7 © The Nobel Foundation
Fig 4-8 © The Nobel Foundation
Fig. 4-10 The Institute of Applied Catalysis (iAC) and Chemical Industry Educations Centre (CIEC)-University of York-UK

Capítulo 5

Fig. 5-1 E & P Bauer/Bruce Coleman, Inc.
Fig. 5-5 (b) © Grant Heilman Photography

Capítulo 6

Fig. 6-1 (a) Colin Milkins/Oxford Scientific Films; (b) © J. Metzner/Peter Arnold
Fig. 6-2 Instituto Superior de Formación Docente 35, Cátedra de Biología de Organismos Celulares y Plantas
Fig. 6-5 Dr. Kenneth Millar/Science Photo library/Photo Researchers, Inc.
Fig. 6-10 Werner Kühlbrandt/Max Planck Institute of Biophysics
Fig. 6-16 Dr. Jeremy Burgess/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.
Fig. 6-22 Bioimagen
Fig. ensayo 6-3 Stoeckenius, W (June 1976). The purple membrana of saltloving bacteria. *Scientific American*

Capítulo 7

Fig. 7-1 Bioimagen
Fig. 7-4 (a) Carolina Biological Supply Company; (b) Bioimagen
Fig. 7-7 (a) Andrew S. Bajer
Fig. 7-8 (a)-(f) James Solliday/Biological Photo Service
Fig. 7-10 (a), (b) H. W. Beams. & R. G. Kessel (1976) American Scientist
Fig. 7-11 James Cronshaw
Fig. 7-15 (a)-(j) C. A Hasenkamp/Biological Photo Service

Capítulo 8

Fig. 8-1 Mark Newman/Bruce Coleman, Inc.
Fig. 8-2 Moravian Museum, Brno
Fig. 8-11 Columbiana Collection, Rare Book and Manuscript Library, Columbia University
Fig. 8-12 Bill Ratcliffe
Fig. 8-15 Jeremy Burgess/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.
Fig. 8-18 B. John/Cabisco/Visuals Unlimited
Fig. 8-23 (a), (c) Hans Reinhard/Bruce Coleman, Inc.; (b) Grant Heilman Photography; (d) Jane Burton/Bruce Coleman

Fig. 8-24 (a)-(d) Ralph Somes/University of Connecticut
Fig. 8-26 Heather Angel
Fig. 8-29 P. J. Bryant/Biological Photo Service

Capítulo 9
Fig. 9-3 J. Cairns, G. S. Stent, & J. D. Watson, eds. (1966). *Phage and the origins of molecular biology*. Cold Spring Harbor, NY: Cold Spring Harbor Laboratory of Quantitative Biology
Fig. 9-4 M. Wurtz, Biozentrum, University of Basel/Science Photo Library, Photo Researchers
Fig. 9-6 © Lee D. Simon/Science Photo Library, Photo Researchers
Fig. 9-7 (b) J. D. Watson (1968). *The double helix*. New York: Atheneum Publishers
Fig. 9-11 (a)-(d) Bernhard Hirt
Fig. 9-12 A. B. Blumenthal, H. J. Kreigstein & D. S. Hogness (1973). *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, 38, 205
Fig. ensayo 9-1 J. D. Watson (1968) *op. cit.*
Fig. ensayo 9-2 Vittorio Luzatti

Capítulo 10
Fig. 10-1 (a) M L Springer/Cold Spring Harbor Press first appeared on the cover of Genes & Development volume 3, issue 4, 1989
Fig. 10-14 Hans Ris

Capítulo 11
Fig. 11-1 Dr. Gopal/MURTI-CNRI/Phototake
Fig. 11-3 Paris Match
Fig. 11-6 James German
Fig. 11-8 (a) Victoria Foe
Fig. 11-9 (a) Barbara Hamkalo
Fig. 11-11 James German
Fig. 11-15 Marvin Wickens. Department of Biochemistry, University of Wisconsin
11-16 (b) Jon W. Gordon & Frank Ruddle
Fig. 11-18 Gentileza Dr. Lino Barañao
Fig. recuadro 11-5 *Modern Drug Discovery*, May 2001, 4(5), p 59. © 2001 American Chemical Society

Capítulo 12
Fig. 12-7 (c) Lambright, DG, Nature 1996; 379:311
Fig. recuadro 12-02 Reprinted from Publication title, *Methods in Enzymology* Vol 294, 1999, Pages 458-482, ISBN 0121821951, Blount et al, 'Mechanosensitive channels in bacteria', with permission from Elsevier
Fig. recuadro 12-04 Maria Marosvölgyi/TILL Photonics GMBH, www.till-photonics.de

Capítulo 13
Fig. 13-1 K. G. Murti/Unlimited
Fig. 13-2 T. Kakefuda
Fig. 13-3 Dr. Dennis Kunkel/Phototake
Fig. 13-6 S. N. Cohen. Nature. December 27, 1969
Fig. 13-7 (a) CNRI/Phototake, (c) Lee D. Simon
Fig. 13-8 Jurgen Kartenbeck
Fig. 13-11 (a) Dr. Robert Liddington, Dana Farber Cancer Institute; (b) Jack Griffith
Fig. 13-14 (a) (b) R. D. Goldman
Fig. 13-15 (a) M. Wurtz/Biozentrum, University of Basel/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc, (b) Phillipe Plailly/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.
Fig. 13-16 Tuite y Koloteva-Levin Molecular Cell, 14(2004) 541-552
Fig. ensayo 13-2 Nik Kleinberg

Capítulo 14
Fig. 14-3 Juan Pablo Vittori
Fig. 14-4 Bioimagen
Fig. 14-12 David Ward
Fig. 14-15 Bio Sidus SA
Fig. 14-20 Eli Lilly and Co.
Fig. 14-21 Bio Sidus SA
Fig. 14-22 Keith Wood, University of California, San Diego
Fig. 14-23 Bio Sidus SA

Capítulo 15
Fig. 15-1 Ignacio Soto-Laboratorio de Evolución. FCEN-UBA
Fig. 15-3 F. Rudolf Turner, Indiana University
Fig. 15-4 Gentileza S. Luschnig an F. Schnorrer. Max-Planck-Institut for Developmental biology; F. Rudolf Turner-Indiana University
Fig. 15-6 Gentileza Dr. Claudio Alonso
Fig. 15-8 (a) Dr. Daniel St Johnston St. Johnston Lab; (b) Driever y Nüsslein-Volhard
Fig. 15-9 Gentileza S. Luschnig y F. Schnorrer. Max-Planck-Institut for Developmental biology
Fig. 15-10 Gentileza Dr. Claudio Alonso y Michael Akam
Fig. 15-11 (a) Michael Akam; (b) T. Kaufman
Fig. 15-12 (a) Driever y Nüsslein-Volhard; (b) Michael Akam; (c) Stephen Small and Michael Levine; (d) Michael Akam
Fig. 15-14 (a) (b) E. B. Lewis; (c) E. B. Lewis, gentileza Michael Akam
Fig. 15-17 Wellik & Capecchi 2003 *Science* 301:363-367
Fig. 15-18 Walter Gehring (1995). *Science* 267:1790

Capítulo 16
Fig. 16-1 Gernsheim Collection, Humanities Research Center, University of Texas at Austin
Fig. 16-2 Gentileza Dra. Rosa Liascovich
Fig. 16-3 Terry Mendoza/Picture Cube

Fig. 16-7 (a) Gentileza Jan Chalker; (b) John S. O'Brien
Fig. 16-13 Gerardo Herrera Corral/CINVESTAV
Fig. 16-14 Gentileza Daniela C. Vittori

Capítulo 17

Fig. 17-1 © E. S. Ross
Fig. 17-3 Frans Lanting/Mindeng Pictures
Fig. 17-4 American Museum of Natural History
Fig. 17-5 Galerie des naturalistes de J. Pizzetta, Ed. Hennuyer, 1893
Fig. 17-7 (b) Bioimagen
Fig. 17-9 (a) Kenneth W. Fink/Bruce Coleman, Inc.; (b) Erwin & Peggy Bauer/Bruce Coleman, Inc.
Fig. 17-10 Norman Owen Tomalin/Bruce Coleman, Inc.
Fig. 17-11 Picture Collection/New York Public Library
Fig. 17-13 Michael and Patricia Fogden
Fig. 17-14 Michael Ederegger/DRK Photo
Fig. 17-15 (a) © Michael W. F. Tweedie/Bruce Coleman; (b) © Michael W. F. Tweedie/Photo Researchers
Fig. 17-17 American Museum of Natural History
Fig. 17-18 (a) © Jane Burton/Bruce Coleman Ltd; (b) © Leonard Lee Rue III/Bruce Coleman (c) © G. R. Roberts
Fig. 17-19 (a) © Kenneth W. Fink/Photo Researchers; (b) © Steven C. Kaufman/Peter Arnold; (c) © A. B. Joyce/Photo Researchers
Fig. 17-20 © Jeff Foott
Fig. 17-21 Painting by Charles R. Knight, American Museum of Natural History
Fig. 17-22 (a)-(e) from Rugh, R. Experimental embryology Techniques and procedures, 7th ed. Minneapolis: Burgess Publishing Co.
Fig. 17-24 © Bruce D. Thomas
Fig. 17-25 Office of Public Information, Columbia University
Fig. 17-26 (a) Field Museum, Photo Researchers; (b) © S. Robinson/NHPA
Fig. ensayo 17-1 (a) The Granger Collection, (b) Ann Ronan Picture Library
Fig. ensayo 17-2 The Royal College of Surgeons of England
Fig. ensayo 17-3 © Calvin Larsen/Photo Researchers
Fig. ensayo 17-4 © John Springer Collection/Corbis

Capítulo 18

Fig. 18-1 BBC Hulton Picture Library
Fig. 18-3 © George Holton/Photo Researchers
Fig. 18-6 Edmund B. Gerard
Fig. 18-7 Bioimagen
Fig. 18-9 E. S. Roos

Capítulo 19

Fig. 19-2 Merlin D. Tuttle/Bat Conservation Internacional, Inc.
Fig. 19-4 Victor McKusick
Fig. 19-5 KennanWard/DRK Photo
Fig. 19-6 Jim Brandenburg/Minden Pictures
Fig. 19-7 (a) Jane Burton/Bruce Coleman Ltd.; (b) © Kim Taylor/Bruce Coleman Ltd.
Fig. 19-8 (a) (b) James L. Castner
Fig. 19-9 (a) M. and C. Ederegger/Peter Arnold, Inc.; (b) Kent and Donna Dannen/Photo Researchers, Inc.
Fig. 19-11 Chris Huss/The Wildlife Collection
Fig. 19-12 (a) © A. J. Deane/Bruce Coleman Ltd.; (b) © Jonathan Scott/Seaphot Ltd.: Planet Earth Pictures; (c) © Avon & Tilford/Ardea Photographics; (d) © Frans Lanting
Fig. 19-13 (a) David Kjaer/Planet Earth Pictures; (b) Alan Root/Bruce Coleman
Fig. 19-15 © Larry West
Fig. 19-16 (a) © Lincoln Brower; (b) © Frans Lanting; (c)-(d) © Dwight R. Kuhn
Fig. 19-17 (a)-(d) E. S. Ross; (e) James I. Castner; (f) D. Wilder/Tom Stack and Associates; (g) Peter J. Bryant/Biological Photo Service
Fig. ensayo 19-1 (a) © Michael W. F. Tweedie/Bruce Coleman; (b) © Michael W. F. Tweedie/Photo Researchers

Capítulo 20

Fig. 20-1 Public Health Image Library. CDC/James Gathany
Fig. 20-2 Sid Bahrt/Photo Researchers, Inc.
Fig. 20-7 © Bruce Coleman/Union Press
Fig. ensayo 20-1 USGS

Capítulo 21

Fig. 21-2 © Wally McNamee/Corbis
Fig. 21-5 (a) © Norman Owen Tomalin/Bruce Coleman, Inc.; (b) © Joe McDonald/Bruce Coleman, Inc.; (c) © Ernie Janes/Bruce Coleman, Inc.
Fig. 21-6 (a) (b) © E. S. Ross
Fig. 21-7 (a) © Frank Krahmer/Bruce Coleman, Inc.; (b) © E. R. Degginger/Bruce Coleman
Fig. 21-12 © John Cancalosi
Fig. 21-15 (a) Adolf Seilacher, University of Tübingen; (b) M. F. Glaessner

Capítulo 22

Fig. 22-1 © A. Christiansen/Frank Lane Picture Agency
Fig. 22-4 (a) (b) ©Tom McHugh/Photo Researchers
Fig. 22-6 Townsend P. Dickinson/Comstock
Fig. 22-7 (a) Ralph Morse, Life Magazine © 1965 Time Inc; (b) Tom McHugh/Photo Researchers, Inc. (c) Gerry Ellis Nature Photography; (d) © Kike Calvo-Visual&Written/Bruce Coleman, Inc.
Fig. 22-11 (c) (d) The Cleveland Museum of Natural History
Fig. 22-12 © David L. Brill
Fig. 22-13 A. Walker
Fig. 22-15 © David L. Brill
Fig. ensayo 22-1 © John Reader
Fig. recuadro 22-4 © John Reader
Fig. recuadro 22-5 © Michael Holford

Capítulo 23

Fig. 23-1 (a) © Leonard Lee Rue III/Photo Researchers; (b) © Kevin Schafer/Tom Stack & Associates; (c) ©Tom McHugh/Photo Researchers
Fig. 23-2 The Beetmann Archive
Fig. 23-3 Public Health Image Library. CDC/Edward J. Wozniak D.V.M., Ph.D

Capítulo 24

Fig. 24-1 (a) Institut Pasteur/CNRI/Phototake; (b) Paul W. Johnson/Biological Photo Service; (c) Department of Bacteriology. University of Wisconsin-Madison
Fig. 24-5 Paul Chesley/Photographers Aspen
Fig. 24-6 (a) USDA; (b) David Phillips/Visuals Unlimited; (c) SNRI/SPL/Photo Researchers, Inc.
Fig. 24-14 (der) M. Jost
Fig. 24-15 Gentileza Alejandro Mariñelarena
Fig. 24-16 Gentileza Alejandro Mariñelarena
Fig. 24-17 Gentileza Jorge Porchile
Fig. Ensayo 3-1 © The Nobel Foundation

Capítulo 25

Fig. 25-1 (a) © Eric V. Gravé; (b) © D. P. Wilson/Eric & David Hosking; (c) Eric V. Gravé/Photo Researchers
Fig. 25-3 Yuuji Tsukii-Laboratory of Biology, Science Research Center, Hosei University
Fig. 25-5 (a) (b) London Scientific Films/Oxford Scientific Films; (c)-(e) Robert Kay
Pág. 483 D. P. Wilson/Eric & David Hosking
Pág. 485 (izq.) © Eric V. Gravé
Pág. 485 (der.) Tom Volk-Department of Biology-University of Wisconsin-La Crosse
Pág. 486 Bioimagen
Pág. 487 (izq.) D. P. Wilson/Eric & David Hosking
Pág. 487 (der.) Public Health Image Library. CDC/Steven Glenn, Laboratory & Consultation Division
Pág. 489 (izq.) Bioimagen
Pág. 489 (der.) Yuuji Tsukii-Laboratory of Biology, Science Research Center, Hosei University
Pág. 490 (izq.) Bioimagen
Pág. 490 (inf.) Public Health Image Library. CDC/Janice Carr
Pág. 490 © (der.) Larry West
Pág. 492 © Eric V. Gravé/Photo Researchers
Pág. 493 D. P. Wilson/Eric & David Hosking

Capítulo 26

Fig. 26-1 © Juan Pablo Vittori
Fig. 26-4 (a) © Grant Heilman Photography; (b) © Oxford Scientific Films/Animals Animals
Fig. 26-7 (a) (b) L. E. Graham
Fig. 26-8 David Middleton
Fig. 26-13 Liz & Tony Bomford/Survival Anglia Ltd.
Fig. 26-18 (a) B. Miller/Biological Photo Service; (b) Heather Angel
Fig. 26-19 Instituto Superior de Formación Docente 35, Cátedra de Biol. de Organismos Celulares y Plantas
Pág. 498 D. P. Wilson/Eric & David Hosking
Pág. 503 © E. S. Ross
Pág. 504 Carr/Bruce Coleman, Inc.
Pág. 506 E. Webber/Visuals Unlimited
Pág. 507 © Juan Pablo Vittori
Pág. 509 James L. Castner
Fig. recuadro 26-2 Fig. 1 © G. R. Roberts; Fig. 2 © Michael Fodgen/Hearth Scenes

Capítulo 27

Fig. 27-3 H. C Hoch & D. P. Maxwell
Fig. 27-4 C. W. Perkins/Earth Scenes
Fig. 27-5 John G. Troughton
Fig. 27-7 (b) Carolina Biological Supply Company
Fig. 27-8 (a) R. J. Molina, J. M. Trappe & G. S. Strickler
Fig. 27-10 (a) C. Bracker; (b) Drawing by B. O. Dodge, from E. L. Tatum
Fig. 27-12 Ralph Williams/USDA Forest Service
Fig. 27-13 (a) © Agenzia Fotografica, Luisa Ricciarini, Milan
Fig. 27-15 (a) © E. S. Ross; (b) © Biological Photo Service; (c) John Shaw/NHPA
Fig. 27-16 (a) (b) Vernon Ahmadjian
Fig. 27-17 B. Zak, U. S. Forest Service
Pág. 521 (izq.) Tom Volk-Department of Biology-University of Wisconsin-La Crosse
Pág. 521 (der.) © Robert Lichtwardt
Pág. 524 Photo by Dirk Redecker, from Redecker & Raab, Mycologia (2006), Reproducido con autorización de Mycologia © The Mycological Society of America
Pág. 526 (izq.) © Alvin E. Staffan
Pág. 526 (der.) © E. S. Ross
Pág. 529 G. L. Barron
Fig. ensayo 27-1 Gentileza Dra. Marina Omacini
Fig. ensayo 27-2 John Hodgin from Buller, A. H. R. *Researches of Fungi*. Vol. 6. New York: Longman, Inc.
Fig. recuadro 27-1 Michael Fogden/Oxford Scientific Films
Fig. recuadro 27-4 (a) N. Allin & G. L. Barron, University of Guelph; (b) David Pramer

Capítulo 28

Fig. 28-2 M. F. Glaessner
Fig. 28-3 (a) (b) (e) S. Conway Morris; (c) (d) H. B. Whittington
Fig. 28-9 (foto) Dwight R. Kuhn/DRK Photo
Fig. 28-10 Nat Fain
Fig. 28-11 (a) © D. P. Wilson/Eric & David Hosking; (b) © Runk & Schoenberger/Grant Heilman Photography
Fig. 28-12 © H. Wes Pratt/Biological Photo Service

Fig. 28-17 (a) © J. H. Robinson/Photo Researchers; (b) © Eric V. Gravé/Photo Researchers; (c) © Walker England/Photo Researchers
Fig. 28-20 (b) A. Solem, Field Museum of Natural History
Fig. 28-24 Oxford Scientific Films/Animals Animals
Fig. 28-26 © Russ Kinne/Photo Researchers
Fig. 28-29 (b) David Sharf/Peter Arnold, Inc.
Fig. 28-31 © Heather Angel
Fig. 28-33 © E. S. Ross
Fig. 28-35 © Ken Lucas/Biological Photo Service
Fig. 28-37 © Peter J. Bryant/Biological Photo Service
Fig. 28-38 (a) © Heather Angel; (b) © Robert & Linda Mitchell; (c) © Kjell B. Sandved/Bruce Coleman
Fig. 28-39 Tom E. Adams/Peter Arnold, Inc.
Fig. ensayo 28-2 (a) Ming Wong; (b) © Frank L. Lambrecht/Visuals Unlimited; (c) Héctor Fernando Méndez ISFD35 Cát. Evolución; (d) Lic. Manuel Quintana Museo Argentino de Ciencias Naturales
Fig. ensayo 28-3 © Summerfield Press/Corbis
Fig. recuadro 28-2 (a) © Allan Power/Bruce Coleman; (b) © Ian Took/Biofotos
Fig. recuadro 28-3 © Alvin E. Staffan
Pág. 539 © Marty Snyderman
Pág. 541 Biological Photo Service; Sea Studios/Peter Arnold, Inc.
Pág. 547 Peter Parks/Oxford Scientific Films/Animals Animals
Pág. 552 (a) Kjell Sandved/Photo Researchers, Inc. (b) William J. Weber/Visuals Unlimited (c) Jim Greenfield/Planet Earth Pictures
Pág. 558 Sea Studios Inc./Peter Arnold
Pág. 562 Michael Fogden/DRK Photo, T. E. Adams/Visuals Unlimited, Michael and Patricia Fogden, E. S. Ross
Pág. 570 Public Health Image Library. CDC/Dr. Mae Melvin (1974)
Fig. cuadro 28-1 © Kim Taylor/Bruce Coleman; Visuals Unlimited; Russell Zimmer; Bioimagen; Kathie Atkinson/Oxford Scientific Films, Animals Animals; Bioimagen; © D. Wrobel/Biological Photo Service; Robert O. Schuster; © Raymond A. Mendez/Animals Animals; © Mark J. Wetzel, Division of Biodiversity and Environmental Entomology, Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois USA; R. P. Higgins; R. M. Kristensen; © Bradford Calloway

Capítulo 29

Fig. 29-3 © Heather Angel
Fig. 29-4 (a) © Heather Angel; (b) © Fred Bavendam/Peter Arnold
Fig. 29-5 (a) (b) F. W. E. Rowe, Australian Museum
Fig. 29-6 © Steve Earley/Animals Animals
Fig. 29-7 (c) R. L. Sefton/Bruce Coleman, Inc.
Fig. 29-8 (b) © Heather Angel
Fig. 29-9 Breck P. Kent/Animals Animals
Fig. 29-12 (a) © Nielsen/Imagery; (b) Gordon Langsbury/Bruce Coleman
Fig. 29-13 Anthony Mercieca/Photo Researchers
Fig. recuadro 29-1 © Solomon David
Pág. 577 © Jeff Rotman
Pág. 580 Heather Angel
Pág. 583 © Ian & Karen Stewart/Bruce Coleman, Inc.
Pág. 584 Bioimagen
Pág. 586 Evan/LiquidGhoul
Pág. 588 © Lynn M. Stone/Bruce Coleman, Inc.

Capítulo 30

Fig. 30-1 Leonardo Da Vinci (1452, Vinci-1519, Cloux), "Estudios anatómicos" (1510), Royal Library, Windsor Castle, UK
Fig. 30-2 Bioimagen
Fig. 30-5 Dra. Lilia Lauria de Cidre
Fig. 30-6 (a) (b) Dra. Lilia Lauria de Cidre; (c) Dr. Hernán Aldana
Cuadro 30-2 Bioimagen

Capítulo 31

Fig. 31-13 (b) Cedric S. Raine
Fig. 31-15 (a) Cedric S. Raine
Fig. ensayo 31-1 Palazzo Medici-Riccardi-Florencia-Italia
Fig. recuadro 31-1 Gentileza Drs. Alfredo Cáceres y Gabriela Paglini

Capítulo 32

Fig. 32-1 © Heather Angel
Fig. 32-6 (a) © Mary Clay/Tom Snack & Associates; (b) © Brian Prker/Tom Stack & Associates; (c) Zip Leszczynski/Animals Animals
Fig. 32-7 (b) Lennart Nilsson/©Boehringer Ingelheim International GmbH, Behold Man, Little, Brown and Company, Boston, 1974
Fig. 32-9 Hugh E. Huxley
Fig. 32-12 (a) Lennart Nilsson et al. Behold Man, Little, Brown and Company, Boston, 1974
Fig. 32-13 http://hanzele.blogcu.com/
Fig. ensayo 32-1 Fig. 1 © Gunter Ziesler/Bruce Coleman Ltd.
Fig. cuestionario 32-1 M. C. Escher's "Moebius Strip II" © 2006 The M.C. Escher Company-Holland. All rights reserved. www.mcescher.com

Capítulo 33

Fig. 33-3 (b) Martin M. Rotker/Science Source/Photo Researchers, Inc. (c) CNRI/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.
Fig. 33-10 (a) © Steve Earley/Animals Animals; (b). E. R. Lewis
Fig. ensayo 33-1 Daniel P. Perl
Fig. ensayo 33-4 Archivo Fotográfico de la Università degli studi di Parma
Fig. recuadro 33-1 Marcus Raichle, MD, Washington School of Medicine

Capítulo 34

Fig. 34-2 © Scott Nielsen/Bruce Coleman, Inc.
Fig. 34-10 Astrid and Hanns-Frieder Michler/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.

Capítulo 35
Fig. 35-1 Frans Lanting
Fig. 35-6 (b) R. R. Duncker
Fig. 35-8 (a) © Manfred Kage/Meter Arnold; (b) E. R. Weibel

Capítulo 36
Figs. 36-1, 36-4, 36-5, 36-6 Lennart Nilsson, *The Body Victorius*, New York: Delacorte Press, Boehringen Ingelheim International GmbH
Fig. 36-11 Bioimagen

Capítulo 37
Fig. 37-5 (a) I. Kaufman Arenberg
Fig. 37-8 (b) © Keith R. Porter/Photo Researches
Fig. 37-9 (b) Don Fawcett/Photo Researches
Fig. recuadro 37-1 (a)-(c) Lennart Nilsson/© Boehringer Ingelheim International GmbH

Capítulo 38
Fig. 38-5 © Doug Allen/Oxford Scientific Films, Animals Animals
Fig. 38-7 (a) © Helen Williams/Photo Researchers; (b) © James Simons/Bruce Coleman; (c) © Leonard Lee Rue III/Bruce Coleman
Fig. 37-8 (a) Dra. Graciela Flores; (b) © Lee Lyon/Bruce Coleman Ltd.; (c) © Anthony Bannister/Animals Animals
Fig. 38-9 E. S. Ross

Capítulo 39
Fig. 39-5 Bob & Clara Calhoun/Bruce Coleman Ltd.
Fig. 39-10 R. G. Kessel & R. H. Karden (1979). *Tissues and organs: A text-atlas of scanning electron microscopy*. New York: W. H. Freeman & Company

Capítulo 40
Fig. 40-01 Andrejs Liepins/Science Photo Library, Photo Researchers
Fig. 40-2 (a) © John D. Cunningham/Visuals Unlimited;
(b) © Boehringer Ingelheim International GmbH, Photo Lennart Nilsson
Fig. 40-8 (b) Arthur J. Olson, Ph.D., Research Institute of Scripps Clinic, La Jolla, CA 92037 © 1987
Fig. 40-12 (a) (b) Joseph Feldman
Fig. 40-13 (a)-(c) ©Boehringer Ingelheim International GmbH, photo Lennart Nilsson
Fig. 40-16 Lennart Nilsson, *The Body Victorious*. New York: Delacorte Press
Fig. 40-18 Lennart Nilsson/©Boehringer Ingelheim International *GmbH, The Incredible Machine*, National Geographic Society, Washington, D. C. 1986
Fig. ensayo 40-01 © Martín Zabala
Fig. ensayo 40-2 © Juan Pablo Vittori
Fig. ensayo 40-3 © Bernard Pierre Wolff/Photo Researchers
Fig. recuadro 40-2 UPI/Bettmann Newsphotos

Capítulo 41
Fig. 41-1 © E&P BAUER/Bruce Coleman
Fig. 41-6 © Lennart Nilsson, *Behold Man*, Boston Little, Brown & Company
Fig. 41-8 Dra. Fabiana Lo Nostro
Fig. 41-8 (b) © David Hughes/Bruce Coleman
Fig. 41-11 (c) Dra. Gabriela Arenas
Fig. 41-12 Edelmann, LaVillette/Photo Researchers
Fig. 41-17 A. V.
Fig. 41-18 Editorial Médica Panamericana

Capítulo 42
Fig. 42-1 Bioimagen
Fig. 42-2 Tryggve Gustafson
Fig. 42-5 Tryggve Gustafson
Fig. 42-8 Hans Pfletschinger/Peter Arnold, Inc.
Fig. 42-12 Dra. Fabiana Lo Nostro
Fig. 42-14 Petit Format, Nestle/Science Source, Photo Researches
Fig. 42-19 (a) (b) Lennart Nilsson et al., Behold Man, Little, Brown and Company, Boston, 1973; (c) Lennart Nilsson et al., *Behold Man*, Little, Brown and Company, Boston, 1974
Fig. 42-20 Gentileza Flavia Vallejos

Capítulo 43
Fig. 43-1 Steven Dalton/NHPA
Fig. 43-4 Bioimagen
Fig. 43-6 Nina Leen/TimeWarner
Fig. 43-8 (a) © E. S. Ross; (b) © Alan Blanck/Bruce Coleman
Fig. 43-9 (a) © Stephen Dalton/Photo Researchers; (b) Colin G. Butler/Bruce Coleman
Fig. 43-10 Christopher Springman © National Geographic Society; (b) © Raymond A. Mendez/Animals Animals
Fig. 43-12 (a) Leonard Lee Rue III/NAS/Photo Researchers, Inc.; (b) John Shaw/Bruce Coleman
Fig. 43-13 Chester/Photo Researchers
Fig. 43-14 (b) © Patricia D. Moehlman
Fig. 43-15 © Michael Fogden/Bruce Coleman, Inc.
Fig. ensayo 43-1 (a) (b) James E. Lloyd
Fig. recuadro 43-2 © C. R. Carpenter

Capítulo 44
Fig. 44-1 © Townsend Dickenson/Comstock
Fig. 44-2 (a) © W. H. Hodge/Peter Arnold; (b) (c) Bioimagen
Fig. 44-3 D. Wilder/Tom Stack and Associates
Fig. 44-5 (a) © James L. Castner; (b) © E. R. Degginger/Earth Scenes; (c) © E. S. Ross; (d) ©Virginia P. Weinland/Photo Researchers
Fig. 44-6 (a) (b) Dr. Dennis Kunkel/Phototake; (c) Dr. Jeremy Burgess/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.
Fig. 44-8 David L. Muleahy

Fig. 44-16 © Robert Mitchell/Earth Sciences
Fig. 44-18 © Ray F. Evert
Fig. 44-20 (a) © Jack Dermid; (b) ©Robert Mitchell
Fig. 44-22 (a) © Biophoto Associates/Photo Researchers; (b) (c) © Ray F. Evert; (d) © Randy Moore/Visuals Unlimited
Fig. 44-23 ©Ray F. Evert
Fig. 44-24 (d) ©Ray F. Evert
Fig. 44-25 Ray F. Evert
Fig. 44-26 Ray F. Evert
Fig. 44-28 © G. I. Bemard/Oxford Scientific Films
Fig. 44-29 Frank C. Vasek
Fig. 44-33 Dr. JeremyBurguess/Science Photo Librery/Photo Researches Inc.
Fig. 44-34 © Ray F. Evert
Fig. 44-35 (a) © G. J. James/Biological Photo Service; (b) © James L. Castner; (c) Dwight R. Kuhn
Fig. ensayo 44-1 (a) © Bruce Coleman; (b) C. W. Ferguson, Laboratory of Tree Ring Research, University of Arizona

Capitulo 45
Fig. 45-1 Bioimagen
Fig. 45-2 James L. Castner
Fig. 45-7 Jerry D. Davis
Fig. 45-9 S. A. Wilde
Fig. 45-10 © Robert P. Carr/Bruce Coleman
Fig. 45-11 © Biological Photo Service
Fig. 45-13 (a) Runk and Schoenberger (Grant Heilman Photography); (b) C. P. Vanae/Visuals Unlimited
Fig. ensayo 45-1 Grant Heilman Photography
Fig. ensayo 45-2 (b) (c) Walter Eschrich & Eberhard Fritz

Capitulo 46
Fig. 46-1 © Jack Dermid
Fig. 46-4 Runk & Schoenberger/Gran Heilman Photography
Fig. 46-6 Bruce Inverson
Fig. 46-8 E. Webber/Vissuals Unlimited
Fig. 46-9 (a) © Ray F. Evert; (b) © Grant Heilman Photography
Fig. 46-10 Larry West
Fig. 46-11 S. W. Wittwer & Michigan Agricultural Experiment Station
Fig. 46-15 John R. McGregor/Peter Arnold
Fig. 46-18 Breck P. Kent/Earth Scenes
Fig. 46-19 Jack Dermid
Fig. 46-20 Randy Moore
Fig. 46-21 Randy Moore
Fig. 46-22 Stephen P. Parker/Photo Researchers, Inc.
Fig. 46-23 James L. Castner
Fig. 46-24 (a) © Jane Burton/Bruce Coleman; (b) © Breck P. Kent/Hearth Scenes; (c) (d) © Runk & Schoenberger/Grant Heilman Photography
Fig. ensayo 46-1 Philip Harrington

Capitulo 47
Fig. 47-8 (a) © JosephVanWormer/Bruce Coleman, Ltd.; (b) © Mark N. Boulton/Bruce Coleman Ltd.; (c) © Jeff Foott
Fig. 47-9 Bioimagen
Fig. 47-13 Joan Baron
Fig. 47-14 (a) © Michael Fogden/Bruce Coleman; (b) (c) © James L. Castner; (d) © PeterWard/Bruce Coleman; (e) E. S. Ross
Fig. 47-15 (a) (b) Australian Department of Lands
Fig. 47-17 Australian News and Information Service
Fig. 47-18 (a) © R. Mariscal/Bruce Coleman; (b) KimTaylor/Bruce Coleman, Ltd.; (c) Lorne Stanton/ABPL/NHPA

Capitulo 48
Fig. 48-1 R. Tinarelli
Fig. 48-8 Joseph Connell
Fig. 48-10 William E. Townsend, Jr./Photo Researchers
Fig. 48-13 Dra. Marina Omacini
Fig. 48-11 © Daniel Zupanc/Bruce Coleman, Inc.
Fig. ensayo 48-1 Townsend Dickenson/Comstock

Capitulo 49
Fig. 49-1 NASA
Fig. 49-7 Glenn Oliver/Visuals Unlimited; (b) Bob Evans/Peter Arnold, Inc.
Fig. 49-9 (a) © McDougal TigerTops/Ardea Photographics; (b) © Juan Pablo Vittori
Fig. 49-10 © G. D. Plage/Bruce Coleman Ltd.
Fig. ensayo 49-1 NASA/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.
Fig. ensayo 49-2 Robert R. Hessler

Capitulo 50
Fig. 50-5 (a) Dra. Dina Foguelman; (b) Bioimagen; (c) © D. Robert Franz/Bruce Coleman, Inc.
Fig. 50-6 (a) (b) Bioimagen; (c) © Mark Newman/Bruce Coleman, Inc.
Fig. 50-7 (a) Jack Wilburn/Earth Scenes; (b) R. J. Erwin/Photo Researchers
Fig. 50-8 (a) C. W. Rettenmeye; (b) © James H. Carmichael/Bruce Coleman; (c) © Wolfgang Kaehler
Fig. 50-10 (a) © Nellaine Price/Bruce Coleman, Inc.; (b) © Sullivan & Rogers/Bruce Coleman, Inc.; (c) © Toma Brakefield/Bruce Coleman, Inc.
Fig. 50-11 (a) Pedro Togneti; (b) (c) Bioimagen
Fig. 50-12 (a) Dra. Dina Foguelman; (b) Karin Anderson. Hayfork, California; (c) Bioimagen
Fig. 50-13 (a) © Bill Ruth/Bruce Coleman, (b) © Bob & Clara Calhoun/Bruce Coleman; (c) Fred Bruemmer/Peter Arnold, Inc.
Fig. 50-14 (a) © Bruce Coleman; (b) Dra. Dina Foguelman; (c) © Jeff Foot/Bruce Coleman; (d) Bioimagen
Fig. 50-15 (a) © Juan Pablo Vittori; (b) © Science & Analysis

Laboratory, NASA Johnson Space Center; (c) © Pedro Luis Szigeti/Grupo Cumbre
Fig. 50-16 © Pedro Luis Szigeti/Grupo Cumbre; © Frans Lanting; © Science & Analysis Laboratory, NASA Johnson Space Center; Dra. Dina Foguelman
Fig. 50-17 © Michael P. Gadomski/Earth Scenes; Bioimagen; Dra. Dina Foguelman
Fig. 50-18 Dra. Dina Foguelman; Robert R. Hessler; © D. P. Wilson/Eric & David Hosking; Image-Quest
Fig. 50-19 © Rodolfo Iturraspe Ushuaia-Tierra del Fuego-Argentina
Fig. 50-20 Oscar J. Rocha. Department of Biological Sciences, Kent State University
Fig. 50-22 Bioimagen

Capítulo 51
Fig. 51-1 © Jacques Descloitres, MODIS Rapid Response Team, NASA/GSFC
Fig. 51-2 © Greenpeace/Jeremy Sutton-Hibbert
Fig. 51-5 © Bartomeu Borrell/Bruce Coleman, Inc.
Fig. 51-6 Photo by © Tomo.Yun
Fig. 51-7 (b) Michigan Department of Natural Resources
Fig. ensayo 51-3 © 1996-2007 Guido T. Poppe & Philippe Poppe-Conchology, Inc.
Fig. ensayo 51-6 Lic. Manuel G. Quintana. Museo Argentino de Ciencias Naturales
Fig. ensayo 51-7 © J. Donosa/Sygma
Fig. recuadro 51-3 Gentileza D. Brais Alonso Bargiela. EUIT Forestal Vigo; © el once digital

Índice analítico

Los números seguidos por una "f", indican una figura, por una "c", un cuadro, por una "e", un ensayo y por una "r", un recuadro.

A

C

D

E

F

G

H

M

N

S